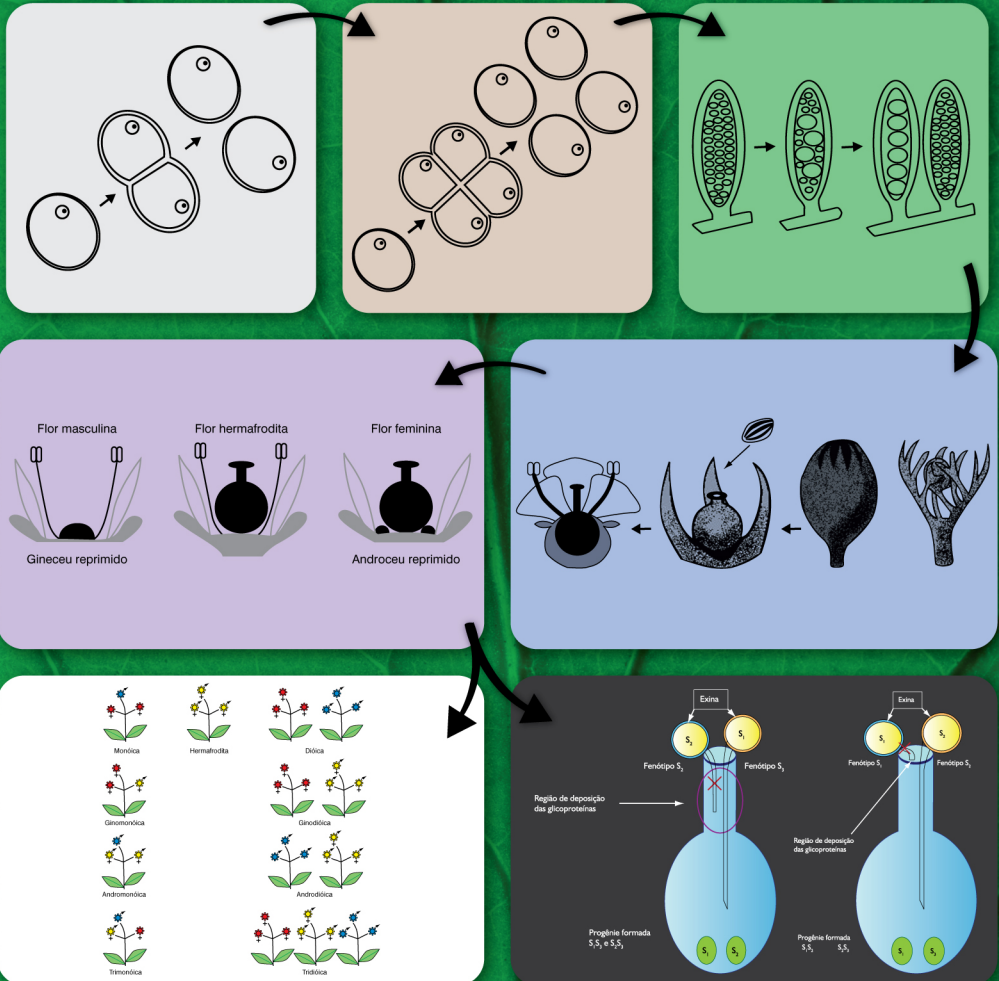


Marines Marli Gniech Karasawa

Diversidade Reprodutiva de Plantas

Uma Perspectiva Evolutiva e Bases Genéticas



© 2009, dos autores

Direitos reservados desta edição
Sociedade Brasileira de Genética

Diagramação, revisão, capa e projeto gráfico
cubo multimídia

Editora SBG
Sociedade Brasileira de Genética
Ribeirão Preto, SP

Karasawa, Marines Marli Gniech.

Diversidade Reprodutiva de Plantas./ Marines Marli Gniech
Karasawa. – Ribeirão Preto, SP: Sociedade Brasileira de Genética
– SBG, 2009.

113 p.

ISBN - 978-85-89265-12-6

1 Plantas. 2 Evolução das Plantas. 3 Forma de Reprodução.
4 Sistemas Reprodutivos. 5 Biologia. 6 Genética. I Autor. II Título

SUMÁRIO

I. Evolução das plantas com ênfase na forma de reprodução	1
1.1 Primeiras plantas e a alternância de gerações.....	1
1.2 Homosporia, heterosporia e a evolução do óvulo e do grão de pólen.....	4
1.3 A evolução da flora terrestre.....	6
1.4 Evolução das pró-gimnospermas e gimnospermas	8
1.5 Evolução das angiospermas	11
1.5.1 Unissexualidade e as estratégias reprodutivas.....	17
1.5.2 Evolução da unissexualidade	18
1.5.3 Evolução do sistema de autoincompatibilidade	19
1.5.4 Evolução do sistema de autofertilização	20
1.5.5 Evolução do sistema misto de cruzamento.....	20
1.6 Implicações evolutivas.....	21
1.7 Bibliografia.....	22
2. Biologia e genética dos sistemas reprodutivos.....	26
2.1 Introdução	26
2.2 Reprodução assexuada.....	26
2.2.1 Reprodução Vegetativa.....	26
2.2.2 Reprodução Apomítica	27
2.3 Reprodução sexuada	34
2.3.1 Gametogênese e fecundação.....	35
2.3.2 Controle gênico dos órgãos reprodutivos	39
2.3.3 Sistemas promotores de alogamia	41
2.3.4 Sistema da autogamia.....	46
2.3.5 Sistema Misto.....	46
2.4 Bibliografia.....	47
Figuras	
Figuras Capítulo 1	53
Figuras Capítulo 2	81
Tabelas	
Tabela Capítulo 1	111
Tabela Capítulo 2.....	112

Evolução das plantas com ênfase na forma de reprodução

Marines Marli Gniech Karasawa

Giancarlo Conde Xavier Oliveira

Joseph Hill Williams

Elizabeth Ann Veasey

1.1 Primeiras plantas e a alternância de gerações

Os fósseis dos primeiros organismos que realizavam fotossíntese e produziam oxigênio foram encontrados no Oeste da Austrália, Warrwona. Estes microorganismos eram esféricos e filamentosos e apresentavam idade de 3300 e 3500 milhões de anos (Ma), tendo sido classificados como cianobactérias fotoautotróficas (algas verde-azuladas) (Schopf e Paker, 1987). Outras evidências da evolução das plantas em organismos unicelulares fotossintetizantes que apresentavam divisão por mitose foram encontradas em depósitos no sul da África. Estes organismos, pertencentes ao período Pré-cambriano (Tabela 1), foram datados com idade entre 3200 e 3100 Ma (Freeman e Herron, 1998; Brown e Lomolino, 2005). Em sedimentos mais recentes de rochas do sul de Ontário, Canadá, com aproximadamente 2000 Ma, também foram encontrados exemplares de algas verde-azuladas. Estes primeiros ancestrais das plantas apresentavam vida procariótica, pois não possuíam núcleo organizado como nos organismos superiores. Assim, o vestígio mais antigo e confiável que se tem do surgimento dos eucariotos tem idade entre 1400 Ma (Zunino e Zullini, 2003) e 2000 Ma (Mussa, 2004) quando os primeiros membros de organismos unicelulares denominados acritarcas, pertencentes ao reino Protista, apareceram nos registros fósseis da China. É amplamente aceito que a origem das plantas terrestres se encontra na ordem *Charales* do gênero *Coleochaete* (Graham *et al.*, 2000). Os protistas são encontrados geralmente em ambientes aquáticos, contudo alguns são capazes de viver em ambientes terrestres. Apresentam geralmente reprodução sexuada, contudo alguns podem se reproduzir por via assexuada (Raven *et al.*, 2007). A análise dos sedimentos de rochas com aproximadamente 1000 Ma revelou uma grande variedade de tipos de algas sendo, a grande maioria, do tipo verde azulada. Aparentemente, elas possuíam núcleo verdadeiro e apresentavam divisão por mitose (Figura 1.1) (Schopf, 1968; Banks, 1970; Knoll, 1992).

Em resposta às pressões evolutivas, os organismos vivos se tornaram cada vez mais diversificados e complexos em estrutura (Raven *et al.*, 2007). Estes organismos evoluíram por aproximadamente mais 500 Ma até que aparecessem as primeiras plantas de forma pluricelular e crescimento ereto. Evidências geológicas sugerem a alga verde *Fritschiella*, como provável ancestral das plantas terrestres, pois apresenta metabolismo semelhante ao das plantas

atuais, o que não foi encontrado em nenhuma outra alga (Figura 1.2). *Fritschiella* vivia em água doce, mas podia ser encontrada, eventualmente, em ambientes terrestres (Willis e McElwain, 2002).

Nos períodos Cambriano e Ordoviciano (Tabela 1) a atividade tectônica era relativamente intensa promovendo a reorganização das placas continentais e interferindo profundamente no nível dos oceanos, nas correntes oceânicas, climas e na distribuição geográfica dos organismos afetando a vida de todos os organismos daquela época. Evidências sugerem que no Cambriano superior todos os continentes estavam distribuídos em torno do equador. O maior deles Gondwana se moveu para o pólo sul enquanto os dois menores coalesceram numa massa continental denominada Laurásia (Zunino e Zullini, 2003). A reorganização das placas continentais promoveu a ocorrência da glaciação (440 Ma) que levou a uma dramática redução no nível do mar de, aproximadamente, 70 m e por volta deste período foram encontradas as primeiras evidências de colonização terrestre (Brown e Lomolino, 2005; Lomolino et al., 2006). Em paralelo às mudanças das condições ambientais, foram necessárias mudanças na estrutura, forma e reprodução das plantas para assegurar a sua existência no ambiente terrestre (Willis e McElwain, 2002). No final do período Cambriano as algas verdes evoluíram para formas altamente complexas. Entretanto, as vias bioquímicas como as que facilitaram a respiração e a fotossíntese na cianobactéria, fundamentais para a vida das plantas e algas que ocupavam ambientes aquáticos, e a meiose, que promoveu o aparecimento de formas de vida mais sofisticadas, foram estabelecidas somente no período Ordoviciano (510 ~ 438 milhões de anos) (Bateman et al., 1998). Dentre os exemplares fósseis encontrados, o mais bem preservado é o de *Isochadites* da família Codiaceae. Este fóssil apresenta estruturas reprodutivas de gametocistos mostrando, provavelmente, uma das primeiras evidências de reprodução sexuada (Banks, 1970). Os principais grupos de algas do período Cambriano foram as Dasycladaceae e as Codiaceae, entre as verdes, e a Solenoporaceae, entre as vermelhas. Na fase intermediária do período Ordoviciano as Codiaceae apresentavam estruturas segmentadas e uma estrutura interna tubular encontrada ainda hoje.

Do período Ordoviciano intermediário ao princípio do Siluriano (470 ~ 430 Ma) (Tabela 1), foram encontradas evidências fósseis do desenvolvimento de células especializadas para o transporte de água e nutrientes, bem como várias medidas de precaução contra a dessecação, suporte mecânico e modo de reprodução que diminuíram a dependência dos ambientes aquáticos (Willis e McElwain, 2002). As partes aéreas e as subterrâneas dos esporófitos das primeiras plantas vasculares diferenciaram-se pouco estruturalmente umas das outras, mas sem dúvida alguma as plantas primitivas deram origem a plantas mais especializadas com um corpo mais diferenciado. Estas plantas consistiam de raízes, que funcionavam na fixação e absorção de água e minerais, e de caules e folhas, que forneciam um sistema bem adaptado às necessidades da vida na terra (ou seja, absorvendo a luz do sol, dióxido de carbono da atmosfera e a água do solo) (Raven et al., 1995; Raven et al., 2007). A *Cooksonia Aglaophyton major* também conhecida como *Rhynie major* (Edwards, 1986), pode ser considerada um estágio intermediário na evolução entre as plantas primitivas e as vasculares (prototraqueófitas), por não possuir traqueídeos. Entretanto, foi detectada a presença de células similares aos hidróides dos musgos. Durante a transição, as plantas também passaram por outras adaptações que tornaram possível sua reprodução em ambiente terrestre, sendo a produção de esporos resistentes a ambientes secos um dos primeiros estágios (Raven et al., 2007). Como exemplo podem ser citadas as estruturas reprodutivas das *Cooksonias* (Figura 1.3) que eram forma-

das por esporângios contendo os esporos em seu interior (Mussa, 2004). Estes esporângios podiam atingir, no máximo, 1,5 mm de diâmetro e 2,0 mm de comprimento. A altura destas plantas variava de 2,2 a 11 cm (Edwards *et al.*, 2004).

A evolução das plantas está associada à ocorrência de uma série de mudanças no gametófito e no esporófito (Figura 1.4a). Atualmente, a hipótese mais aceita é a de que um ancestral, produtor de esporos, que vivia em ambientes aquáticos, teria dado origem às primeiras plantas terrestres (Figura 1.4a). Este teria sofrido alterações (mutações) nas fases gametofítica e esporofítica, resultando em plantas com geração gametofítica amplificada a qual era nutricionalmente (Figura 1.4b) e dependente, representada pelo modo de reprodução da maioria das plantas não vasculares (bríofitas); e plantas com a geração esporofítica amplificada, que produziam esporófito nutricionalmente independente (Figura 1.4c), modo de reprodução das plantas vasculares (traqueófitas) (Willis e McElwain, 2002).

O surgimento do estágio gametofítico deve ter aumentado a dependência pela água, que passou a ser essencial para que o gametófito pudesse transferir os gametas masculinos até os femininos, bem como para o crescimento inicial do embrião esporofítico. Por outro lado, as plantas que desenvolveram uma geração esporofítica amplificada teriam apresentado um decréscimo na necessidade de água, que aliado à contínua dessecação do ambiente teria selecionado a favor de estágio esporofítico nutricionalmente independente; assim, nem a produção de esporos nem a sua disseminação necessitavam de água. Os indivíduos mutantes que surgiram neste período apresentaram redução no tamanho e na complexidade dos gametófitos comparados aos esporófitos (Figura 1.4c) e deram origem à fase esporofítica independente. Esta estratégia aumentou a resistência à seca e a dessecação. Outros mutantes apresentaram gametófitos de tamanho maior e se tornaram fisiologicamente dependentes de ambientes úmidos para transferir seus gametas (Figura 1.4b) devido à geração gametofítica amplificada (Drews e Ydegari, 2002; Graham *et al.*, 2000).

Quanto à forma de reprodução são conhecidos muitos grupos de algas que se reproduzem sexuada e assexuadamente, sendo que a reprodução sexuada envolve alternância de gerações denominadas fase esporofítica diplóide e gametofítica haplóide. Na fase gametofítica, gametas masculinos e femininos são liberados do gametófito, e os gametas masculinos nadam até os femininos para se fundir produzindo um zigoto diplóide. A germinação do zigoto forma plantas denominadas “esporófitos” que, quando maduros, sofrem divisão meiótica formando esporos haplóides que são liberados para formar um novo gametófito.

A diferenciação da amplificação das gerações gametofítica e esporofítica tem persistido até a atualidade. Em plantas vasculares atuais o esporófito vegetativo é a parte visível da planta (Figuras 1.4c e 1.5), enquanto que no grupo não vascular a parte vegetativa visível na planta é o gametófito (Figuras 1.4b e 1.5). Esta diferenciação pode ser a explicação de porque, ao longo dos registros geológicos, as bríofitas têm permanecido de pequena altura e restritas a ambientes úmidos e regiões mistas, enquanto as traqueófitas evoluíram não só constituindo-se no maior grupo de plantas do planeta, mas também ocupando os mais variados nichos ecológicos.

Tem-se sugerido que o aparecimento e o aumento gradual de esporos nos registros fósseis não tem sido somente um indicativo da elaboração da fase esporofítica, mas também do fato de estes terem se tornado resistentes à deterioração, pela presença de esporopolenina na parede. Esta substância química pode ser encontrada na parede do grão de pólen de plantas não-vasculares, vasculares e também em algumas algas (Kenrick e Crane, 1997). Este polí-

mero complexo possui a função de proporcionar resistência à seca, vigor e proteção contra a radiação ultravioleta. Evidências fósseis oriundas de esporos indicam que as plantas terrestres foram originadas na fase intermediária do período Ordoviciano, enquanto a maior divergência entre grupos de hepáticas, ceratófilos, musgos e plantas vasculares deve ter ocorrido no final do período Ordoviciano e no Siluriano (Bateman *et al.*, 1998). Alguns dos primeiros esporos encontrados e visíveis em registros geológicos eram pertencentes ao final do período Ordoviciano (~ 450 Ma). Estes possuíam arranjo em forma de tetraedro enquanto outros, de sedimentos mais recentes (~ 430 Ma), são encontrados na forma de esporos isolados com uma distinta forma de trilete (Gray and Shear, 1992). Esta morfologia em forma de trilete (Figura 1.6), bem como o arranjo em tetraedro, fornece fortes evidências para a divisão meiótica, pois uma célula diplóide, ao se dividir por meiose, produz quatro gametas (no caso, produziria esporos). A significância dos registros fósseis destes esporos arranjados em forma de tetraedro é que muitos destes, especialmente os do início do período Siluriano (~ 430 Ma), provavelmente representam a primeira evidência da elaboração da fase esporófitica no ciclo de vida das plantas (Willis e McElwain, 2002).

No início do período Siluriano (~ 417 Ma) foram encontradas evidências fósseis das primeiras plantas vasculares. Elas apresentavam esporângios globosos com esporos cutinizados, e esporos isolados na forma de trilete, sendo também encontradas estruturas reprodutivas múltiplas. O hábito de crescimento destas plantas era do tipo determinado (i.e., estruturas reprodutivas terminais), sendo sua forma de reprodução por propagação assexual rizomatosa e/ou sexual via esporo (Banks, 1970).

1.2 Homosporia, heterosporia e a evolução do óvulo e do grão de pólen

Até o princípio do período Devoniano os registros fósseis mostram a presença de hábito de crescimento do tipo determinado, surgindo, a partir daí, as primeiras evidências de plantas com hábito de crescimento do tipo indeterminado. Nos estudos do princípio do Devoniano o tipo *Rhynie* foi uma das evidências mais importantes de hábito de crescimento e estruturas reprodutivas. Seus registros fósseis mostram diversas formas de estruturas reprodutivas encontradas em plantas podendo ser isoladas, múltiplas e até fusionadas (Willis e McElwain, 2002; Mussa, 2004).

A evolução promoveu o surgimento de novos tipos de plantas e a extinção de tipos antigos no período Devoniano. As algas verde-azuladas atingiram o seu apogeu no início deste período, enquanto as Characeae foram encontradas em estágio avançado de evolução. Estas algas habitavam preferencialmente água doce, mas ocasionalmente eram encontradas em água salgada, e são reconhecidas pelo arranjo de seus ramos com estrutura marcada por nós e entrenós, e seu órgão sexual, a oogônia, que se encontrava presa aos nós. A oogônia apresentava uma única célula ovo e era rodeada por túbulos espiralados. O fóssil mais ancestral deste grupo é representado apenas pelo seu zigoto. Estes indivíduos se tornaram altamente especializados no início do período Devoniano, e estas estruturas teriam sido conservadas persistindo, desta forma, até a atualidade, diferindo apenas em alguns pequenos detalhes (Banks, 1970). Um outro grupo de algas marinhas, também encontradas neste período, foram as Dasycladaceae e as Codiaceae, que habitavam ambientes que continham água doce e também água salobra. Acredita-se que este grupo teria migrado dos ambientes marinhos, no final do período Siluriano, para os ambientes de água doce, pois o seu zigoto (oosporo) era capaz de resistir à dessecação, onde o suprimento de água poderia secar ocasionalmente, que foi

uma adaptação óbvia ao novo habitat. Este tipo de resistência do esporo não é uma característica comum das algas marinhas. Pode ser que as plantas terrestres e as algas *Charophyceae* tenham se deslocado para novos ambientes ao mesmo tempo no passado. De acordo com a hipótese existente, todas as plantas teriam se originado de ambientes marinhos sendo que a migração para ambiente terrestre teria originado novos nichos ecológicos. Entre os exemplares fósseis do tipo *Rhynie*, *Zosterophyllum divaricatum* de 400 Ma, com esporângios presos lateralmente ao caule ou no ápice, tem sido relatado como pertencente ao período Devoniano (Gensel e Andrews, 1987). Seu esporo era pequeno, de aproximadamente 55-85 μm de diâmetro, variando de circular a subtriangular, liso e com marca distinta de trilete. Esta planta atingia aproximadamente 30 cm de altura e era composta de ramos que cresciam a partir de rizomas. Já o *Psilophyton dawsonii* (395 Ma) e *P. robustius* possuíam hábito de crescimento do caule central tipo indeterminado, cresciam de 2 até 60 cm de altura e possuíam ramificações laterais com ápice fértil, sendo cada ápice constituído de aproximadamente 32 esporângios (Willis e McElwain, 2002; Mussa, 2004).

Os primeiros representantes das plantas vasculares, são os lycopódios, e dentre eles três gêneros (*Asteroxylon*, *Calpodexylon* e *Protolpidodendron*) ilustram características semelhantes entre os tipos modernos e os fósseis. Nesta fase (~ 400 Ma) as plantas produziam esporângios globosos e reniformes com esporos na forma de trilete que, ao longo deste período, foram evoluindo passando da homosporia (esporos do mesmo tamanho) (Figura 1.7a) para a heterosporia (esporos de tamanhos diferentes) (Figura 1.7b e Figura 1.7c), sendo denominados de micrósporos (3 ~ 50 μm) e megásporos (variando de 150 ~ 200 μm) (Mussa, 2004). Este é considerado um dos mais importantes cursos da evolução para o aparecimento das plantas com sementes (as gimnospermas) (Willis e McElwain, 2002).

Postula-se que os esporos maiores foram os precursores dos atuais megásporos, e que os menores teriam sido precursores do grão de pólen. A teoria mais aceita é a de que uma mutação teria proporcionado o surgimento de dois tamanhos de esporos (Figura 1.8) (Thomas e Spicer, 1987).

Estes esporos de tamanhos diferentes ter-se-iam, inicialmente, desenvolvido em um mesmo esporângio (Figura 1.7b), e posteriormente, ao longo do curso da evolução, teriam sido alocados em esporângios separados (Figura 1.7c) segundo o seu tamanho, os megásporos no megasporângio e os micrósporos no microsporângio (Andrews, 1963; Banks, 1970).

A dispersão dos esporos, de acordo com os registros fósseis, teria ocorrido em duas classes de tamanho (anisosporia), dando suporte à teoria de que o aumento na heterosporia teria sido gradual ao longo do período Devoniano. Índícios fósseis encontrados sugerem que os megásporos teriam evoluído para o estado em que se degeneram três de cada quatro esporos produzidos por um megasporócito (Figuras 1.9a, b e c) até que apenas um único megásporo sobrevivesse, o qual, recebendo todos os nutrientes da planta-mãe, se estabelecia (Figura 1.9d) (Willis e McElwain, 2002).

Mas este megásporo ainda era muito susceptível ao ataque e a dessecação, logo seria necessário que a planta-mãe evoluísse promovendo a fusão das folhas estéreis localizadas nas proximidades para a sua proteção, conforme ilustra Figura 1.10 (Thomas e Spicer, 1987).

Acredita-se que esta evolução teria ocorrido por volta de 370 ~ 354 Ma com a evolução das pró-gimnospermas (Willis e McElwain, 2002), pois entre os exemplares fósseis mais primitivos encontrados, que apóiam esta teoria, estão *Genomosperma kindstoni*, *Genomosperma*

latens e *Salpingostoma dasu* (princípio do Carbonífero) e *Physostoma elegans*, *Eurystoma angulare* e *Stammnostoma huttense* (final do Carbonífero) (Andrews, 1963).

Tão logo o megásporo evoluiu, houve a necessidade do micrósporo (que deu origem ao grão de pólen) também evoluir, para que este pudesse alcançá-lo para formar o zigoto. Evidências paleobotânicas mostram que o grão de pólen iniciou sua evolução por volta de 364 Ma, sendo antes disso encontrados apenas fósseis de esporos. Isto representa a adaptação, também da parte masculina, ao ciclo de vida da planta. O primeiro grão de pólen evidenciado nos registros fósseis foi denominado pré-pólen e corresponde ao estágio intermediário entre os esporos e o pólen, pois ele continha características de esporo (forma de trilete), mas evidências sugerem que a germinação ocorria sobre ou próximo da abertura do megasporângio (Figura 1.11) (Willis e McElwain, 2002).

O pólen distingue-se do esporo na estrutura e na liberação dos gametas. Nas plantas heterospóricas, os micrósporos liberam os gametas flagelados na extremidade distal do esporo (i.e., na abertura do trilete), os quais nadam até o arquegônio para a fertilização. O pólen, em comparação, produz o tubo polínico da extremidade distal através do qual os gametas são transferidos diretamente para o óvulo (Figura 1.12).

Com o desenvolvimento da proteção da semente, tornou-se necessário aprimorar o mecanismo de recepção do grão de pólen para que ele pudesse alcançar o óvulo dentro do ovário e formar o zigoto mediante a fertilização. Nas primeiras plantas de sementes a proteção do óvulo era parcial, sendo as folhas estéreis fusionadas apenas na base do megasporângio (após fusão completa produziram os frutos carpelos), permanecendo livre a estrutura que recebia o pólen (Figura 1.13a). Estas estruturas, combinadas com os lobos de proteção, eram altamente efetivas em capturar o pólen carregado pelo vento. Contudo, alguns dos primeiros óvulos apresentavam outros mecanismos para receber o pólen, como a presença de franjas internas e externas nos lobos integumentários (Figura 1.13b) e a polinização por gotas (Figura 1.13c). O mecanismo de polinização por gotas utilizava uma substância composta por exsudato, ao qual o pólen ficava aderido após a sua deposição na superfície, até que devido à desidratação este acabava vencendo a tensão superficial através da micropila para promover a fertilização (Thomas e Spiecer, 1987; Willis e McElwain, 2002).

1.3 A evolução da flora terrestre

Do final do Devoniano ao princípio do período Permiano (395 ~ 286 Ma), a flora terrestre evoluiu de pequenas plantas não vasculares e vasculares para uma vegetação que incluía árvores de 35 m ou mais. Devido às adaptações para viver em ambiente terrestre, as plantas vasculares têm sido ecologicamente bem-sucedidas, tornando-se numerosas e diversificadas no período Devoniano (Willis e McElwain, 2002; Raven *et al.*, 2007). Durante esta fase houve significativa mudança no ambiente global, como o movimento das placas continentais que promoveu uma dramática alteração no clima. Foram nestas condições que ocorreram as maiores inovações na morfologia da vegetação terrestre com o aparecimento de novos grupos de plantas (390 ~ 365 Ma) e um incremento relativamente rápido no número de espécies (Gensel e Andrews, 1987; Lomolino *et al.*, 2006). Ao que tudo indica, provavelmente, a pressão de seleção ambiental foi o fator preponderante nestes acontecimentos. Registros de fósseis desta época sugerem um constante incremento na complexidade ecológica em todas as escalas espaciais, da simplicidade ancestral para a proximidade da organização moderna

no período Carbonífero. Os ecossistemas, do princípio do Devoniano, foram compostos de plantas simples com interações dinâmicas simples. As diferenças na dinâmica local em escalas paisagísticas eram pequenas e de difícil diferenciação. Segundo estudos realizados, as comunidades eram constituídas de grupos de plantas de reprodução clonal oportunista (Willis e McElwain, 2002). Dois são os grupos de plantas conhecidos como tendo evoluído no início deste período: *Sciadophyton* e *Protobarinophyton* (Banks, 1970).

As plantas típicas com rizóides e raízes rudimentares co-evoluíram, suportando a pressão de turgor e mostrando história de homosporia. A história mais bem conhecida é a de *Rhynie*, a qual fornece marcadas informações do ecossistema. Embora a estrutura esporofítica fosse simples, muitas estratégias ecológicas do esporófito claramente co-existiam, como a capacidade do tipo *Rhynie gwyne-vaughanii* se dispersar rapidamente sobre o substrato via ramos laterais decíduos. A diversificação do esporófito foi trocada por um amplo arranjo na morfologia do gametófito que registra as muitas variações auxiliando a singamia. Na fase intermediária do período Devoniano foram encontrados os precursores das cavalinhas modernas (Sphenopsida). Dois outros tipos extintos também foram encontrados, o *Cladoxylon* e o *Aneurophyton*. Estudo empírico das megafloras e dos ambientes de deposição tem revelado que ocorreram fases iniciais na partição paisagística por um grupo de plantas maiores. Floras típicas de pântanos foram dominadas por uma planta parecida com fetos (*Rhacophyton*), e as áreas adjacentes incluíram os licopódios, que se distinguiram das floras interfluviais, sendo que as partes secas das planícies foram dominadas pela pró-gimnosperma *Archeopteris* (Willis e McElwain, 2002). Também no final deste período (370 ~ 354 Ma) ocorreu a evolução do óvulo que deu origem à semente, que foi uma das mais espetaculares inovações que surgiram durante a evolução das plantas vasculares. O surgimento das sementes foi um dos principais fatores responsáveis pela dominância das plantas com sementes atuais, as quais evoluíram ao longo de um período de várias centenas de milhões de anos. O fator preponderante deste sucesso foi o fato de que a semente confere ao embrião alimento armazenado que se torna disponível nos estádios críticos da germinação e estabelecimento, promovendo assim uma grande vantagem seletiva em relação aos grupos relacionados dotados de esporos livres e aos grupos ancestrais de plantas que liberavam esporos (Raven et al., 2007).

Aparentemente as Pteridospermas, primeiras plantas de sementes originaram-se nas partes úmidas da paisagem e, depois colonizaram, como oportunistas, as paisagens perturbadas e de estresse físico, inclusive as de *habitats* relativamente áridos. Indícios fósseis revelam que nesta mesma época foi formada a estrutura do caule principal que caracterizou os maiores grupos modernos de gimnospermas, fetos, Sphenophyta e uma série de grupos de licopódios (Willis e McElwain, 2002). Na formação da estrutura do caule principal o desenvolvimento de um sistema condutor no cilindro central (o eustelo) foi um fator de grande importância para o crescimento em altura e para o transporte efetivo da água e nutrientes por toda a planta (Raven et al., 2007). Evidências geológicas sugerem que o eustelo se tornou progressivamente mais complexo ao longo da evolução das plantas vasculares, apresentando aparentemente, ao final do período Devoniano (~ 374 Ma), três diferentes tipos, a saber: protostelo, sifonostelo e o eustelo (Figura 1.14a, b e c).

De acordo com os registros fósseis os licopódios, sphenopsidas, filicináceas e as pró-gimnospermas foram as primeiras árvores produtoras de esporos. Os licopódios ancestrais eram plantas pequenas, herbáceas e homosporadas, podendo-se citar como exemplo a *Baragwanathia longifolia* de aproximadamente 410 Ma, enquanto as primeiras árvores são

encontradas em fósseis datados de 370 Ma, sendo o *Lepidodendron* uma das plantas gigantes mais comuns entre os licopódios. Ele atingia de 10 ~ 35 m de altura e caule de um metro de diâmetro. Esta planta era heterosporada e os esporófilos eram encontrados em cones (denominados estróbilos) contendo os micrósporos na parte superior e megásporos na parte inferior (Willis e McElwain, 2002; Mussa, 2004).

As Sphenophyta atualmente compreendem um grupo de 20 espécies, todas possuindo hábito de crescimento herbáceo e pertencente a um único gênero. Muitos fósseis deste grupo têm sido atribuídos ao período Carbonífero e Permiano (354 ~ 248 Ma), inclusive uma série de formas arborescentes, onde a maior delas era a *Calamites*, que crescia até 18 m de altura ou mais. Esta planta apresentava caule do tipo sifonostelo com xilema primário e secundário, e floema primário. Outra característica evidente no caule era a presença de nós. Quanto ao tipo de esporo elas eram do tipo homosporadas. Entretanto, fortes evidências apontam para a presença de heterosporia neste grupo ao final do Carbonífero (Willis e McElwain, 2002).

As Filicinaceae podem ser encontradas em registros fósseis de aproximadamente 360 Ma, sendo muitas espécies deste grupo bastante semelhantes às formas atuais remanescentes. O *Psaronius* é um dos exemplos fósseis deste grupo. Ele crescia até aproximadamente 10 m de altura, possuía folhas longas e caule do tipo protostelo (Thomas e Spiecer, 1987). Evidências paleobotânicas sugerem que em algumas espécies a raiz atingia um metro de diâmetro na base do caule. A maioria das plantas deste grupo eram homosporadas. No *Psaronius*, o esporângio era grande e possuía lóculos fusionados aos pares (sinângio) e na parte inferior das pinhas ficavam os ramos férteis, sugerindo que o arranjo tenha evoluído com a ligação dos ramos férteis aos megáfilos incorporando o esporângio na parte inferior (Willis e McElwain, 2002; Mussa, 2004).

1.4 Evolução das pró-gimnospermas e gimnospermas

No período de 395 ~ 290 Ma ocorreu a segunda extinção em massa. Este evento foi marcado por significativas mudanças no ambiente global pela união dos blocos que formavam Gondwana e a Laurásia, durante o Siluriano, formado o supercontinente denominado Pangea. O movimento ativo das placas tectônicas promoveu dramática mudança no clima que passou de quente (24 a 32 °C – próximo do equador) a gelado, com temperaturas muito baixas e clima seco (no interior do continente), e monções nas regiões de encosta, tendo havido extensa glaciação nos locais de altitude elevada do hemisfério sul, os efeitos tendo sido mais intensos no interior do continente (Freeman e Herron, 1998). Neste período o mar reduziu seu nível entre 100 e 200 m. Além disto, a colonização terrestre e a conseqüente redução no CO₂ atmosférico contribuíram de forma preponderante para o resfriamento global (Zunino e Zullini, 2003; Lomolino *et al.*, 2006).

A evolução das pró-gimnospermas ocorreu entre o final do período Devoniano e início do período Carbonífero (~ 354 Ma). As pró-gimnospermas compreendem um grupo de plantas que representam a transição entre as pteridófitas e as gimnospermas. Este grupo apresentava alguns tipos de xilema e floema secundário, presença de câmbio vascular bifacial e hábito de crescimento do tipo determinado em algumas plantas e indeterminado em outras. Nestas, o avanço mais importante, em relação a seus ancestrais, consistiu do fato de apresentarem um câmbio vascular bifacial (ou seja, um câmbio que produz xilema e floema secundário). Este tipo de câmbio vascular é característico de plantas com sementes e, aparentemente,

desenvolveu-se primeiramente nas pró-gimnospermas. Entre as pró-gimnospermas do período Devoniano, pode-se citar o *Aneurophyton* (380 ~ 360 Ma) que foi uma planta que se caracterizava por apresentar uma ramificação complexa tridimensional e possuir protostelo (i.e, cilindro de tecido vascular fechado). Outra pró-gimnosperma importante foi a *Archeopteris* (370 ~ 340 Ma) (Banks, 1970). Esta planta, que também viveu no período Devoniano, possuía um sistema de ramos laterais achatados com estruturas laminares consideradas folhas e apresentava caule do tipo eustelo (com arranjo dos tecidos vasculares segundo cordões isolados em torno de uma medula).

Com relação ao sistema reprodutivo a maioria das pró-gimnospermas apresentava história de homosporia, mas algumas espécies de *Archeopteris* eram heterosporicas. Vários foram os grupos de plantas vasculares sem sementes que prosperaram durante o período Devoniano, dos quais três mais importantes têm sido reconhecidos: Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophytophyta. Estes três filos consistiam de plantas sem sementes que apresentavam estrutura relativamente simples, e todos se tornaram extintos ao final do Devoniano, aproximadamente 360 Ma atrás. Apenas um quarto filo de plantas vasculares sem sementes, Progymnospermophyta ou pró-gimnospermas, com características intermediárias entre as trimerófitas vasculares sem sementes e as plantas com sementes, não se tornou extinto. Especula-se que este filo tenha sido o ancestral das plantas com sementes, as gimnospermas e as angiospermas. Embora estas plantas se reproduzissem por meio de esporos livremente dispersos, elas produziam xilema secundário (lenho) notavelmente semelhante ao das coníferas atuais, sendo as únicas, entre as demais do período Devoniano, que produziam floema secundário. As pró-gimnospermas e as pteridófitas provavelmente originaram-se das trimerófitas mais antigas (*Rhynia*, *Zosterophyllum* e *Trimerophyta*), das quais diferiram primariamente por apresentarem sistemas de ramos mais elaborados e diferenciados e sistemas vasculares mais complexos que seus ancestrais (Raven et al., 2007).

Com o declínio destes grupos de árvores produtoras de esporos (plantas sem sementes) restaram apenas as filicináceas como remanescentes atuais da era paleozóica. As plantas produtoras de sementes surgiram no Devoniano superior (~ 350 Ma) e passaram a dominar a paisagem terrestre da flora mesozóica. As plantas produtoras de sementes eram constituídas de cinco classes: pteridospermas (já extintas), pteridófitas, cicadáceas, ginkgoales e as coníferas. As quatro primeiras apresentaram o seu apogeu no fim do paleozóico e início do mesozóico. Estas diferiam consideravelmente na estrutura e na forma de seus ancestrais. A semente destas plantas era exposta da mesma forma como o estróbilo dos pinheiros atuais (Andrews, 1963; McAlester, 1978).

As gimnospermas possuíam grande vantagem sobre os seus ancestrais pelo fato de poderem se reproduzir sem umidade externa. Os gametas masculinos não necessitavam nadar para fecundar o gameta feminino, pois eram capazes de formar o tubo polínico que conduz os gametas masculinos até o óvulo para que ocorra a fertilização da oosfera. Por este motivo, o estágio esporofítico não requer meio líquido, pois os gametas se desenvolvem no interior de tecidos úmidos da planta esporofítica e a fase gametofítica ficou reduzida ao saco embrionário. Os grãos de pólen envolvidos por uma dupla membrana impermeável eram altamente eficazes em prevenir a perda de água, e a membrana interna mais delgada e elástica originava o tubo polínico. O tamanho reduzido e o grande número de grãos de pólen permitiam o transporte pelo vento até o estigma onde o mesmo ficava alojado emitindo o tubo polínico para alcançar o óvulo e promover a fertilização. O vento também possibilitou que plantas

distantes entre si e de diferentes indivíduos fossem fertilizadas. Após a fertilização formava-se a semente que era provida de todos os nutrientes (proteínas, gorduras, amido, etc) que auxiliavam no estabelecimento do embrião nos estádios iniciais do seu desenvolvimento (Raven *et al.*, 2007).

As pteridospermas foram um dos grupos de plantas com sementes que tiveram grande desenvolvimento a partir do carbonífero inferior. Estas compreenderam um dos principais grupos de plantas formadoras de carvão mineral (McAlester, 1978). Por outro lado, as cicadáceas e ginkgoales dominaram a paisagem nos períodos Triássico e Jurássico, mas declinaram rapidamente durante o Cretáceo, à medida que se desenvolviam as angiospermas, sendo de presença relativamente rara nos dias atuais. Foi em resposta ao aumento da temperatura e diminuição da umidade no continente que ocorreu a evolução das cicadáceas, bennettitales e ginkgoales. Estes três grupos ainda possuem representantes vivos, contudo sua distribuição global foi muito mais expressiva na era mesozóica (Willis e McElwain, 2002).

As cicadáceas pertencem ao grupo que atualmente compreende 10 gêneros e 100 espécies de plantas, todas dióicas (i.e., a população é constituída de plantas com estróbilos masculinos e plantas com estróbilos femininos) (Mussa, 2004), não sendo encontrado nenhum registro fóssil indicativo da presença de monoícia (i.e., plantas com estróbilos de sexos separados em uma mesma planta). Alguns dos primeiros registros datados de aproximadamente 280 Ma (do Permiano) indicam que algumas espécies cresciam até 15 m de altura, embora as primeiras cicadáceas fossem menores, de aproximadamente 3 m. A parte apical destas plantas foi bastante conservada ao longo da evolução sendo muito próxima da encontrada nas cicadáceas atuais. Os seus órgãos reprodutivos foram bem documentados em registros fósseis. Sabe-se que nestas plantas a estrutura reprodutiva feminina possuía óvulos agrupados em folhas modificadas denominadas de megasporófilos, e a masculina se encontrava localizada em folhas modificadas denominadas de microsporófilos, sendo que cada folha possuía pequenos e compactos sacos polínicos aderidos na sua superfície. Nos grupos de plantas ancestrais cada saco polínico era capaz de produzir um grande número de grãos de pólen na forma de monolete (Willis e McElwain, 2002).

As bennettitales, por sua vez, possuem registros fósseis que datam desde o princípio do Triássico até o fim do Cretáceo (248 ~ 140 Ma). Este grupo apresentava muitas semelhanças morfológicas ao das cicadáceas atuais e também das extintas. Um dos gêneros de bennettitales mais comumente citados é a *Williamsonia* (Banks, 1970). Esta planta possuía estruturas reprodutivas que lembram as angiospermas, tendo sido demonstrado que existe uma estreita conexão evolucionária entre os membros deste grupo e as primeiras angiospermas, que foram denominadas de pró-angiospermas. Inúmeros exemplos fósseis indicam, com poucas exceções, que este grupo era unissexual no início e que depois passou a ser bissexual. Os cones femininos eram constituídos de óvulos rodeados de folhas estéreis e de um integumento em forma de túbulo que compreendia a micrópila. A estrutura reprodutiva masculina era composta de folhas e estruturas contendo pequenos sacos polínicos, os quais eram compostos por esporângios fusionados (sinângio). O grão de pólen, cuja forma era de monolete, assemelhava-se ao das cicadáceas. Neste grupo, tem-se sugerido a ocorrência tanto da polinização pelo vento quanto da autofecundação, sendo que algumas evidências indicam que a polinização animal também pode ter sido utilizada (Willis e McElwain, 2002).

No grupo das ginkgoales os registros dos primeiros fósseis encontrados foram datados de 280 Ma, sendo atualmente encontrada apenas uma única espécie, *Ginkgo biloba*. Evidências

fósseis sugerem que este grupo foi formado por, pelo menos, 16 gêneros e contribuía significativamente para a vegetação global. A grande semelhança entre as espécies extintas e a *Ginkgo biloba* tem levado à sua descrição como fóssil vivo (Thomas e Spicer, 1987). O caule principal composto de eustelo contém grande conteúdo de xilema secundário e demonstra características que são difíceis de separar de algumas coníferas como o *Pinus*. Os óvulos de *Ginkgo* nascem terminalmente nos ramos curtos de axilas de folhas laterais, em número de dois a três, e são ligados por um pedúnculo. Já os microsporângios (sacos polínicos) nascem nas axilas das folhas dos ramos laterais curtos (Mussa, 2004). A estratégia reprodutiva utilizada pelo *Ginkgo biloba* é do tipo dióica, mas evidências fósseis indicam que havia muita variação entre as estruturas reprodutivas (Willis e McElwain, 2002).

Outro grupo também importante foi o das Glossopteridaceae. Este grupo também tem sido sugerido como possível ancestral das angiospermas, pois estas plantas, que possuíam hábito arborecente e decíduo, também apresentavam órgãos reprodutivos bastante modificados presos às folhas. Evidências fósseis sugerem que estas plantas cresciam aproximadamente 10 m de altura e tinham caule do tipo eustelo, indicando estreita similaridade com a *Araucaria* moderna. Suas estruturas reprodutivas femininas eram bastante diversas variando de uni a multiovuladas (Willis e McElwain, 2002).

As coníferas apareceram no período Carbonífero, sendo atualmente extinta a maioria das formas primitivas. A conífera mais primitiva foi encontrada em registros fósseis de Yorkshire, *Swillingtonia denticulata*, e datada como sendo pertencente ao Carbonífero superior (~ 310 Ma). Este grupo tem mostrado um incremento nos registros fósseis ao longo do Permiano, contudo a maior radiação ocorreu no período Triássico (245 ~ 208 Ma) com sete famílias (Podocarpaceae, Taxaceae, Araucariaceae, Cupressaceae, Taxodiaceae, Cephalotaxaceae e Pinaceae), as quais atualmente encontram-se amplamente dispersas.

Dentre as coníferas evidências de registros fósseis indicam que *Utrechtia* seja a planta mais ancestral. Esta planta, pertencente ao Permiano, atingia 5 m e possuía caule do tipo eustelo com vasos condutores de seiva e traqueídeos. Seu exemplar fóssil mostra semelhança morfológica com muitas das coníferas existentes. As estruturas reprodutivas masculinas e femininas da planta provavelmente encontravam-se alocadas em partes diferentes do ápice. Evidências fósseis sugerem que a estrutura masculina produtora de pólen, no fóssil, era bastante similar à das coníferas atuais (Thomas e Spicer, 1987). Já, os cones femininos consistiam de um eixo de aproximadamente 8 cm de comprimento no qual era encontrada uma folha reduzida com a estrutura reprodutiva. Este pequeno ápice fértil lembra uma fase intermediária entre as cordiades e a estrutura das coníferas modernas (Crane, 1985; Doyle e Donoghue, 1986). Assim sendo, as coníferas, de modo geral, apresentam estratégia reprodutiva do tipo monóica ou dióica, contendo cones masculinos na face abaxial da folha e os cones ovulíferos na superfície da bráctea (Mussa, 2004).

I.5 Evolução das angiospermas

Até onde se sabe as angiospermas divergiram de um ancestral pertencente ao grupo das plantas com sementes entre o final do período Jurássico e princípio do Cretáceo entre 130 e 90 Ma (Crane et al., 1995), atingindo a dominância entre 50 ~ 80 Ma (Axelrod, 1970) logo após a ocorrência da quinta extinção em massa (Zunino e Zullini, 2003). Segundo Stuessy (2004), as angiospermas se originaram de fetos produtores de sementes (plantas semelhantes

a samambaias). Estas teriam evoluído no período Jurássico, com o surgimento do carpelo seguido da ocorrência de dupla-fertilização e somente após estas duas etapas evolutivas é que teriam ocorrido as mutações responsáveis pelo aparecimento das partes que compõem a flor (i.e., sépalas e pétalas). Esta transição teria levado mais de 100 Ma para se tornar completa.

A presença de clima extremo e inconstante teria restringido a localização destes indivíduos a ambientes de altitudes mais elevadas e latitudes medianas, onde havia predomínio de clima seco tropical até o princípio do Cretáceo. Entretanto, com a fragmentação de Gondwana (~ 206 Ma) houve o avanço das águas do oceano sobre os continentes (Lomolino *et al.*, 2006), promovendo aumento da superfície oceânica em torno dos continentes. Como consequência disto passou a existir clima ameno e homogêneo para todos os continentes favorecendo a colonização das angiospermas em regiões de baixa altitude. Por outro lado, a fragmentação e a consequente deriva continental (América do Sul, África, Índia e Austrália) promoveram o isolamento das plantas existentes no Albiano-Cenomoniano (fase intermediária do Cretáceo) e alteração profunda no clima da época. As barreiras ao fluxo gênico proporcionaram mudanças nas frequências dos alelos e aumento da diversidade em decorrência de funções adaptativas e pré-adaptativas (Axelrod, 1970).

Evidências morfológicas, moleculares e estudos de filogenia mostram que as angiospermas tiveram origem monofilética (Doyle e Donoghue, 1986), sendo a *Amborella trichopoda* a angiosperma mais primitiva (*Nymphaeales* - lírios aquáticos) e grupo irmão mais próximo entre eles, a partir do qual teria surgido a primeira linhagem divergente (Qiu *et al.*, 1999; Soltis *et al.*, 2000). Por outro lado, dois gêneros de Gnetales, *Gnetum* e *Welwitschia*, não formaram agrupamento com as angiospermas, mostrando elevado nível de consistência no agrupamento com as coníferas (Qiu *et al.*, 2000). Registros fósseis confirmam a possibilidade de todas as angiospermas terem sido originadas de um ancestral comum derivado das gimnospermas e que este não apresentava flores, carpelos fusionados, nem frutos. O mais antigo fóssil que se tem conhecimento foi datado de 125 Ma e foi encontrado por Dilcher *et al.* (2002), sendo, provavelmente, a mãe de todas as angiospermas. O material fossilizado, pertencente ao grupo das líliáceas, foi encontrado na China e denominado de *Archeafructs sinensis*. *Archeafructs* é considerado um fóssil-chave porque ele possui carpelos, entretanto não possui flores. Esta ausência de partes do perianto e a presença de carpelos e estames separados, distribuídos ao longo do eixo de uma estrutura reprodutiva vertical, causam questionamento sobre a possibilidade da existência de flores unissexuais sem perianto e de formas mais especializadas na base das angiospermas (Friis *et al.*, 2003). Estas informações confirmam a hipótese de as angiospermas terem iniciado a sua evolução no Cretáceo inferior (aproximadamente 130 Ma), atingindo a sua dominância na vegetação do mundo inteiro mais ou menos há 90 Ma. Por volta de 75 Ma, já existiam muitas famílias e alguns dos gêneros modernos também podiam ser encontrados (Raven *et al.*, 1995).

Atualmente, as angiospermas são dominantes no mundo todo e possuem cerca de 300 a 400 famílias e 240 a 300 mil espécies, enquanto as pteridófitas possuem cerca de 10 mil espécies e as gimnospermas apenas cerca de 750 espécies (Willis e McElwain, 2002; Bernardes-de-Oliveira, 2004). O aparecimento e a rápida diversificação das eudicotiledôneas e das monocotiledôneas levaram estas plantas a uma dominância crescente durante os últimos 35 Ma do Cretáceo superior (100 ~ 65 Ma). Aproximadamente há 90 Ma, várias ordens e famílias de angiospermas existentes já haviam se estabelecido e as plantas com flores já haviam atingido a dominância em todo o Hemisfério Norte. Nos 10 milhões de anos seguintes elas atingiram

a dominância no Hemisfério Sul por possuírem as características adaptativas de resistência à seca e ao frio tais como folhas lisas de tamanho reduzido, presença de elementos de vaso com células condutoras mais eficientes na condução de açúcares através do floema da planta e uma semente resistente que protegia o embrião contra a dessecação. O surgimento do hábito decíduo também ocorreu bem cedo na evolução deste grupo permitindo que as plantas pudessem ficar relativamente inativas nos períodos de seca, calor ou frio extremo, o que provavelmente contribuiu para este sucesso verificado nos últimos 50 Ma, quando o clima no mundo sofreu mudanças frequentes (Raven *et al.*, 1995). Um dos fatores mais importantes, para as angiospermas, talvez tenha sido a evolução do sistema reprodutivo que permitiu a polinização mais precisa e um mecanismo de dispersão de sementes mais especializado. Assim, os indivíduos puderam ocorrer amplamente dispersos em muitos tipos de *habitats* diferentes, tais como o deserto, montanhas e águas rasas, deixando de se desenvolver apenas em mar aberto e nas regiões polares. Outros fatores preponderantes do sucesso foram: fase diplóide desenvolvida e autotrófica, fase haplóide reduzida, dupla fertilização e o desenvolvimento de carpelos para uma maior proteção das sementes (Paterniani, 1974).

Desse modo, todas as angiospermas necessariamente apresentam flores, carpelos fusionados, dupla fertilização (responsável pela formação do endosperma), microgametófitos com um número extremamente variado de núcleos, estames com dois pares de sacos polínicos e a presença de tubos crivados e células companheiras no floema (Friis *et al.*, 1992; Bernardes-de-Oliveira, 2004). Assim, a evolução das angiospermas consta da presença de, pelo menos, dois variantes novos: a presença de verticilos florais (sépalas e pétalas), e a presença de dois sexos na mesma flor (hermafroditismo). Até este período (final do Carbonífero – início do Cretáceo) as flores não apresentavam verticilos, e cada sexo era localizado em uma estrutura reprodutiva, na mesma planta ou em plantas separadas. Durante a evolução os estróbilos masculinos e femininos, presentes em estruturas e locais diferentes nas gimnospermas, passaram a ser encontrados num único arranjo. Adicionalmente, surgiram as sépalas e pétalas que produziram ornamentos para as flores que começaram a serem formadas.

Mas como isso poderia ser possível?

Estudos moleculares identificaram três fatores (compostos por um ou mais genes) que controlam a produção dos verticilos florais, os quais foram denominados de fatores **A**, **B** e **C** (Coen e Meyerowitz, 1991). Atualmente, também já foram isolados genes de gimnospermas que mostram uma alta similaridade com os genes de iniciação floral das angiospermas (transição do meristema vegetativo para meristema reprodutivo), evidenciando a conservação evolutiva do papel biológico dos mesmos (Lobo e Dornelas, 2002). Contudo, Kramer e Irish (2000) estudando o nível de conservação destes genes em eudicotiledôneas inferiores, magnoloides e monocotiledôneas constataram que o programa ABC se encontra conservado apenas em alguns aspectos enquanto em outros apresentou elevado nível de plasticidade. Como os genes se encontram relativamente bem conservados nas eudicotiledôneas superiores, estes podem ter sido fixados apenas tardiamente na evolução das angiospermas. Em angiospermas estes fatores são responsáveis pela formação de sépalas (Se), pétalas (Pe), estames (Es) e carpelos (Ca) (Figura 14), e nas coníferas (gimnospermas) ainda não se tem conhecimento do seu papel. Ao que tudo indica os fatores **B** e **C** são os mais antigos existentes em coníferas. Sabe-se que o fator **C**, isoladamente, determina a formação dos carpelos, mas em associação com o fator **B** o mesmo é capaz de determinar a diferenciação dos estames. Já o fator **A**, isoladamente, determina a formação de sépalas, enquanto a sua associação ao fator

B promove a diferenciação das pétalas (Fonseca e Dornelas, 2002). Deste modo, para surgir a flor das angiospermas foi necessária a presença dos três fatores (**A**, **B** e **C**) em associação, e ainda a evolução de um quarto fator, o fator de transcrição, denominado de SUPERMAN (**SUP**), que deveria atuar sobre o fator **B** para permitir a expressão do fator **C** produzindo os carpelos. Logo, a evolução das angiospermas só se tornou possível graças à presença de todos esses fatores em associação (Figura 1.15). Para maiores detalhes sobre o assunto, consulte o capítulo 2 deste livro.

As angiospermas primitivas possuíam flores solitárias nas extremidades dos ramos ou frouxamente organizadas em cimós como em muitas espécies de *Paeonia*, sendo que os ramos acima dos internós possuíam folhas reduzidas e flores secundárias (Figura 1.16a). O padrão de desenvolvimento do eixo floral e de formação de estames e carpelos divergia muito e apresentaram um longo período sem diferenciação dos meristemas, ocorrendo apenas aumento de tamanho e, posteriormente, a diferenciação em três regiões: zona central inicial, periférica e o domo apical do meristema. Inicialmente, o desenvolvimento do perianto e do androceu nas angiospermas mais primitivas era pouco diferenciado em sépalas e pétalas. O tapeto era provavelmente constituído de brácteas e folhas modificadas. Em uma série de gêneros, tais como: *Calycanthus*, *Paeonia* e algumas espécies de *Hibbertia*, ocorrem transições graduais nas folhas, que passam de estruturas de brácteas (folhas modificadas) para sépalas e pétalas típicas (Stebbins, 1974). Os estudos das estruturas dos órgãos florais e reprodutivos dos períodos Cretáceo e Terciário também demonstram um incremento geral na diversidade morfológica e organizacional dos órgãos reprodutivos das angiospermas ao longo da evolução (Figura 1.16a-f). Contudo, os registros fósseis de órgãos florais são incompletos, principalmente nas primeiras fases da diversificação deste grupo, e este também é consistente com os registros de outros órgãos tais como grãos de pólen e folhas (Friis *et al.*, 1992).

A filotaxia das partes florais do estágio Albiano (Cretáceo inferior) é obscura, mas umas poucas formas mostram evidências de arranjo das partes em espiral. No princípio do Cenomaniano (início do Cretáceo superior) os dois maiores tipos da filotaxia das angiospermas já se encontravam estabelecidos, que compreendem flores acíclicas, com as partes arranjasdas em espiral e flores hemicíclicas (Figura 1.16b), com as partes do perianto arranjasdas em verticilos parcialmente em espiral (Basinger e Dilcher, 1984). Do princípio até a fase intermediária do Cenomaniano as flores acíclicas e hemicíclicas eram muito dispersas entre as angiospermas, sendo que a sua importância decresceu com a diversificação das flores cíclicas (Figura 1.16d), que predominaram nas floras dos fósseis do estágio Santoniano-Campaniano (Cretáceo superior), mas os fósseis de pólen sugerem que, provavelmente, estas formas já estavam estabelecidas ao final do Cenomaniano.

As informações do número de partes florais das estruturas reprodutivas do estágio Albiano também são escassas; já o número de carpelos variava de 3 – 8 até mais de 100. O número de estames conhecido é de três e cinco, mas infelizmente este se baseia apenas em duas estruturas florais. Flores poliméricas (com inúmeras partes), acíclicas e hemicíclicas, com número de partes indefinido foram, aparentemente, preponderantes no Cenomaniano. Por outro lado, as flores cíclicas apresentavam em sua maioria cinco partes, mas alguns indícios apontam para a existência de flores de quatro e seis partes também neste período. Aparentemente, as primeiras flores cíclicas eram isômeras (com o mesmo número de partes florais em cada verticilo). As heterômeras, por sua vez, só se estabeleceram em fase intermediária deste período. O tipo heterômero dominou o Santoniano-Campaniano possuindo, normalmente,

perianto e androceu em número de cinco e o gineceu com dois a três carpelos. Já os verdadeiros tipos de flores trímeras estabeleceram-se e foram relativamente comuns no estágio Maastrichtiano (final do Cretáceo superior). O perianto do princípio do Cenomoniano já se mostrava estabelecido com tipos distintos de cálice e corola. Em relação à simetria e fusão das partes florais, parece que todas eram aparentemente actinomorfas de simetria radial e com as partes do perianto livres. A simetria bilateral em flores ocorreu aproximadamente 60 Ma após a origem das angiospermas sendo encontrada em inúmeros registros fósseis do Paleoceno e do Eoceno e no Cretáceo superior quando a mesma encontra-se associada à presença de insetos sociais, sendo que a co-evolução desta ocorreu em uma série de famílias em diferentes estádios (Dilcher, 2000). Fósseis de flores zigomórficas (Figura 1.16h) foram encontradas apenas no Maastrichtiano, mas evidências indicam que a zigomorfia possa ter se estabelecido no princípio do Campaniano. Quanto à diferenciação distinta das partes florais sabe-se que esta foi encontrada no final do Paleoceno em flores de *Papilionoideae*, enquanto as primeiras flores simpétalas foram observadas em fósseis do Santoniano-Campaniano e uma série delas foram encontradas no Maastrichtiano (pertencentes às fases finais do período Cretáceo). No Cretáceo as flores simpétalas geralmente apresentam uma forma de tubo raso e bem aberto (Figura 1.16h), enquanto que as formas de tubo profundo foram estabelecidas no Paleoceno e princípio do Eoceno (Friis *et al.*, 1992).

Com base nas informações provenientes de fósseis, pode-se inferir que as flores das primeiras angiospermas apresentavam carpelos individuais, flores pequenas unissexuais ou bissexuais e simetria radial (Friis *et al.*, 1992). Também Dilcher (2000) verificou a presença apenas de flores pequenas e médias, entre os registros fósseis mais antigos de angiospermas. Aquele autor acredita que o tamanho das flores possuía relação com o tamanho do polinizador, sendo que a posterior variabilidade no tamanho destas flores sugere uma grande variedade de polinizadores, e acrescenta ainda que a água e o vento também participavam do processo da polinização.

Quanto à posição do ovário, a estrutura dos fósseis de flores e frutos das angiospermas do Albiano e princípio do Cenomoniano era do tipo hipógino (Figura 1.17a). Já as epíginas (Figura 1.17c) foram encontradas bem estabelecidas no princípio e meio do Cenomoniano, e a sua radiação aparentemente atingiu o apogeu no Santoniano-Campaniano, compreendendo em torno de dois terços de todas as estruturas florais deste estágio, decrescendo no período Terciário. Atualmente, as flores epíginas estão presentes em um quarto de todas as famílias (Grant, 1950).

Com relação à estrutura reprodutiva masculina, os primeiros registros fósseis descrevem a existência de três estames fusionados na base, e também de flores unissexuais com cinco estames presentes no estágio Albiano (fase intermediária do Cretáceo) enquanto no Santoniano-Campaniano (final do Cretáceo) os estames encontravam-se bem estabelecidos nos registros fósseis. Estames fósseis com filamentos livres foram encontrados no período Cretáceo. Os sacos polínicos de todas as anteras dos primeiros fósseis conhecidos possuem quatro esporângios, sendo que apenas no Santoniano-Campaniano surgem evidências de anteras com dois esporângios. A deiscência, inicialmente, era do tipo longitudinal (Santoniano-Campaniano), enquanto no início do período Paleogene foram encontrados os primeiros registros de deiscência por duas ou mais válvulas, e no Paleoceno, os fósseis apresentaram as primeiras anteras com deiscência apical (Friis *et al.*, 1992).

O pólen das primeiras angiospermas apresentava uma única abertura, como encontrado

nas monocotiledôneas e em alguns outros grupos de angiospermas, bem como nas cicadáceas, ginkgoáceas e outros grupos. Atualmente, são conhecidos quatro tipos de pólen presentes nos fósseis encontrados de angiospermas mais primitivas (*Clavatipollenites*, *Pré-Afropollis*, *Spirinatus* e *Liliacidites*) e um quinto tipo (*Tricoliptes*) que pode ser encontrado nas angiospermas mais recentes.

O gametófito feminino sofreu grandes alterações ao longo da evolução das angiospermas, tendo sido sugerida a evolução por módulos e cada módulo composto de quatro células (Figura 1.18). Acredita-se que no princípio teria surgido o módulo composto de quatro células localizado na região da micrópila compreendendo duas sinérgidas, uma célula ovo e uma célula central dando origem aos indivíduos com endosperma diplóide. Williams e Friedman (2002) mostram que a presença de endosperma diplóide foi comum em linhagens ancestrais de angiospermas. Posteriormente, o módulo micropilar teria sofrido duplicação, passando a ser composto por oito núcleos/sete células, dando origem a um saco embrionário composto pelo módulo localizado na região da calaza (formando três antípodas - que degeneram logo após a fertilização), uma célula central composta de dois núcleos e o módulo localizado na região da micrópila (Friedman e Williams, 2003). Assim, teriam sido originados os indivíduos de endosperma triplóide que apresentam uma relação 2:1 células maternal/parental (Williams e Friedman, 2004). Ao longo da evolução os módulos continuaram sendo duplicados dando origem a endospermas com níveis de ploidia superior, tendo sido verificada a presença de um a 14 núcleos na região polar (Friedman et al., 2008).

Os registros fósseis da estrutura reprodutiva feminina das primeiras angiospermas apresentam carpelos livres do tipo apocárpico, sendo esta a condição predominante no princípio do Albiano e do Cenomoniano (Figura 1.19). A sincarpia (fusão dos carpelos), por sua vez, só foi estabelecida no final do Albiano (fase intermediária do período Cretáceo), sendo representada por uma série de táxons no início do Cenomoniano. Basinger e Dilcher (1984) descreveram um fóssil de aproximadamente 94 Ma. Segundo os autores, o fóssil possuía flores pentâmeras, com sépalas e pétalas distintas, carpelos fusionados e receptáculo floral. Para Friis et al. (1992), as formas sincárpicas se tornaram bastante diversificadas ao final do Cretáceo, sendo esta a estrutura reprodutiva mais comum nas flores do Santoniano-Campaniano.

O surgimento de carpelos fusionados foi primordial na evolução das angiospermas, sendo esta a característica preponderante na separação destas em relação às demais plantas com sementes. A fusão, quase sempre completa, tem por função proteger o óvulo não fertilizado do ambiente externo. Existem teorias sugerindo que a fusão dos carpelos tenha ocorrido para promover a proteção contra besouros e outros herbívoros. Entretanto, Dilcher (2000) sugere que esta esteja mais diretamente relacionada com a evolução da bissexualidade das flores. Com a evolução da flor, os órgãos masculinos e femininos foram aproximados, sendo então necessária a proteção contra a autofertilização. Para promover a proteção necessária teriam surgido barreiras mecânicas (fusão de carpelos) e químicas (sistemas de auto-incompatibilidade), pois assim as plantas previnem o crescimento do tubo polínico. Além disto, a adição ou subtração de sépalas, pétalas e estames foi importante para promover a polinização cruzada (alogamia) e o surgimento dos nectários foi responsável pelo aumento da polinização por insetos.

Atualmente, 83% dos táxons das angiospermas existentes apresentam sincarpia no gineceu (Endress, 1982). Inicialmente os ovários sincárpicos eram, aparentemente, parcialmente separados e divididos segundo o número de locos correspondente ao de carpelos no prin-

cípio do Albiano-Cenomoniano. Já no Santoniano-Campaniano desenvolveu-se uma série de tipos distintos com ovários uniloculares, enquanto as divisões secundárias mostraram a sua primeira ocorrência em fósseis das angiospermas do estágio Maastrichtiano (Friis *et al.*, 1992). Nesta fase, os “gineceus” e frutos apocárpicos (Figura 1.19a) conhecidos dos primeiros registros fósseis não mostram evidência distinta de “estilos” e área estigmática, pois este tipo de característica apresenta inconsistência nos registros fósseis. Os primeiros frutos sincárpicos (Figura 1.19b-f) foram encontrados no Albiano-Cenomoniano (terço inferior do Cretáceo), onde os frutos eram aparentemente secos e sem modificações óbvias para dispersão. Entretanto, a evolução da sincarpia foi relativamente rápida sendo que do princípio ao final do período cretáceo praticamente todos os tipos de frutos sincárpicos já se encontravam estabelecidos. Os folículos e as nozes compreendiam os frutos originados de ovários apocárpicos, enquanto as cápsulas (Figura 1.19b) separadas originaram-se de ovários sincárpicos. Os primeiros fósseis de frutos com polpa foram datados como pertencentes ao terço médio do Cretáceo, ao passo que a primeira evidência de bagas foi encontrada apenas em fósseis pertencentes ao Maastrichtiano (final do Cretáceo) (Figura 1.19e). Os frutos de polpa tornaram-se relativamente comuns durante o princípio do período Paleogene, aumentando consideravelmente a sua diversidade em relação ao tamanho, indicando ampla variação nos mecanismos de dispersão (Tiffney, 1984).

Acredita-se que as primeiras angiospermas experimentaram uma grande variedade de agentes polinizadores, sendo polinizadas pela água, vento ou animais. Contudo, foi a associação com animais que proporcionou a sua maior diversificação (Bernardes-de-Oliveira, 2004) ao longo de sua história evolutiva.

1.5.1 Unissexualidade e as estratégias reprodutivas

As angiospermas da atualidade exibem grande diversidade de estratégias reprodutivas. A grande maioria das angiospermas possui plantas com flores hermafroditas (72%), enquanto somente 11% das plantas apresentam flores unissexuadas (Figura 1.20), sendo 7% do tipo monóicas e 4% dióicas (Figuras 1.21 e 1.22), enquanto as formas intermediárias de dimorfismo sexual (ginomonóicas e andromonóicas) representam 7% e as plantas com ambas as formas de flores unissexuadas e bissexuadas compreendem 10% (Figuras 1.21 e 1.23) (Ainsworth, 2000; Richards, 1997).

As flores unissexuadas podem ser encontradas alocadas em diferentes partes de uma única planta (monóica) ou em plantas diferentes, formando populações dióicas (Figura 1.22).

As populações monóicas podem apresentar plantas na forma ginomonóica (flores femininas e hermafroditas), andromonóicas (flores masculinas e hermafroditas) ou trimonóicas (flores masculinas, femininas e hermafroditas). Da mesma forma, as populações dióicas podem apresentar a forma ginodióica (plantas com flores femininas e plantas com flores hermafroditas), androdióica (plantas com flores masculinas e plantas hermafroditas), e ainda subdióica (plantas de flores femininas, plantas de flores masculinas e plantas de flores hermafroditas) (Figura 1.23).

Mas como poderia ter surgido tamanha diversidade de estratégias reprodutivas nas angiospermas?

1.5.2 Evolução da unissexualidade

A unissexualidade, nas angiospermas, evoluiu como um sistema promotor de alogamia (fertilização cruzada) cuja função primária é obter sucesso na reprodução nos mais diferentes habitats em que se encontram. As diferentes forças evolutivas - seleção, mutação, migração e deriva - atuando sobre indivíduos hermafroditas ao longo de sua evolução teriam promovido o aparecimento de populações monóicas e dióicas (Barrett, 2002).

• Evolução da dioicia

A dioicia, na maioria das vezes, evoluiu de espécies autocompatíveis (que podem se autofecundar) em resposta à pressão seletiva para promover cruzamento (Bawa e Opler, 1975) e representa a alteração no padrão de alocação de reserva para as funções masculinas e femininas. Além disto, o dimorfismo sexual muda a distribuição espacial das reservas para polinizadores, dispersores de sementes e predadores (Sato, 2002; Bawa, 1980). Embora, Lebel-Hardenack e Grant (1997) acreditem que esta evolução pode ter ocorrido apenas para permitir uma melhor alocação dos recursos otimizando a reprodução, Ainsworth (2000) enfatiza que a dioicia é um dos mecanismos mais extremos que, na maioria das vezes, surge em decorrência dos efeitos deletérios da depressão por endogamia ou por condições ambientais de estresse e conseqüentes limitações de reserva que impedem as plantas hermafroditas de manter as funções sexuais, podendo favorecer o surgimento de indivíduos com sexos separados.

De acordo com Charlesworth (1991), a evolução da dioicia pode ocorrer em populações hermafroditas, monóicas e com presença de heterostilia, conforme ilustrado nas Figuras 1.24, 1.25 e 1.26, respectivamente.

Em populações hermafroditas, a dioicia evoluiu em decorrência de pelo menos duas mutações, uma causadora de esterilidade masculina que promove o surgimento de plantas femininas em populações hermafroditas, e uma mutação nas plantas hermafroditas, da mesma população, causando esterilidade feminina tornando possível o aparecimento de plantas do sexo masculino. Assim, uma mutação afetaria a produção de grãos de pólen e a outra a produção de óvulos (Charlesworth e Charlesworth, 1978; 1998; Charlesworth, 1991). Os autores acreditam ser pouco provável a ocorrência simultânea das duas mutações para o estabelecimento da dioicia, e que a dioicia a partir do hermafroditismo deve ter envolvido tipos intermediários na população proporcionando a presença de hermafroditas, juntamente com plantas-macho e plantas-fêmea estéreis em uma mesma população (população subdióica) (Figura 1.24). E que, em todos os casos em que a primeira mutação causou esterilidade feminina, com o aparecimento de plantas androdióicas, teria sido verificada a quebra da dioicia, ou seja, não se tem nenhum caso registrado em que esta forma tenha conseguido evoluir para o estabelecimento de populações dióicas (Figura 1.24). Por outro lado, Sato (2002) relata, com base em modelos matemáticos, que plantas de sexos separados (dióicas) só se tornam bem estabelecidas se ocorrer uma redução gradual na fertilidade masculina ou da semente de plantas hermafroditas, proporcionando a evolução da dioicia.

A evolução de plantas dióicas, a partir da monoicia, parece envolver apenas uma única rota, pois flores masculinas e flores femininas já co-existem em uma única planta, bastando apenas a ocorrência de mutações causando esterilidade masculina e feminina em plantas diferentes. Isto ocasionaria a separação dos sexos nas plantas conforme ilustra a Figura 1.25.

Charlesworth e Charlesworth (1998) acreditam que para ocorrer a evolução da dioícia partindo de populações monóicas, seja necessária uma série de mutações alterando as proporções de flores masculinas e femininas nas plantas até que cada um dos sexos esteja alocado em plantas separadas.

Acredita-se que a distília (um tipo de heterostília) poderia originar plantas díóicas pela ocorrência de mutações suprimindo as funções masculinas em algumas plantas e femininas em outras de modo a originar plantas de sexos separados (Lloyd, 1979) (Figura 1.26). Uma das hipóteses é que a mudança da distília para a dioícia seja iniciada pela mudança na biologia de polinização destas populações com a interrupção do fluxo de pólen complementar entre os indivíduos que pode ocorrer de duas formas: promovendo o fluxo entre estames e pistilos longos, e eliminando a utilidade e a funcionalidade de estames e pistilos curtos (Beach e Bawa, 1980). Contudo vale salientar que a heterostília pode ter tido origens independentes em plantas polinizadas por animais para aumentar a precisão da polinização (Barrett *et al.*, 2000).

• Evolução da monoícia

A monoícia e a dioícia são bastante diferentes, pois a dioícia previne a autofecundação de forma absoluta, já a monoícia meramente previne a polinização intraflores, mas não pode impedir que um indivíduo se autofecunde.

Deste modo, da mesma forma como evoluíram as plantas díóicas, as plantas monóicas podem ter-se originado de plantas hermafroditas pela supressão da função masculina em algumas flores e supressão da função feminina de outras flores; contudo, este fato deve ter ocorrido em uma mesma planta e não ter sido alocado em plantas diferentes como no caso da dioícia (Richards, 1997).

Plantas monóicas também podem ser originadas a partir de plantas díóicas, seguindo-se o caminho inverso da dioícia (Figura 1.25); contudo, este sistema deve ser contemplado com o surgimento da função feminina em plantas masculinas, e vice-versa para que os indivíduos de uma mesma população, sendo que, ao final, estas apresentem flores de sexos separados em uma mesma planta. Entretanto, não parece muito provável que este caminho evolutivo tenha ocorrido.

A evolução de plantas monóicas, a partir de plantas heterostílicas, parece ser um mecanismo mais fácil e provável, pois este envolveria os mesmos passos abordados na evolução da dioícia (Figura 1.26); contudo, ao invés das flores unissexuadas serem alocados em indivíduos diferentes, estas seriam alocadas em partes diferentes de um mesmo indivíduo.

1.5.3 Evolução do sistema de autoincompatibilidade

A origem e a manutenção dos sistemas de auto-incompatibilidade são bastante complexos sendo que ainda existem muitas questões em torno de sua evolução que permanecem sem resposta. Acredita-se que ela surgiu diversas vezes durante a evolução, e para que ocorra o estabelecimento do sistema químico da autoincompatibilidade é necessário que haja forte depressão por endogamia nos indivíduos oriundos de populações autocompatíveis. Além disto, plantas completamente autoincompatíveis não seriam estabelecidas de imediato na população de plantas autocompatíveis. Estima-se que num primeiro momento seriam estabelecidos níveis intermediários na população sendo que plantas compatíveis estariam entre as autoincompatíveis. Pelo fato de os indivíduos gerados não apresentarem depressão por endogamia,

os alelos de autoincompatibilidade teriam vantagem reprodutiva, aumentando sua frequência na população a ponto de suprimir completamente os alelos de autocompatibilidade. Outro fato a considerar é que alelos responsáveis pela autoincompatibilidade não aumentam em frequência caso não exista depressão por endogamia, pois na ausência de depressão ambos teriam a mesma vantagem reprodutiva não ocorrendo a eliminação dos indivíduos gerados a partir de plantas autocompatíveis (Clark e Kao, 1998).

Assim, a vantagem reprodutiva pode ser definida pelo balanço de duas forças: a que controla a rejeição do grão de pólen, priorizando o cruzamento, e a que age no sentido contrário buscando aumentar a frequência das progênies em ambientes onde a presença do polinizador é baixa. Deste modo, a manutenção da autoincompatibilidade ao longo das gerações vai depender da superioridade das progênies produzidas e do custo relativo da redução no número de indivíduos gerados (Vallejo-Marín e Uyenoyama, 2004).

1.5.4 Evolução do sistema de autofertilização

A quebra da autoincompatibilidade tem ocorrido de forma repetida ao longo da evolução das angiospermas e proporcionado profundos impactos sobre a estrutura genética das populações (Stone, 2002). O principal custo genético da endogamia é o efeito deletério da depressão, contudo ela não é constante e varia de acordo com o nível de autofertilização. Populações alógamas que se autofertilizam sofrem o efeito da depressão gerada pela exposição dos alelos recessivos deletérios ou parcialmente deletérios até que sejam completamente eliminados da população. Deste momento em diante, a população está preparada para continuar evoluindo, utilizando o sistema de autofertilização sem ter efeitos prejudiciais recorrentes.

Considerando-se um sistema de autoincompatibilidade associado à presença de clonalidade como sendo ancestral, foi verificado que a transição do sistema de autoincompatível clonal (AI C) para AI não clonal (AI NC) raramente ocorre, já o inverso é comum (Figura 1.27). Contudo a transição de AIC para autocompatível clonal (AC C) comumente ocorre e é irreversível. Do mesmo modo sistema AI NC sofre transição para autocompatível não clonal (AC NC) de modo irreversível. Em contrapartida, a transição entre AC C para AC NC ocorre frequentemente, enquanto o reverso varia de acordo com as condições ambientais (Vallejo Marín e O'Brien, 2007)

1.5.5 Evolução do sistema misto de cruzamento

Sistema misto de cruzamento é comum em plantas superiores (Ingvarsson, 2002) e corresponde à ocorrência simultânea da autofertilização e da fertilização cruzada. Atualmente existem fortes evidências de que ela seja gerada, principalmente, por forte depressão por endogamia (Goodwillie *et al.*, 2005). O principal custo genético da endogamia é o efeito deletério da depressão, contudo ela não é constante e varia de acordo com o nível de autofertilização. Numa condição em que a condição da depressão por endogamia não varia e sua flutuação ocorre de forma estocástica entre as gerações, com média aproximada de 0,5, a autofertilização não é necessariamente selecionada. Como resultado desta flutuação, a depressão por endogamia pode ser vista como um custo adicional da autofertilização que pode estabilizar-se no sistema misto de cruzamento (Cheptou e Schoen, 2002). A substancial frequência de espécies com taxa de cruzamento intermediária oferece evidências de que o sistema misto de cruzamento possa ser uma estratégia estável; contudo não existe uma

quantificação desta frequência de modo que não se pode afirmar ainda se este modo é estável ou apenas uma fase de transição. Para tanto, são necessários mais estudos teóricos com um maior número de táxons para uma maior precisão nas conclusões (Goodwillie *et al.*, 2005).

1.6 Implicações evolutivas

As plantas, ao longo de sua evolução, têm se adaptado para diferentes formas de reprodução assexuada e sexuada. O conhecimento da forma de reprodução da espécie é importante porque ela apresenta grande efeito na colonização de diferentes *habitats* e também na resposta às alterações ambientais.

Para entender o significado evolutivo destas, considere que em uma população surjam três diferentes mutações que não afetem a fecundidade nem a sobrevivência da espécie, mas que a associação dessas possa proporcionar vantagem evolutiva na adaptação da espécie. Supondo inicialmente que a população seja de reprodução assexuada (todo indivíduo produzido tem genótipo idêntico ao da mãe), estas teriam muita dificuldade para reunir as diferentes mutações caso ocorram em diferentes indivíduos, a não ser que os indivíduos já possuidores de mutação fossem contemplados com novas mutações. Deste modo, demandaria muito tempo até que todos os indivíduos da população possuam a reunião das mutações. Já, populações de reprodução sexuada rapidamente reunirão as diferentes mutações ocorridas em diferentes indivíduos pela fertilização cruzada, mediante a troca de alelos entre os indivíduos num curto espaço de tempo, beneficiando-se assim com maior rapidez da vantagem seletiva. Por outro lado, devemos considerar que o tamanho populacional também exerce efeito fundamental sobre a dinâmica de dispersão de cada nova mutação, porque se as populações forem muito pequenas dificilmente as mutações serão fixadas e dispersas entre os indivíduos da população, sendo normalmente perdidos por deriva em ambas as formas assexuada e sexuada (Crow e Kimura, 1965; Hartl e Clark, 1997).

O impacto do conteúdo e da distribuição da variação genética entre e dentro de populações pode iniciar um importante papel na distribuição de diferentes caracteres, determinando o padrão e a extensão das respostas à seleção natural. O sistema reprodutivo tem mostrado que exerce papel proeminente neste sentido. Populações autógamas, em decorrência do elevado nível de homozigose, não possuem variabilidade potencial dentro de populações, pois as mutações que surgem são eliminadas mais rapidamente que nas alógamas, o que pode limitar sua capacidade de responder as alterações ambientais. De modo geral, espera-se que as espécies autógamas e assexuais tenham vida curta (Holsinger, 2000), pois a progênie pode não sobreviver para se reproduzir produzindo descontinuidade na produção de sementes (Herlihy e Eckert, 2002). O tamanho da população também exerce efeito importante sobre a diversidade e os riscos genéticos de extinção, pois populações pequenas terão maior probabilidade de perder por deriva alelos importantes na adaptação, e pela maior probabilidade de cruzamento entre indivíduos aparentados podendo sofrer os efeitos deletérios da endogamia aumentando os riscos de extinção à medida que aumentam os níveis de endogamia (Blisma *et al.*, 2000).

Além disto, é importante considerar que na natureza raramente são encontrados sistemas reprodutivos puros (i.e., plantas com um único sistema reprodutivo). Estudo recente avaliando a evolução correlacionada da autoincompatibilidade e da reprodução clonal em Solanaceae realizado por Vallejo-Marín e O'Brien (2007) verificou que existe uma forte as-

sociação entre estas formas de reprodução, e que todas as espécies autoincompatíveis de *Solanum* apresentam reprodução clonal, reforçando a hipótese que a reprodução clonal promove sucesso reprodutivo na evolução de estratégias reprodutivas em plantas. De acordo com os resultados a clonalidade promove benefício em espécies colonizadoras tais como as solanáceas ajudando na persistência dos genótipos autoincompatíveis em caso de ambientes inóspitos onde a presença do polinizador seja rara e/ou o nível de incompatibilidade seja elevado reduzindo a progênie produzida por cruzamentos sexuais. Em contrapartida, a clonalidade gera agregação de genótipos semelhantes e isto pode levar a quebra do sistema de autoincompatibilidade ao longo da evolução. A resolução deste paradoxo entre a clonalidade e a evolução da autoincompatibilidade (Figura 1.28) estaria no grau em que a propagação clonal estaria compensando ou limitando a reprodução por sementes, e a extensão em que a clonalidade estaria reduzindo o fluxo de pólen entre os genótipos estabelecidos, sendo este último afetado pela arquitetura clonal, densidade de plantas e pelo tipo e presença de polinizador (Vallejo-Marín, 2007).

O efeito do agente polinizador também tem se mostrado efetivo na mudança da distribuição dos sistemas reprodutivos sexuados na natureza, tendo sido verificado que espécies que apresentam polinização anemófila (i.e. polinização pelo vento) possuem uma distribuição bimodal, ou seja, formas de reprodução mais autógamas e mais alógamas, com poucos ou raros tipos intermediários. Por outro lado, espécies polinizadas por animais apresentam uma distribuição contínua entre os dois tipos de sistema reprodutivo, variando desde as formas mais autógamas até as mais alógamas, com todos os graus de autogamia e alogamia da faixa intermediária (Segundo Vogler e Kalisz, 2001).

Por fim, tem sido verificado que evolução modular das células presentes no gametófito feminino tem levado a um aumento na ploidia do endosperma produzido. E, que este mecanismo se mostra evolutivamente benéfico e estável, apresentando as seguintes consequências: aumento do nível de heterozigose do endosperma, diminuição do conflito genômico (aumento da relação maternal/paternal) e aumento da diversidade de fenótipos observados. Este aumento de ploidia gera maior nível de heterozigose que, por sua vez, teria efeito sobre a nutrição e vigor do embrião formado. Além disto, embriões têm se mostrado mais vigorosos quando o endosperma poliplóide foi gerado a partir de cruzamentos alógamos entre indivíduos não aparentados. Deste modo, acredita-se que a seleção deverá favorecer a evolução de indivíduos que apresentem endospermas contendo níveis de ploidia superior (Friedman *et al.*, 2008).

1.7 Bibliografia

- Andrews, HN. 1963. Early seed plants. **Science**, 142: 925-931.
- Axelrod, DI. 1970. Mesozoic paleogeography and early angiosperm history. **The Botanical Review**, 36: 277-319.
- Ainsworth, C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. **Annals of Botany**, 86: 211-221.
- Banks, HP. 1970 **Evolution of the plants on the past**. Belmont, Calif., Wadsworth Pub. Co., 170p.
- Bateman, RM; Crane, PR; DiMichele, WA; Kenrick, PR; Rove, NP; Speck, T; Stein, WE. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation. **Annual Review of Ecology and Systematic**, 29: 263-292.
- Barrett, SCH. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature**, 3: 274-284.

- Barrett, SCH; Jesson, LK; Baker, AM. 2000. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. **Annals of Botany**, 85 (supplement A): 253-265.
- Basinger, JF; Dilcher, DL. 1984. Ancient bisexual flowers. **Science**, 224: 511-513.
- Bawa, KS. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. **Annual Review Ecology**, 11: 15-39.
- Bawa, KS.; Opler, PA. 1975. Dioecism in tropical forest trees. **Evolution**, 29: 167-179.
- Beach, JH; Bawa, KS. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from distyly. **Evolution**, 34 (6): 1138-1142.
- Bernardes-de-Oliveira, MEC. 2004. A origem e a evolução das angiospermas. In: Carvalho, I de S. **Paleontologia v. 1**. 2ª. ed. Rio de Janeiro: Interciência. p.509-542.
- Blisma, R; Bundgaard, J; Boerema, AC. 2000. Does inbreeding affect the extinction risk of small populations? predictions from *Drosophila*. **Journal of Evolutionary Biology**, 13: 502-514.
- Brown, JH; Lomolino, MV. 2005. **Biogeografia**. 2ª.ed. Ribeirão Preto: Funpec, 691p.
- Charlesworth, B. 1991. The evolution of sex chromosomes. **Science**, 25:11030-1033.
- Charlesworth, B; Charlesworth, D. 1978. A model for evolution of dioecy and gynodioecy. **American Naturalist**, 112: 975-997.
- Charlesworth, B; Charlesworth, D. 1998. Some evolutionary consequences of deleterious mutations. **Genética**, 102/103: 3-19.
- Cheptou & Schoen. 2002. Sistema misto de cruzamento
- Clark, AG.; Kao, T-H. 1994. Self-incompatibility: theoretical concepts and evolution. In: Williams, EG; Clarke, AE; Knox, BR. **Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants**. ordrecht: Kluwer Academic Publishers, 220-244.
- Crane, PR.1985. Phylogenetic analysis of seed plants and the origins of angiosperms. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 72: 716-793.
- Crane, PR; Friis, EM.; Pedersen, K. 1995. The origin and early diversification of angiosperms. **Nature**, 734: 27-33.
- Crow, JF; Kimura, M. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. **American Naturalist**, 99: 439-450.
- Coen, ES; Meyerowitz, EM. 1991. The war of verticilos: genetic interactions controlling flower development. **Nature**, 353: 31-37.
- Drews, GN; Ydegari, R. 2002. Development and function of the angiosperm female gametophyte. **Annual Review Genetics**, 36:99-124
- Dilcher, D. 2000. Toward a new synthesis: major evolutionary trends in the angiosperm fossil record. **PNAS**, 97 (13): 7020-7036.
- Dilcher, D. et al. 2002. Oldest flower found in China. <http://news.bbc.co.uk/1/hi/world/asia-pacific/1966248.stm>
- Doyle, JA; Donoghue, MJ. 1986. Seed Plant phylogeny and the origins of angiosperms: an experimental cladistic approach. **The Botanical Review**, 52: 321-431.
- Endress, PK. 1982. Sincarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocary in primitive angiosperms. **Taxon**, 31: 48-52.
- Edwards, DS. 1986. Agalophyton major, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. **Botanical Journal of Linnean Society**, 93: 19-36.
- Edwards, D; Banks, HP; Ciuca, JR; Laub, RS. 2004. New Silurian Cooksonias from dolostomes of north-eastern North America. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 146: 399-413.
- Freeman, S; Herron, JC. 1998. **Evolutionary analysis**. 2ª.ed. New Jersey:Prentice Hall, 702p.
- Friedman, WE; Madrid, EN; Williams, JH. 2008. Origin of the fittest and survival of the fittest: relating female gametophyte development to endosperm genetics. **International Journal of Plant Sciences**, 169(1):79-92.



- Friedman, WE; Williams, JH. 2003. Modularity of the angiosperm female gametophyte and its bearing on the early evolution of endosperm in flowering plants. **Evolution**, 57(2): 216-230.
- Fonseca, TC; Dornelas, MC. 2002. Evolução do sexo em plantas. **Biotecnologia**, 27: 48-51.
- Friis, EM; Chaloner, WG; Crane, PR. 1992. **The origins of angiosperms and their biological consequences**. New York: Cambridge. 358p.
- Friis, EM.; Doyle, JA.; Endress, PK.; Leng, Q. 2003. Archeafructus – angiosperm precursor of specialized early angiosperm. **Trends in Plant Science**, 8: 369-373.
- Gensel, PG; Andrews, HN. 1987. The early land plants. **American Scientist**, 75: 478-489.
- Goodwillie, C; Kalisz, S; Eckert, CG. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. **Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics**, 36: 47-79.
- Graham, LE; Cook, ME; Busse, JS. 2000. The origin of plants: body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. **PNAS**, 97(9): 4535-4540.
- Grant, V. 1950. The protection of ovules in flowering plants. **Evolution**, 4: 179-201.
- Gray, J; Shear, W. 1992. Early life on land. **American Scientist**, 80: 444-456.
- Hartl, DL; Clark, AG. 1997. **Principles of population genetics**. 3ªed. Sunderland: Sinauer Associates,
- Herlihy, CR; Eckert, CG. 2002. Genetic cost of reproductive assurance in a self-fertilizing plant. **Nature**, 416: 320-323.
- Holsinger, KE. 2000. Reproductive systems and evolution in vascular plants. **PNAS**, 97(13): 7037-7042.
- Ingvarsson, PK. 2002. A metapopulation perspective on genetic diversity and differentiation in partially self-fertilizing plants. **Evolution**, 56 (12):2368-2373.
- Karasawa, MMG. 2003. Evolução do sistema reprodutivo e suas implicações. IN: Palestra para alunos de pós-graduação do curso de genética e melhoramento de plantas - ESALQ/USP)
- Karasawa, MMG. **Análise da estrutura genética de populações e sistema reprodutivo de *Oryza glumaepatula* por meio de microssatélites**. Piracicaba 2005. 91p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- Karasawa, MMG; Oliveira, GCX; Veasey, EA; Vencovsky, R. 2006. **Evolução das plantas e de sua forma de reprodução**. Piracicaba: M.M.G.Karasawa, 86p.
- Kenrick, P; Crane, PR. 1997. The origin and early evolution of land plants. **Nature**, 389: 33-39.
- Knoll, AL. 1992. The early evolution of eukaryotes: a geological perspective. **Science**, 256:622-627.
- Kramer, EM; Irish, VF. 2000. Evolution of the petal and stamen developmental programs: evidence from comparative studies of the lower eudicots and basal angiosperms. **International Journal of Plant Science**, 161 (6 Supplement): S29-S40.
- Lebel-Hardenack, KS; Grant, SR. 1997. Genetics of sex determination in flowering plants. **Trends in Plant Science**, 2: 130-136.
- Lloyd, DG. 1979. Evolution towards dioecy in heterostylous plants. **Plant Systematics and Evolution**, 131: 71-80.
- Lobo, CA; Dornelas, MC. 2002. Biologia molecular do desenvolvimento reprodutivo em *Pinus*. **Biotecnologia**, 28(9/10): 40-43.
- Lomolino, MV; Riddle, BR; Brown, JH. 2006. Biogeography. 3ª ed. Sunderland: Sinauer Associates, 845p.
- McAlester, AL. 1978. **A história geológica da vida**. 3ª ed. São Paulo: Edgard Blücher, 173p.
- Mussa, D. 2004. Paleobotânica: Conceituação geral e grupos fósseis. In: Carvalho, I de S. **Paleontologia v. 1**. 2ª. ed. Rio de Janeiro: Interciência. p.413-508.
- Paterniani, E. 1974. Evolução dos sistemas reprodutivos. In: Salzano, F. A Natureza do processo

- evolutivo. **Ciência e Cultura**, 26 (5): 476-481.
- Qiu, Y-L; Lee, J; Bernasconi-Quadroni, F; Soltis, DE; Soltis, PS; Zanis, M; Zimmer, EA; Chen, Z; Savolainen, V; Chase, MW. 1999. The earliest angiosperms. **Nature**, 402: 404-407.
- Qiu, Y-L; Lee, J; Bernasconi-Quadroni, F; Soltis, DE; Soltis, PS; Zanis, M; Zimmer, EA; Chen, Z; Savolainen, V; Chase, MW. 2000. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes. **International Journal of Plant Science**, 161 (6 Supplement): S3-S27.
- Raven, PH; Evert, RF; Eichorn, SE. 1995. **Biologia vegetal**. 5ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 728p.
- Raven, PH; Evert, RF; Eichorn, SE. 2007. **Biologia vegetal**. 7ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 830p.
- Richards, AJ. 1997. **Plant breeding systems**. 2ªed. Cambridge: Chapman & Hall, 529p.
- Sato, H. 2002. Invasion of unisexuals in hermaphrodite populations of animal-pollinated plants: effects of pollination ecology and floral size-number trade-offs. **Evolution**, 56(12): 2374-2382.
- Schopf, JM. 1968. Microfossils of the early Archean apex chert: new evidence of antiquity of life. **Science**, 260: 640-650.
- Schopf, JM; Packer, BM. 1987. Early Archean (3.3 billion to 3.5 billion-year-old) microfossils from Warwoona Group, Australia. **Science**, 237: 70-73
- Soltis, PS; Soltis, DE; Zanis, MJ; Kim, S. 2000. Basal lineages of angiosperms: relationships and implications for floral evolution. **International Journal of Plant Science**, 161 (6 Supplement): S97-107.
- Stebbins, GL. 1974. **Flowering plants: evolution above the species level**. Cambridge: Belknap Press, 399p.
- Stone, JL. 2002. Molecular mechanisms underlying the breakdown of gametophytic self-incompatibility. **The Quarterly Review of Biology**, 77 (1): 17-32.
- Stuessy, TF. 2004. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms. **Taxon**, 53 (1): 3-16.
- Tiffney, BH. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of angiosperms: evidence and hypothesis. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 71: 551-576.
- Thomas, BA; Spiecer, RA. 1987. **The evolution and palaeobiology of land plants**. 1ª ed. London: Croom Helm.
- Vallejo-Marín, M; Uyenoyama, MK. 2004. On the evolutionary costs of self-incompatibility: Incomplete reproductive compensation due to pollen limitation. **Evolution**, 58: 1924-1935.
- Vallejo-Marín, M. O'Brien, HE. 2007. Correlated evolution of self-incompatibility and clonal reproduction in *Solanum* (Solanaceae). **New Phytologist**, 173: 415-421.
- Vallejo-Marín, M. 2007. The paradox of clonality and the evolution of self-incompatibility. **Plant Signaling & Behavior**, 2(4): e1-e2. <http://www.landesbioscience.com/journals/psb/abstracts.php?id=3872>; July/August 2007
- Vogler, DW; Kalisz, S. 2001. Sex among the flowers: the distribution of plant mating systems. **Evolution**, 55(1): 202-204.
- Williams, JH; Friedman, WE. 2002. Identification of diploid endosperm in a early angiosperm lineage. **Nature**, 415: 522-526.
- Williams, JH; Friedman, WE. 2004. The four-celled female gametophyte of *Illicium* (Illiciaceae; Austrobaileales): implications for understanding the origin and early evolution of monocots, eumagnoliids, and eudicots. **American Journal of Botany**, 91(3): 332-351.
- Willis, KJ; McElwain, JC. 2002. **The evolution of plants**. New York: Oxford University Press, 378p.
- Zunino, M; Zullini, A. 2003. **Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución**. México: Fondo de Cultura Mexicana, 358p.

Biologia e genética dos sistemas reprodutivos

Marines Marli Gniech Karasawa

Marcelo Carnier Dornelas

Ana Cláudia Guerra de Araújo

Giancarlo Conde Xavier Oliveira

2.1 Introdução

O sistema reprodutivo das angiospermas, de forma geral pode ser classificado, quanto ao modo de reprodução, nas formas sexuada e assexuada. As formas assexuadas compreendem todos os mecanismos que originam clones geneticamente idênticos à planta mãe. Por outro lado, as formas sexuadas apresentam diferentes sistemas de cruzamento, que são: sistemas autógamos (i.e. plantas que se autofertilizam), alógamos (plantas que apresentam fertilização cruzada, normalmente são auto-incompatíveis) e mistos (plantas que se autofecundam e que apresentam fertilização cruzada) (Fryxel, 1957). A frequência dos sistemas reprodutivos sexuados e assexuados está resumida na [Figura 2.1](#).

2.2 Reprodução assexuada

A reprodução assexuada compreende todo o tipo reprodução em que não há a participação de gametas ou apenas participação parcial e resulta em progênie idêntica ao parental. Esta ocorre por meio da mitose de células somáticas ou da oosfera e pode ser classificada em duas grandes categorias: reprodução vegetativa e reprodução apomítica (Cavalli, 2003; Raven *et al.*, 2007).

2.2.1 Reprodução Vegetativa

A reprodução vegetativa é uma das formas de reprodução assexuada encontrada comumente em plantas. Este tipo de reprodução consiste na produção de novos indivíduos originados de diferentes partes do corpo da planta materna sem que estejam envolvidos os órgãos reprodutivos desta (Cavalli, 2003). Existem diversas estratégias utilizadas pelas plantas para promover este tipo de reprodução, a saber: estolhos ou estolões, caules subterrâneos ou rizomas, cormos, bulbos ou tubérculos, raízes ou rebentos e folhas (Hartmann e Kester, 1975; Raven *et al.*, 2007).

Estolhos ou estolões

Estolhos compreendem os caules rastejantes que crescem horizontalmente na superfície do solo. São conhecidos também como estolões e produzem, por meio de brotações, plantas

geneticamente idênticas à planta-mãe (Raven *et al.*, 2007). Esse tipo de reprodução assexuada pode ser encontrada em morango (*Fragaria sp.*) e violeta (*Viola sp.*), por exemplo.

Rizomas ou caules subterrâneos

Os rizomas são caules subterrâneos que crescem e desenvolvem-se mais ou menos paralelamente à superfície do solo. Além de raízes adventícias, esse tipo de caule também emite brotações que darão origem a novas plantas geneticamente idênticas à planta-mãe. São órgãos de reprodução vegetativa importantes em espécies como as samambaias e orquídeas. Além disto, eles podem exercer papel de reserva em algumas plantas (Raven *et al.*, 2007) tais como na cana-de-açúcar (*Saccharum spp*) (Hartmann e Kester, 1975).

Cormos, bulbos ou tubérculos

Estas formas de reprodução vegetativa são conhecidas como caules especializados para o armazenamento de reserva. Eles detêm estruturas meristemáticas denominadas gemas que podem originar novas brotações e conseqüentemente novas plantas que serão clones da planta-mãe (Raven *et al.*, 2007). São exemplos de cormos, os gladiolos (*Gladiolus sp.*); de bulbos, os lírios (*Lilium sp.*) e *Tulipa sp.*, e de tubérculos, a batata-inglesa (*Solanum tuberosum*) e a dália (*Dahlia sp.*) (Hartmann e Kester, 1975).

Raízes ou rebentos

São ramificações produzidas a partir das raízes de determinadas plantas dando origem a novas plantas. Além disto, podem ser originados como ramos eretos na base de caules. Popularmente são conhecidos como “broto chupão” ou “ladrão” (Raven *et al.*, 2007). Esse tipo de reprodução pode ser observado em framboesa (*Rubus idaeus*), cereja (*Prunus sp*), amora (*Rubus sp.*), maçã (*Malus domestica*) e banana (*Musa sp.*).

Folhas

Em algumas espécies as folhas também podem desempenhar funções reprodutivas. Esse tipo de reprodução é comumente encontrada em *Kalanchoë daigremontiana* que produz numerosas plântulas a partir de um tecido meristemático localizado na margem das folhas e na pteridófito *Asplenium rhizophyllum* que origina plantas novas pelo enraizamento da ponta das folhas. Quando estas alcançam um determinado estágio de desenvolvimento as plântulas desprendem-se e enraízam no solo (Raven *et al.*, 2007).

2.2.2 Reprodução Apomítica

Os processos apomíticos são conhecidos em mais de 400 gêneros pertencentes a 40 famílias de plantas e é prevalente em Poaceae, Asteraceae, Rosaceae e Rutaceae (Bashaw, 1980; Hanna e Bashaw, 1987; Carman, 1997). Estes podem ser definidos como a produção de sementes férteis na ausência da fusão de gametas – agamospermia, ou produção de sementes na ausência de sexo (Hartmann e Kester, 1975; Brown e Emery, 1958; Nogler, 1984; Appels *et al.*, 1998). Uma importante diferença entre a reprodução sexual e a apomítica é que os embriões formados pelo processo sexual são resultantes da recombinação do gameta feminino e masculino, enquanto que os apomíticos são derivados apenas de tecidos maternos, sem a

contribuição masculina (Nogler, 1984; Koltunow, 1993). Assim, as sementes férteis resultantes deste processo são clones com constituição genética idêntica à planta materna somada a mutações (Asker e Jerling, 1992; Koltunow, 1993; Koltunow e Grossniklaus, 2003). Contudo, o que difere a apomixia de outros mecanismos de reprodução vegetativa é que a formação de sementes ocorre no órgão reprodutivo feminino (Czapik, 1994). Assim, para compreender o processo apomítico é necessário que se conheça bem o processo sexual.

Em diversos complexos agâmicos (de reprodução sexual e apomítica) com indivíduos de diferentes níveis de ploidia, os genótipos diplóides são normalmente sexuais enquanto os poliplóides são apomíticos.

Existe alguma evidência evolutiva de que a hibridização e poliploidia precedem a apomixia, o que poderia estabilizar genótipos adaptativos pela transmissão do genótipo feminino não reduzido ajudando a colonizar certos *habitats* (Appels *et al.*, 1998). Carman (1997, 2001) sugere que a apomixia possa ter surgido por poliploidizações ou paleoploidizações de parentais ancestrais sexuais contendo características reprodutivas divergentes durante ou após o Pleistoceno. Estudos com parentes sexuais ancestrais de *Tripsacum* e *Arennaria* indicaram que a origem da apomixia se deve a heterozigose e a poligenia gerada pela assincronia floral derivada da duplicação genômica. Em *Arabis holboellii*, estudos utilizando haplótipos de cloroplastos de indivíduos com diferentes níveis de ploidia sugerem que a poliploidia surgiu independentemente e repetidas vezes (Sharbel e Mitchell-Olds, 2001). Portanto, a variação no modo de reprodução e estrutura de populações sugere que a apomixia tenha uma origem evolutiva única com expressão variada deste caráter.

A apomixia, normalmente associada à poliploidia, é regulada geneticamente e, em muitas espécies está caracterizada como um fator dominante associado a um ou mais locos num modelo mendeliano bastante complexo. A compreensão dos mecanismos que regulam a apomixia é limitada devido ao caráter poliplóide das plantas, fertilidade baixa em função da expressão de genes em tecidos esporofíticos e gametofíticos, e fatores como interações epistáticas entre genes, modificadores, distorções na segregação, supressão de recombinação entre outros (revisto por Ozias-Akins e van Dijk, 2007). Diversos autores consideram que o mecanismo apomítico não é independente do sexual e que, portanto, os genes que controlam a apomixia seriam também aqueles envolvidos na reprodução sexual, mas com a regulação espacialmente e/ou temporalmente alteradas (Tucker *et al.*, 2003; Koltunow e Grossniklaus, 2003; Ozias-Akins e van Dijk, 2007).

Vantagens da apomixia

Segundo Richards (1997) as plantas apomíticas possuem as seguintes vantagens:

- Sucesso reprodutivo mesmo na ausência de polinização em ambientes de condições climáticas extremas, exceto no caso da aposporia pseudogâmica e da embrionia adventícia que necessitam da fertilização para formar a semente.
- Reprodução clonal por semente com equivalente genético a reprodução vegetativa, combinando todas as vantagens da semente, tais como: ausência de vírus, facilidade de dispersão e dormência.
- Evita-se o custo da meiose na formação do gameta (i.e. na ausência de recombinação e segregação) e a energia materna não será dispendida com a união de zigotos mal formados, pois toda a progênie é idêntica à mãe, que contribuiu com 100% do seu genótipo e não apenas 50% como no caso das plantas sexuais alógamas.

- Muitas plantas apomíticas são capazes de evitar o custo com a condição masculina pela não produção de pólen. Contudo, esta condição de esterilidade masculina não é amplamente dispersa entre as plantas apomíticas, pois os genes de esterilidade são incapazes de se dispersar entre os clones. Assim, muitas plantas apomíticas podem atuar como parentais masculinos para as plantas sexuais, o que pode contrabalançar a desvantagem do gasto energético na formação do pólen.
- Plantas apomíticas fixam e disseminam genótipos extremamente adaptados, pois os genótipos menos adaptados acabam sendo eliminados pela seleção natural.

Desvantagens da apomixia

- O processo apomítico possui algumas desvantagens que, de acordo com Richards (1997), são:
- Incapacidade de evitar o acúmulo de mutações desvantajosas ao sucesso reprodutivo e adaptação pela ausência da recombinação e segregação.
 - Incapacidade de recombinar características vantajosas oriundas de mutações em indivíduos diferentes para acelerar a evolução da espécie frente a mudanças ambientais.
 - Nicho populacional bastante estreito.

Mecanismos apomíticos

Os principais eventos que caracterizam a apomixia incluem a formação do gametófito feminino ou saco embrionário na ausência do processo de redução meiótica (apomeiose); desenvolvimento do embrião independentemente da fertilização (desenvolvimento autônomo ou partenogênese), e formação do endosperma dependente (pseudogamia) ou não da fertilização. Citologicamente, o processo pode ser classificado de acordo com a origem e localização das células que o inicializam (Figura 2.2). Quando de natureza esporofítica, o mecanismo é designado embrionia adventícia, enquanto aposporia e diplosporia são mecanismos gametofíticos (Nogler, 1984). A embrionia adventícia pode ser caracterizada com uma embriogênese somática co-existindo com o processo sexual. Já na apomixia gametofítica, o embrião se desenvolve autonomamente a partir do saco embrionário não reduzido meioticamente e, na maioria das vezes, o processo sexual é afetado.

A formação do endosperma em plantas apomíticas pode ser autônoma (i.e., ocorrer na ausência de fecundação) como em algumas espécies de *Compositae*, *Poaceae* e *Rosaceae* (Chaudury *et al.*, 2001); ou ainda, como nas plantas com reprodução sexual, onde o endosperma pode ser resultante da união dos dois núcleos polares ($n + n$) da célula central à célula gamética masculina, formando um tecido biparental e tipicamente triploide em apomíticas pseudogâmicas como ocorre na *Brachiaria* (Alves *et al.* 2001) entre outras.

I. Diplosporia

O processo diplospórico (Figura 2.3) pode ser identificado pela diferenciação da célula-mãe do megásporo em um saco embrionário que não sofre o processo regular de meiose (Nogler, 1984; Koltunow, 1993). Pode ocorrer através de dois mecanismos: mitótico ou meiótico (Figura 2.2).

• Diplosporia mitótica

Na diplosporia mitótica, a célula-mãe do megásporo não sofre meiose e funciona como um megásporo funcional que após sofrer três mitoses forma um saco embrionário não reduzido do tipo *Antennaria* (Figura 2.4).

• **Diplosporia meiótica**

Na diplosporia meiótica, a célula-mãe do megásporo inicia a meiose e, devido a uma falha no pareamento e separação de cromossomos homólogos na prófase da meiose I, forma-se um núcleo de restituição (Figura 2.5). Essa célula prossegue normalmente para a segunda divisão meiótica, resultando em uma díade de células não reduzidas. Uma destas degenera e a sobrevivente, após três mitoses, forma o saco embrionário não reduzido do tipo *Taraxacum*. Pode também ocorrer formação de um núcleo de restituição na própria célula-mãe do megásporo que prossegue para a segunda divisão meiótica sem divisão celular. Após mitoses, essa célula forma o saco embrionário não reduzido do tipo *Ixeris*.

O embrião se desenvolve a partir da oosfera presente no saco embrionário diplospórico e o endosperma a partir dos núcleos da célula central. A apomixia diplospórica é encontrada em *Allium*, *Ochna*, *Calamagrostis*, *Poa*, *Tripsacum*, *Taraxacum*, *Ixeris* entre outros gêneros (Asker e Jerling, 1992; Koltunow, 1993) e não é normalmente encontrada juntamente com o processo sexual.

2. Aposporia

Na aposporia também é formado um saco embrionário não reduzido meioticamente, do tipo *Hieracium* ou *Panicum*. Contudo, esta difere da diplosporia porque o saco embrionário tem origem em células do nucelo, designadas iniciais apospóricas, e não a célula-mãe do megásporo. Estas células contêm um núcleo grande e citoplasma denso (Cavalli, 2003) e foram ultraestruturalmente caracterizadas em *Brachiaria* sp (Dusi e Willemse, 1999; Dusi, 2001; Araújo et al, 2000) entre outras espécies. Uma ou mais células iniciais apospóricas sofrem mitose e formam o saco embrionário, onde o embrião se desenvolverá autonomamente. Como exemplo de aposporia tem-se *Hieracium* que possui um saco embrionário cujo arranjo e número de células são próximos ao verificado no processo sexual (Koltunow, 1993). Outro exemplo é *Brachiaria* que apresenta saco embrionário do tipo *Panicum*, com menor número de células e organização diferente daquela encontrada no saco embrionário formado no processo sexual (Araújo et al., 2000, 2005), facilitando a discriminação morfológica do modo reprodutivo (Figura 2.6).

• **Apomixia facultativa**

Durante o desenvolvimento apospórico, a célula-mãe do megásporo pode se degenerar antes ou após a diferenciação das iniciais apospóricas ou ainda, sofrer meiose e formar um saco embrionário reduzido. Deste modo o processo sexual pode co-existir com sacos embrionários não reduzidos oriundos das iniciais apospóricas em um mesmo saco embrionário. Assim, plantas apomíticas apospóricas podem apresentar também alguma reprodução sexual, em diferentes frequências e são, portanto, designadas de plantas apomíticas facultativas. Nestes casos, uma série de fatores tais como flutuações sazonais associadas com fotoperíodo durante o desenvolvimento da inflorescência e respostas ao comprimento do dia, intensidade de luz, temperatura, tipo e nível de fertilidade do solo causam mudança na frequência de incidência de embriões sexuais e apomíticos (Koltunow, 1993), como em *Dichanthium aristatum* (Knox, 1967). Em *Brachiaria* spp., a frequência da presença de saco embrionário reduzido junto a apospóricos pode variar de zero até 50% (Lutts et al., 1984, Dusi e Willemse, 1999, Valle et al., 1994, 1996, Araújo et al., 2000, Araújo et al., 2004), dependendo da espécie, acesso e outros fatores ainda não determinados.

3. Embrionia adventícia

A embrionia adventícia se inicia tardiamente e tem origem nas divisões mitóticas de células individuais designadas iniciais embriogênicas, presentes em tecidos estruturais do ovário – nucelo ou integumento (Lakshmanan e Ambegaokar, 1984). Várias dessas células podem se diferenciar em embriões, resultando em poliembrionia (Asker e Jerling, 1992). O tipo de embrionia adventícia mais comum é a embrionia nucelar (Figura 2.7) e seus embriões podem co-existir no mesmo saco embrionário com o embrião zigótico. Contudo, a ausência de produção de endosperma pelos embriões adventícios gera competição com o embrião sexual pela reserva durante o desenvolvimento. A embrionia adventícia está presente em plantas da família Rutáceas, Liliáceas, Orquídeas e como exemplo de embrionia nucelar tem-se os *Citrus* (Koltunow, 1993; Koltunow e Grossniklaus, 2003).

4. Mais de um tipo de apomixia

Algumas plantas apresentam a ocorrência concomitante de diferentes processos apomíticos em um mesmo saco embrionário (Figura 2.8). Em *Paspalum minus* foi descrita a ocorrência de saco embrionário apospórico e diplospórico em um mesmo óvulo (Bonilla e Quarin, 1997). No gênero *Beta* e nas rosáceas é possível encontrar diplosporia, aposporia e embrionia adventícia, enquanto aposporia e embrionia adventícia podem co-existir em *Citrus* e *Hieracium* spp. (Koltunow e Grossniklaus, 2003).

Pseudogamia

A formação de endosperma autônomo em plantas apomíticas é de ocorrência rara, sendo encontrada na família *Compositae*, e esporadicamente em *Poaceae* e *Rosaceae* e mais raramente é encontrada em plantas apospóricas. Assim sendo, embora as plantas apomíticas não necessitem do gameta masculino para desenvolver o embrião, em muitos casos é necessária a ocorrência de fecundação da célula central do saco embrionário para que haja formação do endosperma e desenvolvimento autônomo do embrião. Esta comumente ocorre em *Brachiaris brizantha* (Alves et al., 2001). Por outro lado, existem plantas em que o desenvolvimento do embrião precede a fecundação dos núcleos polares - embrionia precoce.

Controle gênico

A apomixia não é um processo que recebe apenas estímulo aleatório de fatores ambientais e nutricionais. A análise de progêneses resultantes de cruzamentos entre plantas apomíticas e sexuais tem mostrado que existe também um controle genético na determinação da apomixia (Koltunow, 1993). Análises de herança do caráter apomítico são complicadas pela natureza poliplóide, compatibilidade existente em plantas sexuais e pela dificuldade na determinação da frequência da progênie resultante em função da segregação dos componentes apomíticos (Koltunow e Grossniklaus, 2003).

Inicialmente, acreditava-se que os componentes da apomixia seriam caracteres quantitativos sob controle poligênico, com exceção da aposporia onde já existia evidência de controle por um gene dominante em *Panicum* (Savidan, 1989, 2000, 2001) e *Ranunculus* (Nogler, 1984). Posteriormente, foi considerado que o controle seria por um ou mais genes de caráter não recessivo e que os componentes, apomeiose e partenogênese, teriam controles independentes. Atualmente, existem evidências de que os genes controlando a apomixia são usualmente

dominantes, observados na forma simples (dose única), e presentes em um ou múltiplos locos tanto em monocotiledôneas como dicotiledôneas (Asker, 1980; Asker e Jerling, 1992). De fato, a apomixia segregava tanto em *Panicum* como em outros membros da tribo Paniceae, como um único loco que está presente numa região cromossômica com baixa taxa de recombinação. Contudo, análises do desenvolvimento do saco embrionário em *Panicum* indicaram uma precocidade dos processos apomíticos em relação aos sexuais (Savidan, 2000), sugerindo que o momento de ativação dos processos de desenvolvimento é crucial e possivelmente resultante de uma regulação ectópica de um ou mais genes. Assim, variações nos mecanismos seriam apenas conseqüências de momentos diferentes na ativação da apomixia. Em *Panicum* spp. e *Ranunculus* spp. o loco que controla a aposporia co-segrega com o loco da partenogênese, sugerindo a existência de um único loco de natureza simples ou complexa, dominante (Pupilli et al., 2001). Por outro lado, estudos recentes mostraram que em *Panicum maximum* os componentes segregam separadamente (Kaushal et al., 2008).

Inicialmente acreditava-se que em *Paspalum notatum* a apomixia era recessiva (Burton e Forbes, 1960), mas atualmente existem evidências de que a herança seja dominante com distorções na segregação e recombinação ausente na região que controla a aposporia (Pupilli et al. 2004; Martinez et al., 2003; Stein et al., 2004). Em *Pennisetum* estudos de segregação sugeriram que a região do loco da apomixia é dominante, heterozigótica e dissômica (Ozias-Akins et al., 1998; Roche et al., 1999; Ozias-Akins e van Dijk, 2007; Martínez et al., 2007). Mas, tanto em *Pennisetum* como *Paspalum*, a região genômica ligada à apomixia não mostra recombinação meiótica. Também, em *Poa pratensis* os mecanismos controlando aposporia e partenogêneses são dominantes e heterozigóticos, porém a partenogênese está contingenciada pela aposporia (Albertini et al., 2001a, b, 2004; Matzk et al., 2005). A grande variação da expressão de partenogênese sugere que ela esteja sob controle de um complexo de locos ou sob o efeito de modificadores ainda não determinados. O modelo atualmente considerado é de quatro genes, que inclui o iniciador e o inibidor da aposporia, iniciador e inibidor da partenogênese. Além disto, considera-se a presença de um quinto gene regulando o desenvolvimento do megasporo (Albertini et al., 2001a; Matzk et al., 2001, 2005; Porceddu et al. 2002).

Em *Taraxacum* existem três locos de ação dominante e independentes com genótipo simples; dois associados à diplosporia e partenogênese enquanto o terceiro ainda não está determinado. Além disto, foi observada independência no controle genético durante a formação de endosperma autônomo e ocorrência de barreira contra a fertilização sugerindo o envolvimento de um quarto elemento apomítico (Záveský et al., 2007).

Em *Brachiaria*, cruzamentos entre *B. ruziziensis* tetraplóide (reprodução sexual) e *B. brizantha* (apomítica) sugeriram que a herança da apomixia é simples com alelo dominante (Miles e Escandon, 1997). Também, os estudos de expressão gênica conduzidos por Leblanc et al. (1995) e Albertini et al., (2004) não evidenciaram regiões genômicas que segregassem no mapa genético disponível e, conseqüentemente, também não evidenciaram o grupo de ligação envolvendo genes que controlam a reprodução. Recentemente, Rodrigues et al., (2003) clonaram e sequenciaram transcritos diferencialmente expressos durante o desenvolvimento de óvulo apomítico e sexual de *B. brizantha*, onde 11 clones mostraram diferença de expressão no estágio de desenvolvimento ou no genótipo. Esses cDNAs serão testados para grupo de ligação com apomixia em novas populações de *Brachiaria* spp. em obtenção.

Em *Hieracium*, planta apospórica, diferentes locos estão associados ao processo de inicialização da apomixia, tais como o número de sacos embrionários formados e modo de

progressão do desenvolvimento, sugerindo a ocorrência de regulação epigenética (Koltunow *et al.*, 1998, 2000; Bicknell *et al.*, 2000; Bicknell e Koltunow, 2004). Catanach *et al.*, (2006) verificaram que em *H. caespitosum* dois locos principais controlam a apomixia, um regula os eventos associados à apomeiose e o outro controla os eventos associados com a formação de barreira impedindo a fertilização.

Pesquisas recentes (Ozias-Akins e van Dijk, 2007; Matzk *et al.*, 2007; Noyes *et al.*, 2007) relatam que em *Erigeron*, a herança da apomixia envolve segregação mendeliana regular e a partenogênese é contingenciada pela diplosporia. Estudos em *Hypericum* mostram a dominância do caráter, e em *Parthenium* a herança apresenta controle independente dos componentes (Barcaccia *et al.*, 2006).

Os dados atuais indicam que a apomixia é geralmente dominante, e segrega como um a três genes com algumas exceções. Além disto, o controle gênico é complexo e está sob regulação epigenética.

Isolamento de genes

As estratégias para o isolamento de genes envolvidos na apomixia consistem atualmente de (1) introgressão do caráter a partir de variedades apomíticas próximas àquelas de interesse; (2) comparação de genes diferencialmente expressos durante o desenvolvimento em populações naturalmente sexuais e apomíticas, (3) análises de mutantes induzidos que perderam ou aumentaram o caráter apomítico e (4) mutagênese em espécies sexuais para obtenção de caracteres sexuais. Experimentos visando introgridir a apomixia em milho (Savidan *et al.*, 2001) e *Pennisetum* utilizando parentes selvagens apomíticos não obtiveram sucesso. Também se buscou induzir a apomixia em arroz por mutagênese (Khush *et al.*, 1994), sem sucesso. Em *Arabidopsis thaliana* já foram isolados diversos genes relacionados à embriogênese, incluindo genes capazes de produzir endosperma ou iniciar a formação do embrião, independentemente de fertilização, um dos componentes da apomixia. Alguns desses genes são do grupo fis (*fertilization-independent seed*) que incluem *MEDEA* (*MEA*), *FIS2*, e *FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM* (*FIE*), cuja regulação se dá por *imprinting* genômico (Grossniklaus *et al.*, 1998, 2001; Luo *et al.*, 1999; 2000; Kinoshita *et al.*, 1999; Vielle-Calzada *et al.*, 1999; Grossniklaus e Koltunow, 2003; Rodrigues e Koltunow, 2005; Spillane *et al.*, 2000; Yadegari *et al.*, 2000).

Diversos outros mutantes contendo genes envolvidos com o desenvolvimento do esporo funcional feminino e masculino, saco embrionário, oosfera, partenogênese, embriogênese e endosperma vêm sendo identificados (revisado por Koltunow e Grossniklaus, 2003), entre outros, *feronia* utilizando a estratégia de detecção por *enhancer* (Huck *et al.*, 2003); mutantes com alteração no padrão de desenvolvimento da apomixia utilizando raio γ e mutagênese insercional em *Hieracium* spp (Bicknell *et al.*, 2001); mutantes de *Arabidopsis* utilizando mutagênese com transposons geraram sacos embrionários contendo células multinucleadas provavelmente oriundas de megasporos funcionais. O conhecimento dos mecanismos de reprodução apomítica vem se expandindo, com estudos sobre a herança, mapas genéticos, isolamento e indução de mutantes, juntamente com a caracterização de genes envolvidos no processo reprodutivo (*SG-1*, *APOSTART*, *SERK*, *AINTEGUMENTA*, *BABYBOOM*, *KNUCKLES*, *SPOROCTELESS* (*SPL/NOZZLE* e mutantes meióticos) e contribuirá, esperamos, para a viabilização da introdução do caráter apomítico por engenharia genética em culturas com reprodução sexual, ferramenta de interesse ilimitado para a agricultura.

Recentemente, Curtis e Grossniklaus (2008) obtiveram mutantes do grupo *fis* com dois fenótipos distintos: se fertilizados, as sementes geradas apresentavam proliferação aberrante do embrião e do endosperma, e eventualmente abortavam o zigoto; e na ausência da fertilização todos os mutantes iniciavam a formação de endosperma autônomo a partir dos núcleos polares e desenvolviam embrião. Neste estudo foi demonstrado que em *Arabidopsis*: a) o cruzamento de plantas selvagens WT promoveu o desenvolvimento de embrião normal e endosperma triploide; b) o mutante tipo *MEA/mea* desenvolveu embrião e endosperma diplóide de forma autônoma; c) mutantes do tipo *msi1* desenvolveram, de forma autônoma, embrião haplóide não viável por partenogênese irregular e endosperma diplóide; d) cruzamento utilizando mãe WT e pólen de mutante *CDK;1/cdk;1* gerou o desenvolvimento de semente mutante e remanecente de endosperma diplóide, mostrando aborto do embrião no início do estágio globular; e) cruzamento utilizando mãe *GLC/glc* com pai WT gerou o desenvolvimento de semente mutante sem endosperma na ausência da fertilização dos núcleos polares; f) cruzamento de mãe *mea/mea* x *CDK;1/cdk;1* gerou semente mutante pequena mas viável contendo endosperma e embrião diplóide.

2.3 Reprodução sexuada

A reprodução sexuada é o processo pelo qual ocorre a união de gametas masculinos e femininos para dar origem ao zigoto. Esta se fundamenta em dois princípios: gerar variabilidade por meio da *recombinação*, *segregação* e *fusão sexual* (singamia), e promover a *migração gênica* pela troca e pela incorporação de genes (Richards, 1997).

Porque sexo?

Esta é uma das questões mais controversas da biologia. O custo da reprodução sexual em relação à reprodução assexual é duas vezes maior, pois envolve a procura de parceiros, a destruição de complexos gênicos coadaptados e gastos com a função masculina (Maynard Smith, 1971). Na reprodução sexual são necessários dois indivíduos (um macho e uma fêmea) para produzirem um número x filhos, sendo o x o número médio que uma mãe pode gerar, onde o macho só contribui com os gametas (Richards, 1997). Em contrapartida, na reprodução assexual dois indivíduos produzem $2x$ filhos (Figura 2.9, em que $x = 2$).

Vantagens do sexo

Para compreender as vantagens, temos de fazer análises individuais, e não “para o bem da espécie”, portanto a “geração de combustível para a evolução não serve”. Como o sexo surgiu em seres unicelulares, os cenários para a sua evolução devem ser situados num mundo unicelular (Figura 2.10).

Como a adaptação para resistência a condições ambientais estressantes, de ocorrência ocasional, muitos seres unicelulares desenvolveram o mecanismo da esporulação. Os genes para esporulação ficam durante muitas gerações sofrendo mutações sem pressão de seleção sobre eles. Quando ocorre finalmente o estresse, surge um esporo (forma de resistência) que expõe seus genes à seleção. Mutações ocorrendo durante a fusão celular deram origem, por meio da diploidia, a uma nova estratégia de vida que permite que as mutações deletérias num cromossomo sejam compensadas pelos alelos selvagens do outro cromossomo (Figura 2.11) com as diferentes mutações para esporulação acumuladas.

Assim, a meiose teria surgido pela vantagem que confere ao evitar que o nível de ploidia cresça indefinidamente. No entanto, a fusão de células geneticamente idênticas não traz resultados, pois as mutações são idênticas. Em contrapartida, as fusões entre células diferentes originaram esporos com pelo menos uma cópia perfeita de cada gene promovendo variabilidade. As plantas, que herdaram a meiose e a fusão celular de seres unicelulares, apresentam mecanismos que impedem a autozigose, isto é, a união de genes idênticos por descendência na mesma célula diplóide. Nas plantas, o principal fenômeno associado à formação de autozigosos a ser evitado é a autogamia, e vários mecanismos evoluíram nesse grupo para forçar ou aumentar a probabilidade de cruzamentos.

Desvantagens do sexo

De acordo com Richards (1997) a sexualidade apresenta as seguintes desvantagens:

- Mães sexuais dispendem recursos em filhos variáveis que podem ser mais bem adaptados a ambientes novos, mas podem ser pouco ambientados ao nicho onde vivem. Já os filhos de uma mãe assexual serão todos idênticos a ela e, portanto, adaptados ao nicho onde vivem.
- Em meio a uma população sexual, um indivíduo mutante que perdeu a fertilidade feminina e se tornou assexual, mas manteve a fertilidade masculina, irá doar o alelo mutante aos indivíduos sexuais através dos gametas masculinos, mas não receberá alelos sexuais através dos gametas masculinos de outros indivíduos. Este fato configura uma *Estratégia Evolutivamente Estável* que leva a disseminação do fenótipo pela população.
- Sexualidade pode ser desvantajosa na ausência de polinizadores, pois a necessidade de cruzamento pode reduzir a eficiência na reprodução.
- Em ambientes marginais, com condições ambientais no limite do tolerável para a espécie e, portanto, razoavelmente constantes a invariabilidade assegurada pela assexualidade pode ser mais vantajosa. Além disso, as condições extremas podem danificar mais os órgãos sexuais do que aqueles usados para a reprodução assexual.

2.3.1 Gametogênese e fecundação

Ciclo vital das angiospermas

O ciclo de vida das angiospermas é composto pela geração gametofítica (fase haplóide) que se alterna com a geração esporofítica (fase diplóide) (Figura 2.12). A formação dos gametófitos envolve poucas células que estão localizadas nas flores que são os órgãos sexuais. O estabelecimento da fase gametofítica requer a especificação e a diferenciação dos gametas na antera e no óvulo. O início da geração gametofítica ocorre com a diferenciação das células-mãe do megásporo e do micrósporo, enquanto a geração esporofítica se inicia com a fertilização (Maunet, 1995). A fase esporofítica se inicia com a transferência do gametófito masculino da antera para o estigma presente no carpelo. Depois disto, o gametófito masculino forma o tubo polínico que leva os dois gametas masculinos até o saco embrionário onde ocorrerá a dupla fecundação. Um gameta fertiliza a célula ovo enquanto o outro se une aos núcleos polares. Após o processo de fecundação, uma série de eventos embriogênicos dará origem ao embrião que determina o início da fase esporofítica (Drews e Yadegari, 2002). Contudo, pouco se sabe sobre a base genética e os mecanismos moleculares que regulam a gametogênese em angiospermas (Estrada-Luna et al., 2002).

Geração Gametofítica

• Formação do saco embrionário

O gametófito feminino, também referido como megagametófito, se desenvolve dentro do ovário localizado no interior do saco embrionário (Drews e Yadegari, 2002). A geração gametofítica feminina tem início quando a célula-mãe do megásporo inicia o processo de meiose (Figura 2.13). O processo compreende as meioses I e II que resultam na formação de quatro células haplóides. Estas quatro células se dispõem alinhadas no eixo calazal-micropilar. Em seguida, ocorre a degeneração de três dos quatro megásporos formados, sobrevivendo apenas o que se encontra localizado próximo à calaza (Zanettini e Lauxen, 2003). A segunda etapa do processo, na sua variante mais típica, compreende uma seqüência de três cariocineses (mitoses), até que sejam formados oito núcleos no saco embrionário (3 designados de antípodas, 2 sinérgides, 2 núcleos polares e 1 oosfera). Depois de formadas, as antípodas migram para a região apical onde se encontra a calaza, por onde são transferidos todos os nutrientes necessários. Os núcleos polares atingem a região mediana enquanto as sinérgides e a oosfera são alojadas na região próxima à micrópila, por onde ocorre a penetração do tubo polínico conduzindo os núcleos reprodutivos responsáveis pela dupla fertilização. A análise do gametófito feminino é importante por ser parte integral do ciclo de vida da planta e é essencial na formação da semente. Além disto, direciona o tubo polínico durante a fertilização, auxilia na dupla fertilização, e possui os genes que controlam o desenvolvimento do embrião e do endosperma (Drews e Yadegari, 2002).

Controle gênico da formação do saco embrionário

Estudos realizados por Drew e Yadegari (2002) com *Arabidopsis* identificaram os genes responsáveis pelo desenvolvimento do ovário AGAMOUS, APETALA e BELL 1, sendo que os dois últimos atuam também na formação da calaza e integumento. Apresentaram regulação positiva do tecido marginal, placenta e formação dos óvulos os genes HUELLENOS, afetando o crescimento do óvulo e do funículo, e AINTEGUMENTA. Os mutantes identificados que afetam a formação do saco embrionário foram distribuídos em cinco categorias, designados: categoria 1 - aqueles que afetam os estádios iniciais e causam falha na progressão do estágio uninucleado da célula-mãe do megásporo; categoria 2 - aqueles que causam defeito na fase de divisão nuclear dos estádios binucleado até octanucleado, falham na celularização, causam defeito no número, posição e arranjo dos estádios de desenvolvimento 2 a 5; categoria 3 - aqueles que afetam o processo de celularização; categoria 4 - aqueles que mostram defeito na fusão do núcleo polar; categoria 5 - fenótipo é típico selvagem e aparentemente não tem efeito sobre a gametogênese. Recentemente Punwani e Drews (2008) relataram que a ausência do aparato filiforme das sinérgides no tipo *feronia* impede o rompimento do tubo polínico inviabilizando a dupla-fertilização.

• Formação do grão de pólen

O desenvolvimento da estrutura masculina requer a formação do estame e a diferenciação dos tecidos que formam a antera (Ma, 2005). O gametófito masculino, ou grão de

pólen, é desenvolvido no interior das anteras (Drews e Yadegari, 2002) que são compostas por quatro sacos polínicos, fusionados e ligados ao filete (Figura 2.14). Dentro de cada saco, encontram-se as células-mãe de micrósporos, circundadas por um tecido chamado tapete, que nutre e auxilia os micrósporos durante o desenvolvimento e a maturação. As células-mãe de micrósporos são células diplóides que, através do processo de meiose, produzem quatro células haplóides (esporos ou micrósporos), que inicialmente permanecem unidos numa tétrade envoltos por uma parede de calose. Conforme o desenvolvimento evolui vai sendo secretada a enzima calase que digere a parede de calose e libera os micrósporos (Zanettini e Lauxen, 2003). Estes seguem por duas divisões mitóticas consecutivas e depois disto se diferenciam (Goldberg *et al.*, 1993) formando o grão de pólen maduro que é liberado pela deiscência da antera (Ma, 2005).

A parede do pólen formado é composta de uma camada interna conhecida como intina que é envolta por uma camada externa denominada exina. A intina é similar em composição à maioria das paredes celulares primárias, sendo composta basicamente por celulose (Figura 2.15). A exina, por sua vez, é derivada principalmente de materiais depositados pelo tapete e outros compostos tais como flavonóides e lipídios. O conhecimento das diferentes camadas que compõem a parede do grão de pólen é muito importante já que elas possuem a função de proteção contra a dessecação e, também, por alojarem nas câmaras da columela os fatores (substâncias químicas) que determinam os sistemas de autoincompatibilidade (SI). Estas substâncias químicas são liberadas no estigma durante a germinação do grão de pólen e se forem compatíveis o tubo polínico cresce ocorrendo a fertilização da oosfera formando o zigoto; caso contrário, não há formação do zigoto.

Geração esporofítica

O grão de pólen compatível depositado na superfície do estigma germina e emite um tubo polínico que é direcionado por dois sistemas de quimiotaxia um que atua no direcionamento do tubo polínico até a micrópila e outro que direciona a penetração na micrópila (Márton e Dresselhaus, 2008). O primeiro sistema é influenciado pelas sinérgides, enquanto se acredita que o segundo seja controlado por duas células do gametófito feminino ainda não identificados. A união do gameta masculino ao feminino, que resulta na formação do zigoto, dá início à geração esporofítica (Figura 2.16).

O zigoto recém formado sofre a embriogênese e junto com tecidos maternos adicionais formará a semente. O plano básico do corpo do estágio esporofítico é estabelecido durante a embriogênese de modo semelhante em todas as angiospermas (Figura 2.17), diferenciando-se apenas na precisão dos padrões de divisão celular, extensão do desenvolvimento do endosperma e na extensão do desenvolvimento do meristema apical e caulinar (Dornelas, 2003). O zigoto de angiospermas normalmente se divide transversalmente formando uma célula apical, que dará origem ao embrião, e uma célula basal vacuolada, que dará origem à estrutura conhecida como suspensor (Yeung e Meinke, 1993).

Uma vez estabelecida à polaridade apical-basal ocorrem uma série de divisões longitudinais e transversais na célula apical até que seja formado o embrião no estágio globular. A forma emergente do embrião depende da regulação dos planos de divisão e expansão. Os planos de divisão na camada mais externa, designada de *protoderme*, tornam-se restritos a esta camada tornando-a distinta. O padrão radial emerge no estágio globular com a iniciação da diferenciação dos três sistemas de tecidos: revestimento, preenchimento e vascular. O *tecido*

de revestimento (epiderme), formado da protoderme, contribui com as camadas protetoras externas. Já, o *tecido de preenchimento* forma a maior parte dos tecidos abaixo da protoderme (ie., o córtex e o parênquima). O *tecido vascular*, por sua vez, dá origem ao procâmbio (xilema e floema) que funciona dando suporte e auxiliando no transporte. Em plantas dicotiledôneas, a forma globular do embrião é perdida com o desenvolvimento dos cotilédones gerando o estágio de coração que evolui promovendo o aparecimento do estágio de torpedo. A transição da simetria radial (característica da fase globular) para a simetria bilateral (típica da fase de coração) parece ser mediada por hormônios, especialmente a auxina.

Os meristemas apical, caulinar e radicular, são formados por grupos de células que retêm a capacidade multiplicativa e persistem durante o estágio pós-embriônico originando a maior parte do corpo esporofítico. O meristema caulinar, em algumas espécies, é parcialmente derivado da hipófise, enquanto todas as outras partes do corpo esporofítico são originadas a partir do embrião propriamente dito. Informações em torno do controle gênico indicam que a formação dos sistemas radicular e caulinar é controlada de forma independente (Dornelas, 2003).

Diferentes mutantes, que controlam cada uma das fases, têm sido identificados em milho e *Arabidopsis* indicando o controle gênico efetivo. Entre eles foi verificado que o mutante GNOM/EMB30 afeta a polaridade apical-basal do embrião. Foi verificado, em *Arabidopsis*, que o zigoto *gnom* é impedido de alongar de forma semelhante ao tipo selvagem, pois a primeira divisão parece ser simétrica, ele também não forma raiz e apresenta estrutura apical reduzida. Além deste, a mutação no gene GURKE anula a parte apical e leva à formação de uma massa celular verde no lugar do embrião. Em contrapartida, mutações no gene FACKEL (FK), reduzem o hipocótilo dando origem a sementes com o cotilédono preso a raiz (Chaudhury et al., 2001). A independência no controle também tem sido demonstrada no mutante de milho (*dek23*) e no mutante *stm* (shotmeristemless) de *Arabidopsis*. Ambos os mutantes apresentam formação de meristema radicular e ausência de meristema caulinar. Em contrapartida, mutações no gene HOBBIT de *Arabidopsis* afetam o desenvolvimento de células da hipófise impedindo a formação do meristema radicular (Dornelas, 2003). Estes são apenas alguns exemplos, dentre diversos mutantes relatados no controle da embriogênese.

Ciclo Vital das Gimnospermas

O ciclo de vida das gimnospermas é composto pelas fases gametofítica e fase esporofítica (Figura 2.18). Estes compreendem o primeiro grupo de vegetais a apresentar estróbilos, que são flores incompletas, e não formam ovário. Por isso mesmo produzem sementes nuas, sem frutos. Os estróbilos, estruturas envolvidas na reprodução das gimnospermas, são localizados nos ramos terminais modificados, compostos de folhas férteis denominadas esporófilos (i.e., produtoras de esporos). Existem dois tipos de esporófilos: o microspófilo, que produz micrósporos e o megasporófilo que produz megásporos. Em cada microspófilo desenvolvem-se dois microsporângios, no interior do qual se formam vários micrósporos. Estes, ainda no interior dos microsporângios, por diferenciação, iniciam a formação dos grãos de pólen.

Ciclo Vital das Pteridófitas

A fase de vida haplóide (gametofítica) é pequena e tem vida curta, enquanto que a fase diplóide (esporofítica) é permanente e tem vida longa (Figura 2.19). O ciclo começa pela formação de esporos haplóides que caem no chão e germinam. Ao germinar o esporo dá origem a uma pequena lâmina em forma de coração, o protalo, onde são produzidos os órgãos

reprodutores os anterídios e os arquegônios. Aqui também o gameta masculino, produzido no anterídio, precisa de uma gota de água para atingir o gameta feminino localizado dentro do arquegônio. Ao se fundirem os gametas, começa a fase de vida diplóide, o esporófito, formado por raízes, caules e folhas. Na face inferior de algumas folhas formam-se conjuntos de esporângios, os soros, onde as “células mãe de esporo”, diplóides, sofrem meiose, produzindo esporos haplóides, que ao germinarem vão produzir um novo protalo, recomeçando o ciclo.

Ciclo Vital das Briófitas

Em plantas inferiores a fase gametofítica é dominante (Drews e Yadegari, 2002) e começa com a meiose, quando são produzidos os esporos haplóides (Figura 2.20). Estes esporos germinam e dão origem a uma estrutura denominada protonema (n), que forma estruturas parecidas com folhas: os filóides (n). Nas extremidades destes filóides são formados os órgãos reprodutores masculinos (anterídios) e femininos (arquegônios). Em briófitas ocorre o fenômeno da dioiccia (sexos separados em plantas masculinas e femininas). O anterídio forma um gameta flagelado que depende de água para nadar até o gameta feminino, que se encontra no arquegônio. Após a união dos gametas (fecundação), forma-se uma estrutura diplóide – o esporófito, ou geração esporofítica - com vida curta, que produz em sua extremidade uma cápsula (2n) onde, por meiose, produz os esporos haplóides e o ciclo recomeça. O esporófito se desenvolve sobre o gametófito feminino, nunca existindo o esporófito isoladamente. Em plantas inferiores (briófitas) é a fase gametofítica que compreende a geração proeminente e dominante, enquanto a fase esporofítica é nutricionalmente dependente.

2.3.2 Controle gênico dos órgãos reprodutivos

Nos últimos anos, estudos em genética e em biologia molecular têm demonstrado que os mecanismos controladores do desenvolvimento reprodutivo são largamente conservados em plantas, mesmo entre angiospermas e gimnospermas (para uma revisão, veja Dornelas e Dornelas, 2005). O primeiro passo do desenvolvimento floral é a transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva, durante o qual o meristema vegetativo, que produz apenas folhas, passa a produzir os meristemas florais. Estas são as estruturas especializadas que produzem as flores. Em plantas gimnospermas, não há produção de “flores” propriamente ditas, mas de cones (estróbilos) masculino e feminino.

Durante a fase reprodutiva de angiospermas, os genes de identidade do meristema floral, em sua maioria codificadores de fatores de transcrição, promovem a iniciação de flores individuais. Na planta modelo *Arabidopsis thaliana* (uma angiosperma da família *Brassicaceae*), os principais genes de identidade do meristema floral são *LEAFY (LFY)* e *APETALA I (API)* (Mandel *et al.*, 1992; Weigel, 1998). Estes genes não só são necessários para a iniciação das flores, mas são suficientes para a indução do florescimento quando a superexpressão dos mesmos é induzida em plantas transgênicas (Weigel e Nilsson, 1995; Peña *et al.*, 2001). A indução da expressão de ortólogos de *LFY* tem sido estudada detalhadamente em plantas angiospermas. De maneira geral, a expressão de *LFY* durante a fase vegetativa, é inicialmente baixa, mas aumenta com a idade da planta. Os níveis de expressão são mais altos na entrada da fase reprodutiva, sugerindo que a concentração do produto de gene *LFY* pode ser crítica na transição para o florescimento. Essa evidência tem sido confirmada com a demonstração de que, em plantas transgênicas superexpressando o gene *LFY*, há uma redução do tempo necessário para a formação da primeira flor (Blázquez *et al.*, 1997; Peña *et al.*, 2001).

Embora uma vasta gama de mutações genéticas possa alterar o processo de formação de uma flor, relativamente poucos genes foram encontrados que estejam envolvidos com a especificação dos órgãos florais *per se*. Mutações em tais genes causam transformações homeóticas em dois verticilos adjacentes da flor. Os dois verticilos mais externos de mutantes *apetala2* (*ap2*) de *Arabidopsis*, por exemplo, contêm carpelos e estames no lugar de sépalas e pétalas, respectivamente. Mutações nos genes *APETALA3* (*AP3*) ou *PISTILLATA* (*PI*) de *Arabidopsis* causam a substituição de pétalas por sépalas e de estames por carpelos. Finalmente, no mutante *agamous* (*ag*) de *Arabidopsis*, os dois verticilos mais internos são alterados: estames são transformados em pétalas e carpelos em sépalas (Coen e Meyerowitz, 1991; Meyerowitz *et al.*, 1991; Ma, 1998). As modificações das características dos órgãos florais dos mutantes descritos acima sugerem um modelo combinatorial simples para a determinação da identidade destes órgãos (Coen e Meyerowitz, 1991). Segundo este modelo, denominado "Modelo ABC", os genes responsáveis pela identidade estão ativos em três regiões sobrepostas, cada uma compreendendo dois verticilos adjacentes.

Devido à sobreposição das regiões de expressão de cada gene, uma combinação única de genes especifica a identidade de cada verticilo. Se a região de atividade B (que requer a expressão dos genes *AP3* e *PI* em *Arabidopsis*) está ausente, ambos os verticilos 1 e 2 serão especificados apenas pela região de atividade A (*AP2* em *Arabidopsis*) e conterão sépalas (Figura 2.21).

De maneira similar, nesse caso, os verticilos 3 e 4 serão ambos especificados pela região de atividade C (*AG* em *Arabidopsis*) e conterão carpelos. Para explicar os fenótipos dos mutantes *ap2* e *ag*, é necessário adicionar ao modelo a previsão de que as atividades A e C são mutuamente antagonistas. Ou seja, em um mutante para genes do tipo A, a ação de C se expande para os quatro verticilos e em um mutante do tipo C, dessa vez, é a atividade de A que é expressa nos quatro verticilos.

O Modelo ABC, criado para explicar os fenótipos de mutantes simples, passa por uma prova final: ele fielmente prevê o fenótipo de mutantes duplos. Por exemplo, o modelo prevê que, se as funções B e A fossem removidas, C deveria definir a identidade dos quatro verticilos, que se desenvolveriam em carpelos. De fato, todos os verticilos do mutante duplo *ap2ap3* contêm apenas carpelos (Meyerowitz *et al.*, 1991). Similarmente, se as atividades B e C estivessem ausentes, A deveria definir a identidade de todos os órgãos da flor. Como previsto pelo modelo, sépalas se desenvolvem em todos os verticilos de mutantes duplos *agpi*. O fenótipo deste duplo mutante apresenta ainda vários verticilos concêntricos adicionais (todos compostos de sépalas), devido ao efeito da mutação *ag* de suprimir a determinação do meristema floral.

O que aconteceria se ambas as funções A e C fossem removidas? A atividade B sozinha definiria a identidade dos verticilos 2 e 3, porém nenhuma das atividades identificadas estaria presente nos verticilos 1 e 4. O modelo não faz nenhuma previsão óbvia sobre o fenótipo resultante, pois nenhum destes estados ocorre em nenhum verticilo da flor do tipo selvagem. A função B é associada à formação de pétalas e estames; assim, espera-se que, na ausência de A e C, B cause a produção de órgãos intermediários entre pétalas e estames. De fato, os verticilos 2 e 3 das flores do mutante duplo *ap2ag* são ocupados por pétalas estaminoidais. Os verticilos 1 e 4 deste duplo mutante contêm folhas. Igualmente, no triplo mutante *ap2ap3ag*, no qual as funções A, B e C foram desativadas, as "flores" são formadas por folhas organizadas em vários verticilos concêntricos.

Estas observações indicam que a folha seria o “estado basal” a partir do qual a identidade de cada órgão floral seria determinada. Por meio destes resultados, a equivalência de flores e ramos (e, portanto de órgãos florais e folhas), proposta por Goethe há mais de 300 anos, foi finalmente demonstrada (Dornelas e Dornelas, 2005).

Todos os genes do Modelo ABC codificam fatores de transcrição da família MADS (exceto AP2, que pertence a uma outra família de fatores de transcrição; Veja a revisão de Dornelas e Dornelas, 2005).

Em contraste com o que ocorre com as angiospermas, a nossa compreensão dos processos moleculares que governam o desenvolvimento reprodutivo de gimnospermas é bastante limitada. Genes codificadores de fatores de transcrição da família MADS, que se expressam nos órgãos reprodutivos de gimnospermas, foram isolados em *Pinus* (Mouradov *et al.*, 1999). Esses genes mostraram uma alta similaridade com os genes de angiospermas, evidenciando a conservação evolutiva do papel biológico dos mesmos. No entanto, enquanto em angiospermas esses genes são responsáveis pela formação de sépalas, pétalas, anteras e carpelos, o papel dos mesmos em gimnospermas é desconhecido. Igualmente, homólogos ao gene LFY de *Arabidopsis*, amplamente conservados em angiospermas (Dornelas e Rodriguez, 2005a; Dornelas e Rodriguez, 2006) têm sido isolados e caracterizados em gimnospermas (Mouradov *et al.*, 1998; Mellerowics *et al.*, 1998; Dornelas e Rodriguez, 2005b). No entanto, enquanto nos genomas de angiospermas, há apenas uma cópia de LFY, nos genomas de gimnospermas há dois tipos de homólogos do gene LFY: os tipo-NEEDLY (NLY) e tipo-LFY (LFY). Há evidências de que a linhagem que deu origem às angiospermas perdeu o homólogo correspondente a NLY durante sua evolução (Frohlich e Parker, 2000). Os padrões de expressão de NLY e LFY em meristemas reprodutivos de *Pinus* são semelhantes aos observados para os seus homólogos de angiospermas, sugerindo uma conservação evolutiva da função desse elemento-chave na iniciação do desenvolvimento reprodutivo (Mouradov *et al.*, 1998; Dornelas e Rodriguez, 2005b). Apesar das análises das seqüências deduzidas de aminoácidos das proteínas LFY e NLY terem mostrado que estas possuem uma estrutura ligeiramente diferente dos seus homólogos de angiospermas, plantas transgênicas de *Arabidopsis* que superexpressam NLY apresentaram florescimento precoce quando comparadas com controles não transgênicos (Mouradov *et al.*, 1998). Adicionalmente, mutantes *lfy* de *Arabidopsis* foram complementados com o gene de *Pinus* (Dornelas e Rodriguez, 2005b). Essas observações indicam que os homólogos de LFY de *Pinus* comportam-se de maneira similar ao gene LFY endógeno de *Arabidopsis*, atuando em uma rede regulatória, responsável pela entrada na fase reprodutiva, demonstrando a conservação evolutiva dos mecanismos moleculares do controle reprodutivo em plantas.

2.3.3 Sistemas promotores de alogamia

As espécies vegetais possuem uma infinidade de estratégias e sistemas reprodutivos, conforme já foi possível constatar ao final do capítulo I. Os sistemas de reprodução sexuada vegetal podem ser divididos em três classes principais quanto à forma de cruzamento: alógamas, autógamas e mistas (Figura 2.21).

São consideradas espécies alógamas todas aquelas que apresentarem nível de cruzamento superior a 95%. Em geral, espécies perenes, bem como maioria das espécies arbóreas e de importância econômica são alógamas. Para assegurar a condição alógama podem ser utilizados sistemas químicos de autoincompatibilidade, sistemas de distanciamento físico através da unissexualidade e sistemas temporais que alternam a maturação do pólen e do estigma.

• Sistemas químicos: autoincompatibilidade (AI)

A incompatibilidade sexual é aceita como um dos sistemas mais utilizados e de maior sucesso evolutivo em angiospermas para promover cruzamento prevenindo a endogamia (Takayama e Isogai, 2005; Newbiggin *et al.*, 1994). Em plantas, após a deiscência, os grãos de pólen (gametófitos masculinos) são transferidos até os estigmas da flor por um processo conhecido como polinização. Ao entrarem em contato com o estigma os grãos de pólen absorvem água presente nas células superficiais do estigma e germinam em seguida (Raven *et al.*, 2007). O tubo polínico percorre toda a extensão do estilete até penetrar a micrópila, adentrando o saco embrionário (gametófito feminino), onde ocorrerá a fertilização. Na maioria das Angiospermas, as flores são dotadas de mecanismos capazes de reconhecer, dificultar ou mesmo impedir que os grãos de pólen fertilizem o óvulo da mesma planta (Zanettini, 2003) pela autoincompatibilidade. Este mecanismo apresenta controle gênico e ocorre pela interação química entre o pólen e o pistilo.

Com base na morfologia floral, o sistema de autoincompatibilidade pode ser classificado em dois tipos: homomórfico (i.e., todos os indivíduos produzem a mesma morfologia com anteras e estigmas - mesma altura) e heteromórfico (i.e., apresentam dois ou três tipos de morfologia quanto à altura de anteras e estigmas). Nos tipos heteromórficos o sucesso da polinização dependerá da ocorrência de polinização entre tipos contrastantes quanto à altura de anteras e estigmas (Kao e Tsukamoto, 2004).

O fenômeno de AI já foi observado em diversas famílias de fanerógamas de importância econômica, tais como: rosáceas (ameixeira, macieira), crucíferas (repolho, brócolis), leguminosas (crotalária), gramíneas (centeio), esterculiáceas (cacau), passifloráceas (maracujá), solanáceas (fumo), etc. (Ramalho *et al.*, 2004; Bueno *et al.*, 2006). Nesses vegetais a AI está relacionada a um controle exercido por um loco polimórfico denominado loco-S (*self-incompatibility*) que pode ter mais de 40 alelos em populações naturais (Zanettini, 2003). Em gramíneas, a auto-incompatibilidade já foi relatada em pelo menos 16 gêneros, e em algumas espécies apresenta dois locos (S e Z) atuando no seu controle (Baumann *et al.*, 2000). Trata-se de um fenômeno fisiológico de controle genético, sendo um exemplo importante de alelismo múltiplo em plantas.

Autoincompatibilidade gametofítica

No sistema gametofítico a interação pólen-pistilo é determinada pelo genoma haplóide do grão de pólen e o genoma diplóide do pistilo (Ramalho *et al.*, 2004; Takayama e Isogai, 2005). O crescimento do tubo polínico é comumente interrompido no interior do estilete (Figura 2.23) ocasionado por um contato com a mucilagem secretada pelo trato transmissor (Zanettini, 2003). Nesse tipo de incompatibilidade, os alelos exibem interação tipo codominância (Bueno *et al.*, 2006). Cada alelo S é responsável pela produção de uma glicoproteína específica. Esse tipo de interação é considerado, por vários autores, análogo ao das reações do tipo antígeno-anticorpo que ocorre em animais. Assim, a glicoproteína presente no pólen é considerada um “antígeno” e a glicoproteína presente no estigma um “anticorpo”. Um genitor masculino com genótipo SIS2, por exemplo, produz grãos de pólen S1 e S2. Se o genitor feminino do cruzamento também for SIS2 não haverá crescimento do tubo polínico, pois ambos os parentais produzem as glicoproteínas S1 e S2 com seus respectivos “antígenos” e “anticorpos” (Schifino-Wittmann e Dall’Agnol, 2002). Nesse caso, a incompatibilidade dos

grãos de pólen é total. Em contrapartida, poderemos ter compatibilidade parcial quando parte do fenótipo do pólen não se assemelha ao do genitor feminino (Figura 2.23; Tabela 2.1).

Autoincompatibilidade esporofítica

A incompatibilidade esporofítica é determinada pelo genótipo diplóide da célula-mãe do micrósporo (Newbigin *et al.*, 1994; Takayama e Isogai, 2005) (Figura 2.24) ao invés do alelo S presente unicamente no pólen (Ramalho *et al.*, 2004; Schifino-Wittmann e Dall'Agnol, 2002). Isso ocorre porque durante a microsporogênese as glicoproteínas são produzidas antes da meiose fazendo com que todos os grãos de pólen produzidos as recebam. Diferentemente do sistema gametofítico, a incompatibilidade esporofítica ocorre na superfície do estigma ou logo após sua penetração e está envolvida com substâncias secretadas na superfície das papilas estigmáticas (Bueno *et al.*, 2006). Um tipo de interação muito observado nesse tipo de incompatibilidade é a dominância completa ($S_1 > S_2 > S_3 > S_4 \dots$). Assim, supondo pai S_1S_2 e pai S_2S_3 , um único tipo de glicoproteína é produzido na célula-mãe do micrósporo (S_1 , no primeiro caso e S_2 , no segundo caso) e distribuído a todos os grãos de pólen. Do mesmo modo, no pistilo só haverá a produção da glicoproteína proveniente do alelo dominante, S_1 (Figura 2.24).

Suponha os cruzamentos abaixo no sistema de dominância:

a) S_1S_2 (♀) x S_1S_2 (♂)

Neste caso os grãos de pólen produzidos possuirão a glicoproteína S_1 . Não haverá a formação do tubo polínico em nenhum grão de pólen devido à presença da glicoproteína S_1 no genitor feminino, conseqüentemente, não haverá progênie.

b) S_1S_2 (♀) x S_1S_3 (♂)

Os grãos de pólen deste genitor possuirão a glicoproteína S_1 . Não haverá a formação do tubo polínico em nenhum grão de pólen devido à presença da glicoproteína S_1 no genitor feminino e, conseqüentemente, não haverá progênie.

c) S_1S_2 (♀) x S_3S_4 (♂)

Este genitor produzirá grãos de pólen contendo a glicoproteína S_3 . Haverá a formação do tubo polínico nos grãos de pólen devido à inexistência dos respectivos “anticorpos” no genitor feminino e a progênie apresentará os seguintes genótipos: S_1S_3 , S_1S_4 , S_2S_3 e S_2S_4 .

No sistema de autoincompatibilidade esporofítica também podem haver relações de codominância. Neste caso, depois da meiose, todos os grãos de pólen recebem os dois tipos de glicoproteínas (“antígenos”). Também o pistilo produzirá ambos os tipos de “anticorpos” conforme pode ser visto nos seguintes cruzamentos:

a) S_1S_2 (♀) x S_1S_2 (♂)

Ambos os tipos de grãos de pólen possuirão as glicoproteínas S_1 e S_2 devido à relação de codominância de modo que não haverá a formação do tubo polínico por nenhum grão de pólen pela presença das glicoproteínas S_1 e S_2 no genitor feminino e, conseqüentemente, não haverá progênie.

b) S_1S_2 (♀) x S_1S_3 (♂)

As glicoproteínas S_1 e S_3 serão produzidas por ambos os tipos de grãos de pólen devido à relação de codominância. Também não haverá a formação do tubo polínico em nenhum caso, logo não haverá progênie.

c) S_1S_2 (♀) x S_3S_4 (♂)

Neste cruzamento os grãos de pólen exibirão as glicoproteínas S_3 e S_4 , haverá a formação do tubo polínico nos dois tipos de pólen e a progênie gerada terá genótipo: S_1S_3 , S_1S_4 , S_2S_3 e S_2S_4 .

Genética molecular da autoincompatibilidade

O estudo do controle gênico da incompatibilidade se iniciou com a observação de extratos de pistilos de espécies contendo glicoproteína que segregavam em genótipos S -específicos, sendo primeiramente isolado o alelo S_2 de *Nicotiana glauca*. Utilizando técnicas de biologia molecular, estudos recentes têm mostrado evidências diretas entre o envolvimento das proteínas S e os sistemas de incompatibilidade. Para isso, foram adotadas duas estratégias *in vivo* que seguem uma abordagem de perda-de-função e outra de ganho-de-função. Na abordagem perda-de-função introduziu-se em plantas de *Petunia inflata* com genótipo S_2S_3 um cDNA S_3 no sentido invertido (antisense), dirigido por seu próprio promotor. Com isso, foi gerado um mRNA no sentido invertido que se ligou ao mRNA normal endógeno inibindo a expressão do gene em questão. As plantas transgênicas obtidas foram incapazes de rejeitar o pólen S_3 . Na abordagem ganho-de-função introduziu-se o gene S_3 em plantas de *P. inflata* com o genótipo S_1S_2 . Essas plantas adquiriram a capacidade de rejeitar completamente o pólen S_3 . Com base nesses estudos constatou-se que as proteínas S são necessárias no reconhecimento e rejeição do pólen não-compatível (Zanettini, 2003). Posteriormente, foi obtido o cDNA correspondente aos alelos S_2 , S_3 e S_6 onde foi verificada a seqüência e as regiões conservadas. Estas informações serviram de base para a clonagem de cDNAs de outros alelos de *N. glauca*, *Petunia inflata*, *Solanum chacoense* e *S. tuberosum*, *Petunia hybrida* e *Lycopersicon peruvianum*. Ao proceder ao alinhamento dos dados verificou-se que 16% dos aminoácidos eram conservados, entre eles 8 a 10 resíduos de cisteínas. Em solanáceas foram localizadas cinco regiões conservadas contendo resíduos de cisteína onde duas destas incluíam também resíduos de histidina. O uso posterior do *Southern blot* nas análises de indivíduos homocigóticos S_1 , S_2 , S_3 , S_6 e S_7 demonstrou que o controle gênico era realizado por um único loco (Newbigin *et al.*, 1994) contendo muitos alelos (Kao e McCubbin, 1996).

Controle gênico - Sistema Gametofítico

Em gramíneas se encontram descritas várias espécies onde o controle da autoincompatibilidade é realizado por dois locos gênicos não ligados (S e Z), tendo sido descritos mapas de ligação contendo localização cromossômica para centeio, aveia e cevada. Em função dos mutantes isolados de gramíneas, se acredita existirem pelo menos 4 genes envolvidos no controle da autoincompatibilidade, sendo dois presentes no pólen e dois no estigma (Baumann *et al.*, 2000).

O modelo do controle gênico do sistema gametofítico já foi descrito para solanáceas, rosáceas e escrofulariáceas. O loco S consiste de dois genes, S -RNase e SLF/SFB (Figura 2.25). A S -RNase é secretada em grande quantidade na matriz extracelular do estilo de onde é transferida para o tubo polínico funcionando como citotoxina que degrada o RNA do pólen.

Contudo, a degradação só ocorre quando o pólen presente é oriundo de autofecundação. SLF/SFB são genes determinantes masculinos que são membros da família de proteínas F-box que geralmente atuam como componentes ligantes da ubiquitina e espera-se que estejam envolvidos na degradação de proteínas mediadas pela ubiquitina de S-RNases de pólen oriundo de cruzamento (Takayama e Isogai, 2005).

Em *Papaveraceae* o único determinante feminino identificado induz o aumento da concentração de Ca^{2+} durante os 10 minutos iniciais de interação do pólen incompatível (Figura 2.26). O mecanismo chave na inibição do crescimento do tubo polínico do pólen incompatível ocorre pelo influxo do Ca^{2+} no pólen incompatível que resulta numa rápida despolimerização dos filamentos de actina durante 60 segundos, sustentada a seguir por cerca de uma hora. Depois, ocorre a fosforilação de pirofosfatasas inorgânicas solúveis. Ambos, cálcio e a fosforilação inibem a atividade das pirofosfatasas resultando em uma redução na eficiência biossintética do pólen e inibição do crescimento do tubo polínico, culminando na morte do pólen (Takayama e Isogai, 2005). Durante este período são observadas dramáticas alterações na morfologia da mitocôndria, complexo de Golgi e retículo endoplasmático resultando na completa degradação de algumas organelas (Bosch e Franklin-Tong, 2008).

Controle gênico - Sistema Esporofítico

O modelo do controle gênico do sistema esporofítico já foi definido para brássicas. Nestas, o loco de controle da autoincompatibilidade consiste de três genes S_{PII}, SRK e SLG (Figura 2.27). O gene SRK, que atua como quinase receptor estigmático é o determinante feminino localizado na membrana plasmática das células da papila; S_{PII} é o determinante masculino sendo predominantemente expresso no tapeto da antera e acumulado nas câmaras da columela da parede do grão de pólen. Após a polinização, S_{PII} penetra na parede das células da papila e se liga ao SRK de maneira S-haplótipo específica. Esta ligação induz a autofosforilação de SRK, seguido de uma cascata de sinais que resulta na rejeição do pólen incompatível. O gene SLG não é essencial no reconhecimento e na rejeição, mas está localizado nas células da papila, potencializando a reação de autoincompatibilidade de alguns haplótipos S (Takayama e Isogai, 2005).

Quebra do controle da autoincompatibilidade

A quebra do controle da autoincompatibilidade tem sido atribuída a três causas: duplicação do loco S, mutações que causam a perda da atividade da S-RNase e mutações que não causam a perda da atividade da S-RNase (Stone, 2002). Em *Fabaceae*, *Onagraceae* e *Rosaceae* a perda de função parece ser simples, entretanto em *Solanaceae* as mutações são mais complexas e frequentemente associadas à duplicação de um alelo S, sugerindo algum ganho de função (Golz et al., 2000).

• Sistemas físicos: unissexualidade

Diclinia

De acordo com Richards (1997) são consideradas díclinas todas aquelas populações onde os membros não são regularmente hermafroditas (Figura 2.28). Inúmeras são as condições que afetam a distribuição dos sexos em uma população. Acredita-se que estas formas evoluíram para impedir ou reduzir a frequência de autofertilização que tem como consequência a endogamia e a exposição de alelos deletérios (maiores detalhes ver capítulo 1).

- **Plantas dióicas:** São plantas dióicas (Figura 2.29) aquelas que contêm os sexos distribuídos em plantas separadas, i.e. plantas femininas e plantas masculinas. Este mecanismo não é muito comum em angiospermas, pois apenas 4% se apresentam nesta forma (Figura 2.30). Este mecanismo inibe a completamente a autofertilização e promove cruzamento, entretanto ela parece ser ineficiente, pois apenas a metade dos ramos férteis de uma população produz sementes (Richards, 1997).
- **Plantas monóicas:** São plantas que contêm flores com sexos separados alocadas em diferentes estratos (Figura 2.29). Este mecanismo é encontrado na frequência de 7% em angiospermas (Figura 2.30). Supõe-se que este mecanismo tenha evoluído também para impedir a autofertilização, contudo ele não é muito eficiente uma vez que flores masculinas podem polinizar as flores femininas da mesma planta (gitonogamia; para detalhes ver capítulo 1).

Heterostilia ou Heteromorfia

São consideradas heterostílicas as populações de plantas que apresentam anteras e estigmas com duas ou três alturas diferentes (Figura 2.31). Este mecanismo também reduz a incidência da autofertilização.

• **Sistemas temporais**

Protandria

Este sistema temporal tem por função promover a alogamia mediante a maturação antecipada do pólen em relação ao estigma da mesma flor, tornando viável a fertilização de flores presentes em estratos diferentes da mesma planta ou outras plantas com estigma maduro.

Protoginia

A protoginia consiste na maturação antecipada do estigma em relação ao pólen, sendo obrigatoriamente polinizada pelo pólen de outros estratos da mesma planta ou de outras plantas.

2.3.4 Sistema da autogamia

Espécies autógamas são todas aquelas que possuem até 5% de cruzamento. Estas espécies apresentam comumente flores brancas, pequenas ou de cor pouco atrativa para os agentes polinizadores. Goodwillie *et al.* (2005) avaliaram 345 espécies e verificaram que esta condição é relativamente rara na natureza. Apenas 10% das espécies avaliadas mostraram esta forma de reprodução.

2.3.5 Sistema Misto

Todas as espécies que se reproduzem utilizando os sistemas sexuais alógamo e autógamo simultaneamente são consideradas como sendo espécies mistas. Estas espécies apresentam taxas de cruzamento que variam de 5 até 95% dependendo das condições ambientais e da frequência de polinizadores. Goodwillie *et al.* (2005) sugerem que esta forma de reprodução seja comum entre angiospermas e gimnospermas compreendendo, em média, 80% ou mais.

2.4 Bibliografia

- Albertini, E; Barcaccia, G; Porceddu, A; Sorbolini, S; Falcinelli, M. 2001a. Mode of reproduction is detected by Parth1 and Sex1 SCAR markers in a wide range of facultative apomictic Kentucky bluegrass varieties. **Molecular Breeding**, 7: 293-300.
- Albertini, E; Porceddu, A; Ferranti, F; Reale, L; Barcaccia, G; Romano, B; Falcinelli, M. 2001b. Apospory and parthenogenesis may be uncoupled in *Poa pratensis*: a cytological investigation. **Sexual Plant Reproduction**, 14: 213-217.
- Albertini E; Marconi G; Barcaccia G; Raggi L; Falcinelli M. 2004. Isolation of candidate genes for apomixis in *Poa pratensis* L. **Plant Molecular Biology**, 56(6):879-94.
- Alves, ER; Carneiro, VTC; Araújo, ACG. 2001. Direct evidence of pseudogamy in an apomictic *Brachiaria brizantha* (Poaceae). **Sexual Plant Reproduction**, 14 (4): 207-212.
- Appels, R; Morris, R; Gill, BK; May, CE. 1998. **Chromosome biology**. United States of America: Kluwer Academic Publishers. cap. 10 e 12.
- Araújo, ACG; Mukhambetzhonov, S; Pozzobon, MT; Santana, EF; Carneiro, VTC. 2000. Female gametophyte development in apomictic and sexual *Brachiaria brizantha* (Poaceae). **Revue de Cytologie et de Biologie Vegetales - Le Botaniste Tome**, XXIII: 13-28.
- Araújo, ACG; Falcão, R; Simões, KCR; Carneiro, VTC. 2004. Identificação de acessos de *Brachiaria* com interesse ao estudo da apomixia facultativa. **Boletim de Pesquisa e desenvolvimento**, 74. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília.
- Araujo ACG; Nóbrega JM; Pozzobon MT; Carneiro VTC. 2005. Evidence of sexuality in induced tetraploids of *Brachiaria brizantha* (Poaceae). **Euphytica**, 144: 39-50.
- Asker, S. 1980. Gametophytic apomixis: elements and genetic regulation. **Hereditas**, Lund, 93(2): 277-293.
- Asker, SE; Jeling, L. 1992. **Apomixis in Plants**. Boca Raton: CRC Press Inc, USA, Florida, 298p.
- Baumann, U; Juttner, J; Bian, X; Langridge, P. 2000. Self-incompatibility in the grasses. **Annals of Botany**, 85: 203-209.
- Blázquez, MA; Soowal, LN; Lee, I; Weigel, D. 1997. LEAFY expression and flower initiation in *Arabidopsis*. **Development**, 124: 3835-3844.
- Barcaccia G; Arzenton F; Sharbel TF; Varotto S; Parrini P; Lucchin M. 2006. Genetic diversity and reproductive biology in ecotypes of the facultative apomict *Hypericum perforatum* L. **Heredity**, 96(4):322-34.
- Bashaw, EC. 1980. Apomixis and its application in crop improvement. In: Fehr, WR; Hadley, HH. (Ed.). **Hybridization of crop plants**. Madison: American Society of Agronomy/Crop Science Society of America, p.45-63.
- Bicknell, R; Borst, NK; Koltunow, AM. 2000. Monogenic inheritance of apomixis in two *Hieracium* species with distinct developmental mechanisms. **Heredity**, 84: 228-237.
- Bicknell, RA; Koltunow, AM. 2004. Understanding apomixis: Recent advances and remaining conundrums. **Plant Cell**, 16 (Supplement: Plant Reproduction): S228-S245.
- Bicknell, R; Podivinsky, E; Catanach, A; Erasmuson, S; Lambie, S. 2001. Strategies for isolating mutants in *Hieracium* with dysfunctional apomixis. **Sexual Plant Reproduction**, 14: 227-232.
- Bonilla, JR; Quarin, CL. 1997. Diplosporous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus*. **Plant Science**, 127: 97-104.
- Bosch, M; Franklin-Tong, VE. 2008. Self-incompatibility in *Papaver*: signaling to trigger PCD in incompatible pollen. **Journal of Experimental Botany**, 59(3): 481-490.
- Brown, WV; Emery, WHP. 1958. Apomixis in the *Gramineae*: Panicoideae. **American Journal of Botany**, 45: 253-263.
- Burton, GW; Forbes, Ur. 1960. The genetics and manipulation of obligate apomixis in common Bahia grass (*Paspalum notatum* FLUGGE). In: INT. GRASSLAND CONGR., 8., Reading, England. Proceedings Reading. p. 66-71.

- Brown, AHD. 1978. Isozymes, plant population genetic structure and genetic conservation.. **Theoretical Applied Genetics**, 52: 145-157.
- Bueno, L C de S; Mendes, A N G; Carvalho, S P. 2006. **Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos** 2ª ed. Lavras: UFLA, 319p.
- Carman, JG. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. **Biological Journal-of-the-Linnean-Society**, 6.
- Carman, JG. 2001. The gene effect: Genome collision and apomixis. In: Savidan, Y; Carman, JG; Dresselhaus, T (eds). **The Flowering of Apomixis: From Mechanisms to Genetic Engineering**. CIMMYT, IRD, European Commission DG VI). Mexico, p. 95–110.
- Catanach, AS; Erasmuson, SK; Podivinsky, E; Jordan, BR; Bicknell, R. 2006. Deletion mapping of genetic regions associated with apomixis in Hieracium. **Proceedings of the National Academy of Science USA** (early edition): www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0605588103
- Cavalli, SS. 2003. Apomixia: um método de reprodução assexual. In. Freitas, LB de; Bered, F. **Genética e evolução vegetal**. p.41-55.
- Chaudhury, AM; Koltunow, A; Payne, T; Luo, M; Tucker, MR; Dennis, ES; Peacock, WJ. 2001. Control of early seed development. **Annual Review of Cell Development Biology**, 17: 677-699.
- Chen, L; Miyazaki, C; Kojima, A; Saito, A; Adachi, T. 1999. Isolation and characterisation of a gene expressed during early embryo sac development in an apomictic guinea grass (*Panicum maximum*). **Journal of Plant Physiology**, 154: 55-62.
- Czapik, R. 1994. How to detect apomixis in *Angiospermae*. Polish Bot. Stud. 8, 13-21.
- Coen, ES; Meyerowitz EM. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. **Nature**, 353:31-37.
- Curtis, MD; Grossniklaus, U. 2008. Molecular control of autonomous embryo and endosperm development. **Sexual Plant Reproduction**, 21: 79-88.
- Dornelas, MC. 2003. Desenvolvimento e diferenciação celular. In. Freitas, LB de; Bered, F. **Genética e evolução vegetal**. p.87-110.
- Dornelas, MC; Amaral, WAN; Rodriguez, APM. 2004. EgLFY, the Eucalyptus grandis homolog of the Arabidopsis gene LEAFY is expressed in reproductive and vegetative tissues. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, 16:105-114
- Dornelas, MC; Dornelas O. 2005. From leaf to flower: Revisiting Goethe's concepts on the "metamorphosis" of plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology** 17:335-343
- Dornelas, MC; Rodriguez, APM. 2005a. The rubber tree (*Hevea brasiliensis* Muell.Arg.) homologue of the LEAFY/FLORICAULA gene is preferentially expressed in both male and female floral meristems. **Journal of Experimental Botany**, 56:1965-1974.
- Dornelas, MC; Rodriguez, APM. 2005b. A FLORICAULA/LEAFY gene homolog is preferentially expressed in developing female cones of the tropical pine *Pinus caribaea* var. *caribaea*. **Genetics and Molecular Biology**, 28:299-307.
- Dornelas, MC; Rodriguez, APM. 2006. The tropical cedar tree (*Cedrela fissilis*, Meliaceae) homolog of the Arabidopsis LEAFY gene is expressed in reproductive tissues and can complement Arabidopsis leafy mutants. **Planta**, 223:306-314.
- Drews, GN; Yadegary, R. 2002. Development and function of the angiosperm female gametophyte. **Annual Review Genetics**, 36: 991-1024.
- Dusi, DMA; Willemse, MTM. 1999. Apomixis in *Brachiaria decumbens* Stapf.: gametophytic development and reproductive calendar **Acta Botanica Cracoviensia** (Series Botanica), 41: 151-162.
- Dusi, DMA. Apomixis in *Brachiaria decumbens* Stapf. University of Wageningen PhD thesis, 2001.
- Fryxel, P. 1957. Mode of reproduction of higher plants. **Botanical Review**, 23: 135-233.
- Estrada-Luna, AA; Huanca-Mamani, W; Acosta-Garcia, G; Leon-Martinez, G; Becerra-Flora, A; Pérez-Ruiz, R e Vielle-Calzada, J-Ph. 2002. Beyond promiscuity: from sexuality to apomixis in flow-

- ering plants. **In Vitro Cellular Development Biology – Plant**, 38: 146-151.
- Frohlich, MW; Parker, DS. 2000. The mostly male theory of flower evolutionary origins. **Systematic Botany**, 25:155-170.
- Goldberg, RB; Beals, TP; Sanders, PM. 1993. Anther development: basic principles and practical applications. **The Plant Cell**, 5:1217-1229.
- Golz, JF; Clarke, AE; Newbigin, E. 2000. Mutational approaches to the study of self-incompatibility: revisiting the pollen-part mutants. **Annals of Botany**, 85(Supplement A): 95-103.
- Goodwillie, C; Kalisz, S; Eckert, CG. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. **Annual Review Ecology, Evolution, and Systematic**, 36: 47-79.
- Grossniklaus, U; Spillane, C; Page, DR; Köhler, C. 2001. Genomic imprinting and seed development: Endosperm formation with and without sex. **Current Opinion of Plant Biology**, 4: 21–27.
- Grossniklaus, U; Vielle-Calzada, J-P; Hoepfner, M; Gagliano, W. 1998. Maternal control of embryogenesis by MEDEA, a Polycomb-group gene in *Arabidopsis*. **Science**, 280: 446–450.
- Hanna, WW; Bashaw, EC. 1987. Apomixis: Its identification and use in plant breeding. **Crop Science**, 27: 1136–1139.
- Hartmann, HD; Kester, DE. 1975. **Propagación de plantas: principios y prácticas**. 4ª ed. México: Compañía editorial continental, 809p.
- Huck, N; Moore, JM; Federer, M; Grossniklaus, U. 2003. The *Arabidopsis* mutant *feronia* disrupts the female gametophytic control of pollen tube reception. **Development**, 130: 2149-2159.
- Kao, T-H; McCubbin, AG. 1996. How flowering plants discriminate between self and non-self pollen to prevent inbreeding. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 93: 12059-12065.
- Kao, T-H; Tsukamoto, T. 2004. The molecular and genetic bases of S-RNase-based self-incompatibility. **The Plant Cell Preview**, www.aspb.org
www.plantcell.org/cgi/doi/10.1105/tpc.016154
- Karasawa, MMG. 2005. **Análise da estrutura genética de populações e sistema reprodutivo de *Oryza glumaepatula* por meio de microssatélites**. Piracicaba. 91p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- Karasawa, MMG; Oliveira, GCX; Veasey, EA; Vencovsky, R. 2006. **Evolução das plantas e de sua forma de reprodução**. Piracicaba: M.M.G.Karasawa, 86p.
- Karasawa, MMG. 2007a. Genética da reprodução assexuada. IN: Palestra para o Curso de Biologia – UESB
- Karasawa, MMG. 2007b. Genética da reprodução sexuada. IN: Palestra para o Curso de Biologia – UESB
- Kaushal, P; Malaviya, DR; Roy, AK; Pathak, Shalini; Agrawal, A; Ambica K; Siddiqui, SA. 2008. Reproductive pathways of seed development in apomictic guinea grass (*Panicum maximum* Jacq.) reveal uncoupling of apomixis components. **Euphytica** DOI10.1007/s10681-008-9650-4- 1573-5060 (Online).
- Khush, GS. 1994. Apomixis: exploiting hybrid vigor in rice. (Los Banos, Philippines, IRRI).
- Kinoshita, T; Yadegari, R; Harada, JJ; Goldberg, RB; Fischer, RL. 1999. Imprinting of the MEDEA Polycomb gene in the *Arabidopsis* endosperm. **Plant Cell**, 11: 1945–1952.
- Knox, RB. 1967. Apomixis: seasonal and population differences in grass. **Science**, 157:325-326.
- Koltunow, AM. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryo formed without meiosis or fertilization in ovules. **The Plant Cell**, 5: 1425-1437.
- Koltunow, AM. 1994. Apomixis – other pathways for reproductive development in angiosperms. In: Williams, EG; Clarke, AE; Knox, RB. **Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants**. p.486-512.
- Koltunow, AM; Johnson, SD; Bicknell, RA. 1998. Sexual and apomictic development in *Hieracium*. **Sexual Plant Reproduction**, 11: 213–230.

- Koltunow, AM; Johnson, SD; Bicknell, RA. 2000. Apomixis is not developmentally conserved in related, genetically characterized *Hieracium* plants of varying ploidy. **Sexual Plant Reproduction**, 12: 253–266.
- Koltunow, AM; Grossniklaus, U. 2003. Apomixis: a developmental perspective. **Annual Review of Plant Biology**, 54:547-574.
- Lakshmanan, KK; Ambegaokar, KB. 1984. Polyembryony. In: Johri, BM. (ed). **Embryology of Angiosperms**. Heidelberg: Springer-Verlag, Berlin. p. 445-474.
- Leblanc, O; Peel, MD; Carman, JG; Savidan, Y. 1995a. Megasporogenesis and mega-gametogenesis in several *Tripsacum* species (Poaceae). **American Journal Botany**, 82: 57-63.
- Leblanc, O; Grimanelli, D; González-de-León, D; Savidan, Y. 1995b. Detection of the apomictic mode of reproduction in maize-*Tripsacum* hybrids using maize RFLP markers. **Theoretical and Applied Genetics**, 90: 1198-1203.
- Luo, M; Bilodeau, P; Koltunow, AM; Dennis, ES; Peacock, WJ; Chaudhury, AM. 1999. Genes controlling fertilization-independent seed development in *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 96: 296–301.
- Luo, M; Bilodeau, P; Dennis, ES; Peacock, WJ; Chaudhury, AM. 2000. Expression and parent-of-origin effects for FIS2, MEA, and FIE in the endosperm and embryo of developing *Arabidopsis* seeds. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 97: 10637–10642.
- Lutts, S; Ndikumana, J; Louant, BP. 1984. Male and female sporogenesis and gametogenesis in apomitic *Brachiaria brizantha*, *Brachiaria decumbens* and F1 hybrids with sexual colchicine induced tetraploid *Brachiaria ruziziensis*. **Euphytica**, 7819-25.
- Ma, H. 1998. To be, or not to be, a flower - control of floral meristem identity. **Trends in Genetics**, 14:26-32.
- Ma, H. 2005. Molecular genetic analyses of microsporogênese and microgametogênese in flowering plants. **Annual Review of Plant Biology**, 56: 303-434.
- Martínez, EJH; Hopp, E; Stein, J; Ortiz, JPA; Quarin, CL. 2003. Genetic characterization of apospory in tetraploid *Paspalum notatum* based on the identification of linked molecular markers. **Molecular Breeding**, 12(4): 319-327.
- Martínez, EJ; Acuña CA; Hojsgaard DH; Tcach MA; Quarin CL. 2007. Segregation for Sexual Seed Production in *Paspalum* as Directed by Male Gametes of Apomictic Triploid Plants. **Annual Botany, (Lond)**, 100 (6): 1239-1247, nov.
- Matzk, F; Meister, A; Brutovska, R; Schubert, I. 2001. Reconstruction of reproductive diversity in *Hypericum perforatum* L. opens novel strategies to manage apomixis. **Plant Journal**, 26: 275-282.
- Matzk, F; Prodanovic, S; Bäumllein, H; Schubert, I. 2005. The Inheritance of apomixis in *Poa pratensis* confirms a five locus model with differences in gene expressivity and penetrance. **Plant Cell**, 17(1):13-24.
- Maynard Smith, J. 1971. The origin and maintenance of sex, In **group selection**. Chicago: Aldine Atherton, p.163-175.
- Mandel, MA; Gustafson-Brown, C; Savidge, B; Yanofsky, MF. 1992. Molecular characterization of the *Arabidopsis* floral homeotic gene APETALA1. **Nature**, 360, 273-277.
- Maunseth, 1995. Botany – an Introduction to Plant Biology
- Mellerowicz, EJ; Horgan, K; Walden, A; Coker, A; Walter, C. 1998. PRFL1, a *Pinus radiata* homologue of FLORICAULA and LEAFY is expressed in buds containing vegetative shoot and undifferentiated male cone primordia. **Planta**, 206:619-629.
- Meyerowitz, EM; Bowman, JL; Brockman, LL; Drews, GL; Jack, T; Sieburth, LE; Weigel, D. 1991. A genetic and molecular model for flower development in *Arabidopsis thaliana*. **Development**, 112 (Suppl.): 157-169.
- Mouradov, A; Glassick, T; Hamdorf, B; Murphy, L; Fowler, B; Marla, S; Teasdale, RD. 1998. NEEDLY, a *Pinus radiata* ortholog of FLORICAULA/LEAFY genes, expressed in both reproductive and vegetative meristems. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 95: 6537.6542.

- Newbiggin, ED; Anderson, MA; Clarke, AE. 1994. Gametophytic self-incompatibility in *Nicotiana glauca*. In: Williams, EG; Clarke, AE; Knox, RB. **Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants**. 2ª ed. Netherlands: Kluwer Academic Publishers. p. 5-18
- Nogler, GA. 1984. Gametophytic apomixis. In: Johri, BM (ed). **Embriology of Angiosperms**. Springer-Verlag, Berlin, p. 475-518.
- Noyes, RD; Baker, R; Mai, B. 2007. Mendelian segregation for two-factor apomixis in *Erigeron annuus* (Asteraceae). **Heredity**, 98: 92-98.
- Oliveira, GCX. 2005. Genética dos sistemas reprodutivos. In. 52º Congresso Brasileiro de Genética. (minicurso)
- Ozias-Akins, P; Roche, D; Hanna, WW. 1998. Tight clustering and hemizyosity of apomixis-linked molecular markers in *Pennisetum squamulatum* implies genetic control of apospory by a divergent locus that may have no allelic form in sexual genotypes. **Proceedings of the National Academy of Science USA**, 95: 5127-5132.
- Ozias-Akins P; van Dijk PJ. 2007. Mendelian genetics of apomixis in plants. **Annual Review Genetics**:509-37.
- Peña, L; Martín-Trillo, M; Juárez, J; Piña, JA; Navarro, L; Martínez-Zapater, JM. 2001. Constitutive expression of Arabidopsis LEAFY or APETALA1 genes in citrus reduces their generation time. **Nature Biotechnology**, 19:215-216.
- Porceddu, A; Albertini, E; Barcaccia, G; Marconi G; Bertoli, F; Veronesi F. 2002. Linkage mapping in apomictic and sexual Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) genotypes using a two way pseudotestcross strategy based on AFLP and SAMPL markers. **Theoretical and Applied Genetics**, 104:273-280.
- Punwani, JA; Drews, GM. 2008. Development and function of synergid cell. **Sexual Plant Reproduction**, 21:7-15
- Pupilli, F; Labombarda, P; Caceres, ME; Quarin, QL; Arcioni, S. 2001. The chromosome segment related to apomixis in *Paspalum simplex* is homoeologous to the telomeric region of the long arm of rice chromosome 12. **Molecular Breeding**, 8(1): 53-61.
- Pupilli, F; Martinez, EJ; Busti, A; Calderini, O; Quarin, CL; Arcioni, S. 2004. Comparative mapping reveals partial conservation of synteny at the apomixis locus in *Paspalum* spp. **Mol Genet Genomics**, 270(6):539-48.
- Ramalho, MAP; Santos, JB dos; Pinto, CABP. 2004. **Genética na agropecuária** 3 ed. Lavras: UFLA, 472p.
- Raven, PH; Evert, RF; Eichhorn, SE. 2007. **Biologia vegetal** 7 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 830p.
- Richards, AJ. 1997. **Plant breeding systems**. 2a. ed. Cambridge: Chapman & Hall. 529p..
- Richards AJ. 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. **Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci**, 358(1434):1085-93. (Jun 29).
- Roche, D; Cong, P; Chen, Z; Hanna, WW; Gustine, DL; Sherwood, RT; Ozias-Akins, P. 1999. An apospory-specific genomic region is conserved between buffelgrass (*Cenchrus ciliaris* L.) and *Pennisetum squamulatum* Fresen. **Plant Journal**, 19: 203-208.
- Rodrigues, JCM; Cabral, GB; Dusi, DMA; Mello, LV; Ridgen, D. Carneiro, VTC. 2003. Identification of differentially expressed cDNA sequences in ovaries of sexual and apomictic plants of *Brachiaria brizantha*. **Plant Molecular Biology**, 53: 745-757.
- Rodrigues JCM; Koltunow, AMG. 2005. Epigenetic aspects of sexual and asexual seed development. **Acta Biologica Cracoviensis** (Series Botanica), 47: 37-49.
- Savidan Y. 1989. Another working hypothesis for the control of parthenogenesis in *Panicum*. **Apomixis Newsletter**, 1:47-51.
- Savidan, Y. 2000. Apomixis: Genetics and Breeding. **Plant Breeding Reviews**, 18: 13-86.

- Savidan, Y. 2001. Transfer of apomixis through wide crosses. In: Savidan, Y; Carman, JG; Dresselhaus, T. (eds). **The flowering of apomixis: from mechanisms to genetic engineering**. CIMMYT, IRD, European Commission DG VI (FAIR), Mexico, DF. p. 153-167.
- Schifino-Wittmann, MT; Dall'Angol, M. 2002. Auto-incompatibilidade em plantas **Ciência Rural**, 32 (6): 1083-1090.
- Sharbel, TF; Mitchell-Olds, T. 2001. Recurrent polyploid origins and biogeographical variation in the *Arabis holboellii* complex (*Brassicaceae*). **Heredity**, 87: 59-68.
- Spillane, C; MacDougall, C; Stock, C; Köhler, C; Vielle-Calzada, J-P; Nunes, SM; Grossniklaus, U; Goodrich, J. 2000. Interaction of the Arabidopsis Polycomb group proteins FERTILIZATION-INDEPENDENT ENDOSPERM and MEDEA mediates their common phenotypes. **Current Biology**, 10: 1535-1538.
- Stein, J; Pessino, SC; Martínez, EJ; Rodriguez, MP; Siena, LA; Quarin, CL; Ortiz, JPA. 2003. A genetic map of tetraploid *Paspalum notatum* Flügge (bahiagrass) based on single-dose molecular markers. **Molecular Breeding**; 20(2): 153-166.
- Stone, J.L. 2002. Molecular mechanisms underlying the breakdown of gametophytic self-incompatibility. **The Quarterly Review of Biology**, 77(1): 17-32.
- Takayama, S; Isogai, A. 2005. Self-Incompatibility in Plants. **Annual Review of Plant Biology**, 56: 467-489.
- Tucker, MR; Araújo, ACG; Paech, N; Hecht, V; Schmidt, EDL; Rossel, J-B; De Vries, SC; Koltunow, AMG. 2003. Sexual and apomictic reproduction in *Hieracium* subgenus *Pilosella* are closely inter-related developmental pathways. **Plant Cell**, 15: 1524-1537.
- Valle, CBd; Glienke, C; Leguisamon, GOC. 1994. Inheritance of apomixis in *Brachiaria* a tropical forage grass. **Apomixis Newsletter**, 7: 42-43.
- Valle, CBd; Savidan, Y; Genetics, Cytogenetics, and Reproductive Biology of *Brachiaria*. In: Miles, JW; Maass, BL; Valle, CB do (eds). **Brachiaria: Biology, Agronomy, and Improvement**. Centro Internacional de Agricultura Tropical - CIAT/Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - EMBRAPA. CIAT Publication Nº 259. pp-147-163. 1996.
- Vielle-Calzada, J-P; Thomas, J; Spillane, C; Coluccio, A; Hoepfner, MA; Grossniklaus, U. 1999. Maintenance of genomic imprinting at the *Arabidopsis* MEDEA locus requires zygotical DDM1 activity. **Genes Development**, 13: 2971-2982.
- Weigel, D. 1998. Floral induction to floral shape. **Curr Opin Plant Biol**, 1:55-59.
- Yadegari, R; Kinoshita, T; Lotan, O; Cohen, G; Katz, A; Choi, Y; Katz, A; Nakashima, K; Harada, JJ; Goldberg, RB; Fischer, RL; Ohad, N. 2000. Mutations in the FIE and MEA genes that encode interacting polycomb proteins cause parent-of-origin effects on seed development by distinct mechanisms. **Molecular Breeding**; 20(2): 153-166.
- Yeung, EC; Meinke, DW. 1993. Embryogenesis in angiosperms: development of the suspensor. **The Plant Cell**, 5: 1371-1381.
- Zanettini, MHB. 2003. Sistemas de incompatibilidade. In: Freitas, L. B.; Bered, F. (Ed) **Genética e evolução vegetal** Porto Alegre: Editora da UFRGS, 463p.
- Zanettini, MHB; Lauxen, M da S. 2003. Reprodução nas angiospermas. In. Freitas, LB de; Bered, F. **Genética e evolução vegetal**. p.29-40.
- Záveský, L; Jarolímová,V; Štěpánek, J. 2007. Apomixis in *Taraxacum paludosum* (section *Palustria*, *Asteraceae*): Recombinations of apomixis elements in inter-sectional crosses. **Plant Systematics and Evolution**, 265 (3-4): 147-163.

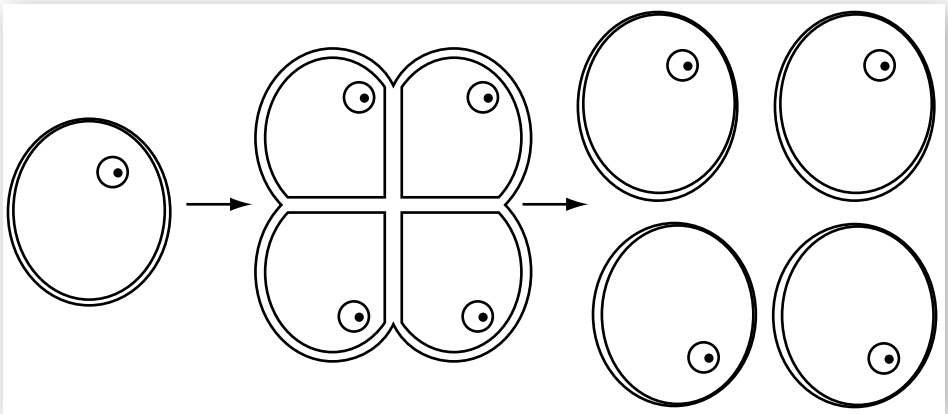


Figura 1.1. Representação esquemática da divisão por mitose em uma alga unicelular (Karasawa *et al.*, 2006).

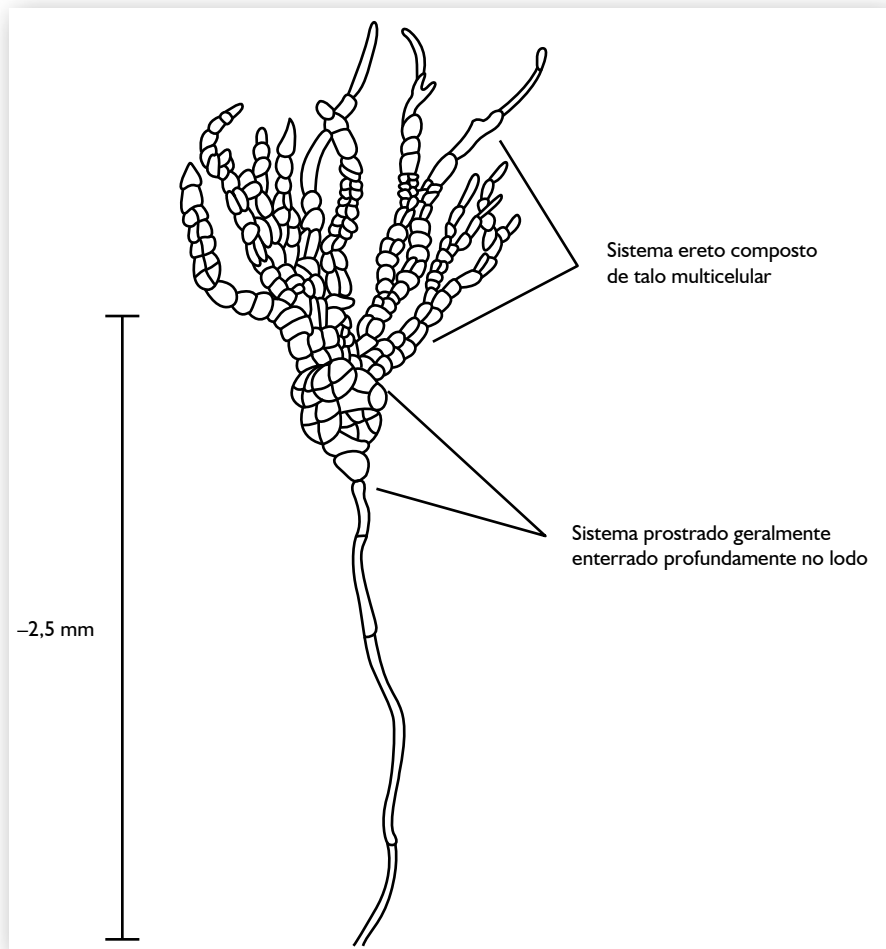


Figura 1.2. Esquema do provável ancestral das plantas terrestres (Karasawa *et al.*, 2006).

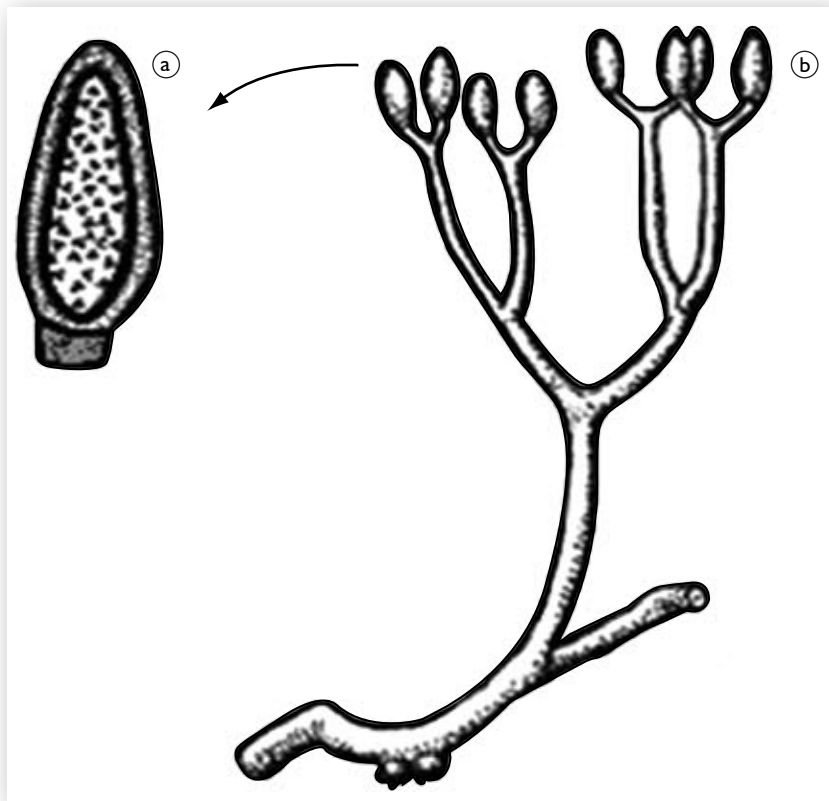


Figura 1.3. Esquema mostrando a seção longitudinal do esporângio (a) e morfologia (b) de uma *Cooksonia* (Karasawa *et al.*, 2006).

FIGURAS CAPÍTULO 1

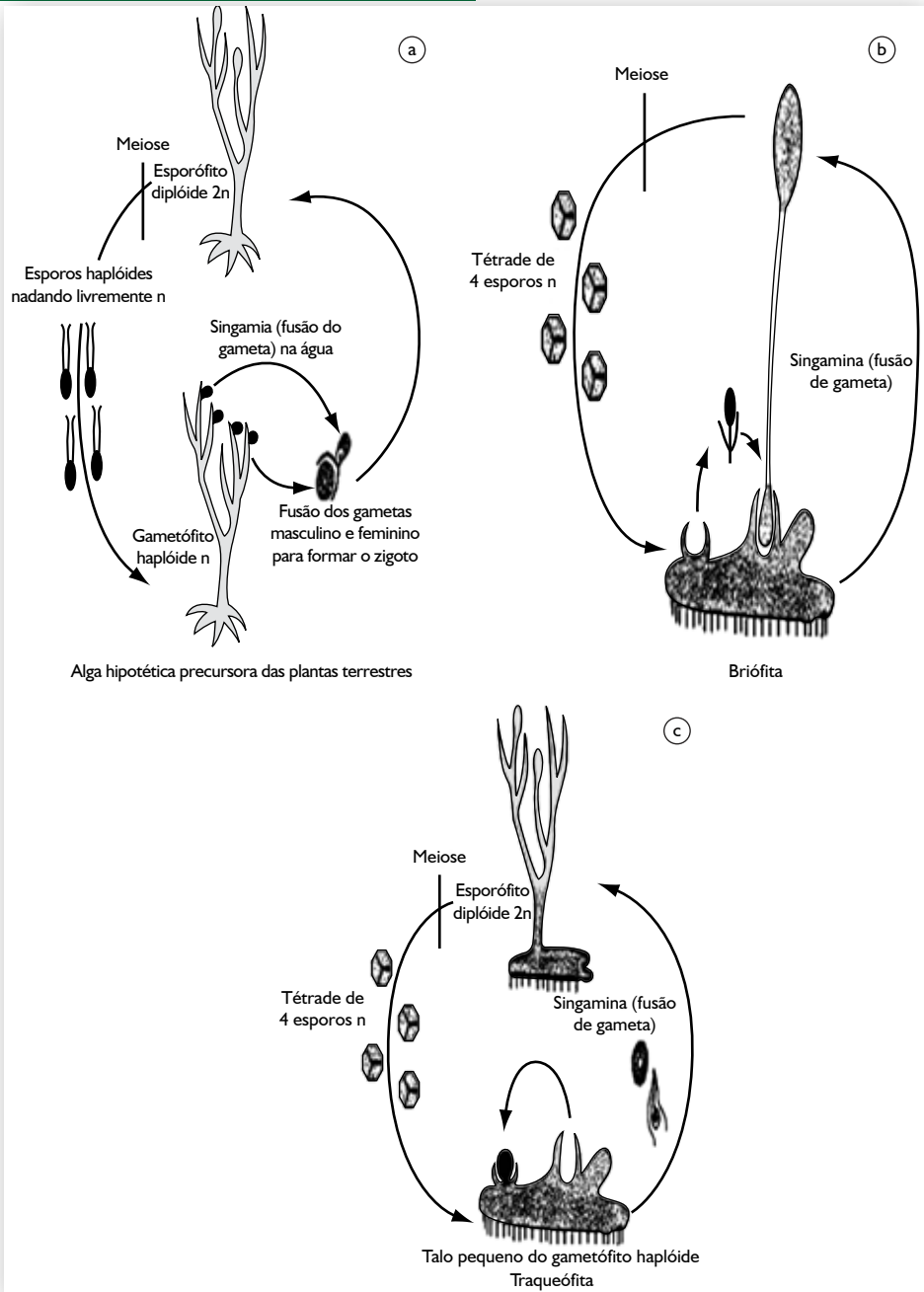


Figura 1.4. a) Diagrama simplificado mostrando alternância na geração das fases gametofítica e esporofítica em algas (Karasawa *et al.*, 2006). b) e c) Ciclo de vida das plantas com: (b) geração gametofítica amplificada e (c) geração esporofítica amplificada algas (Karasawa *et al.*, 2006).

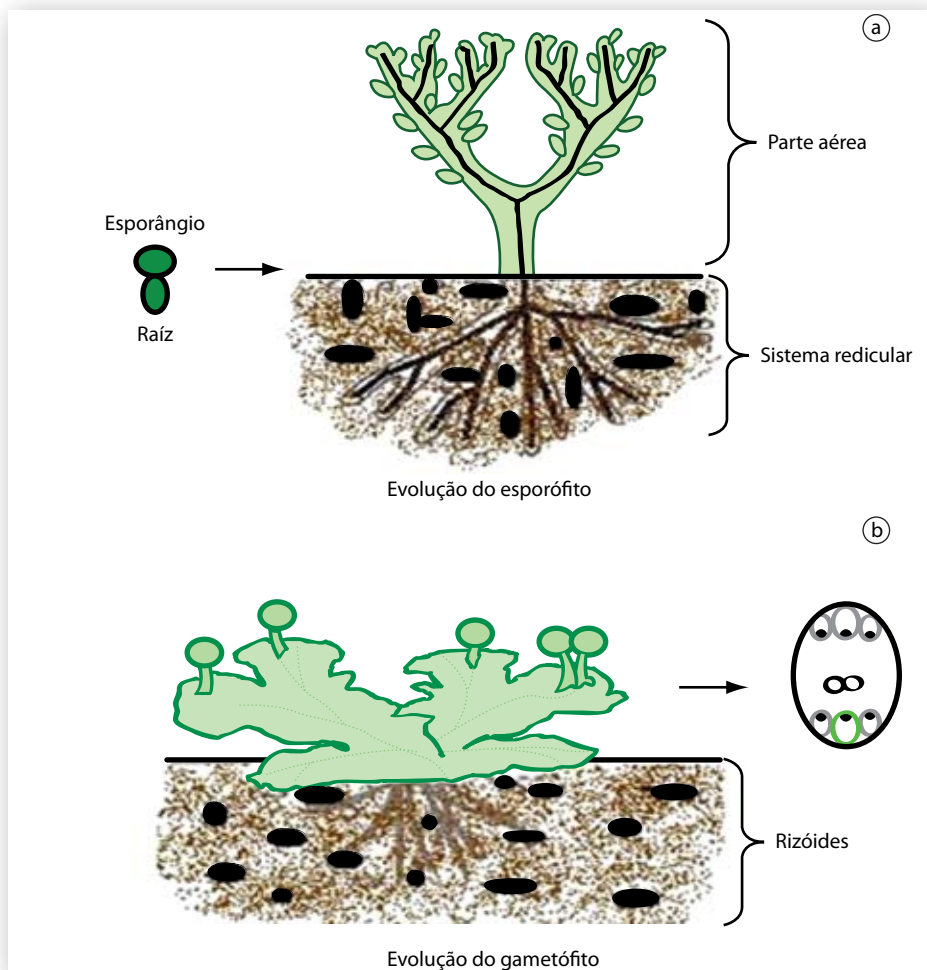


Figura 1.5. Evolução do gametófito e esporófito (Graham *et al.*, 2000, modificado por Karasawa).

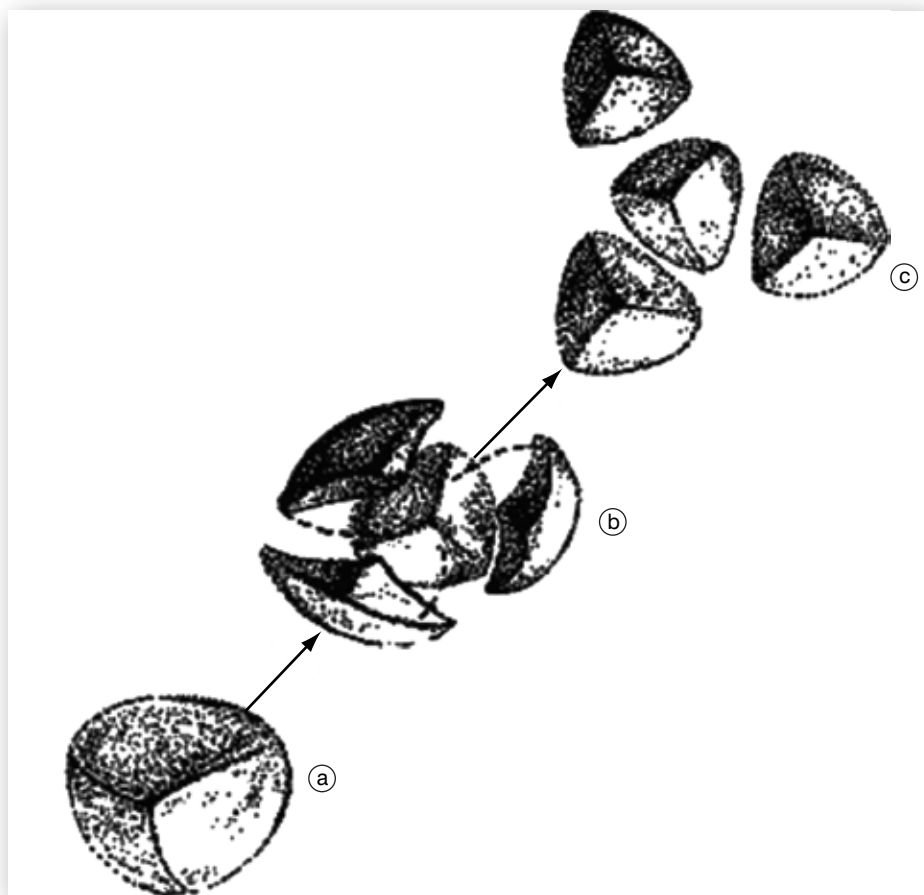


Figura 1.6. Esporos com arranjo em tetraedro (a); composição do tetraedro de esporos (b e c) e esporos isolados com distinta forma de trilete (Karasawa *et al.*, 2006).

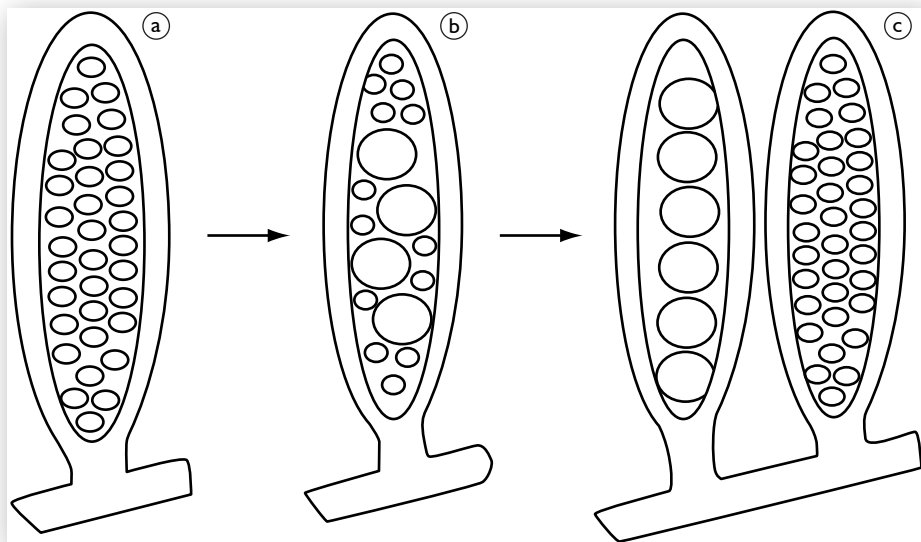


Figura 1.7. Esporângios contendo homosporos (a) e esporângios com homosporos e heterosporos (b e c) (Karasawa *et al.*, 2006).

FIGURAS CAPÍTULO 1

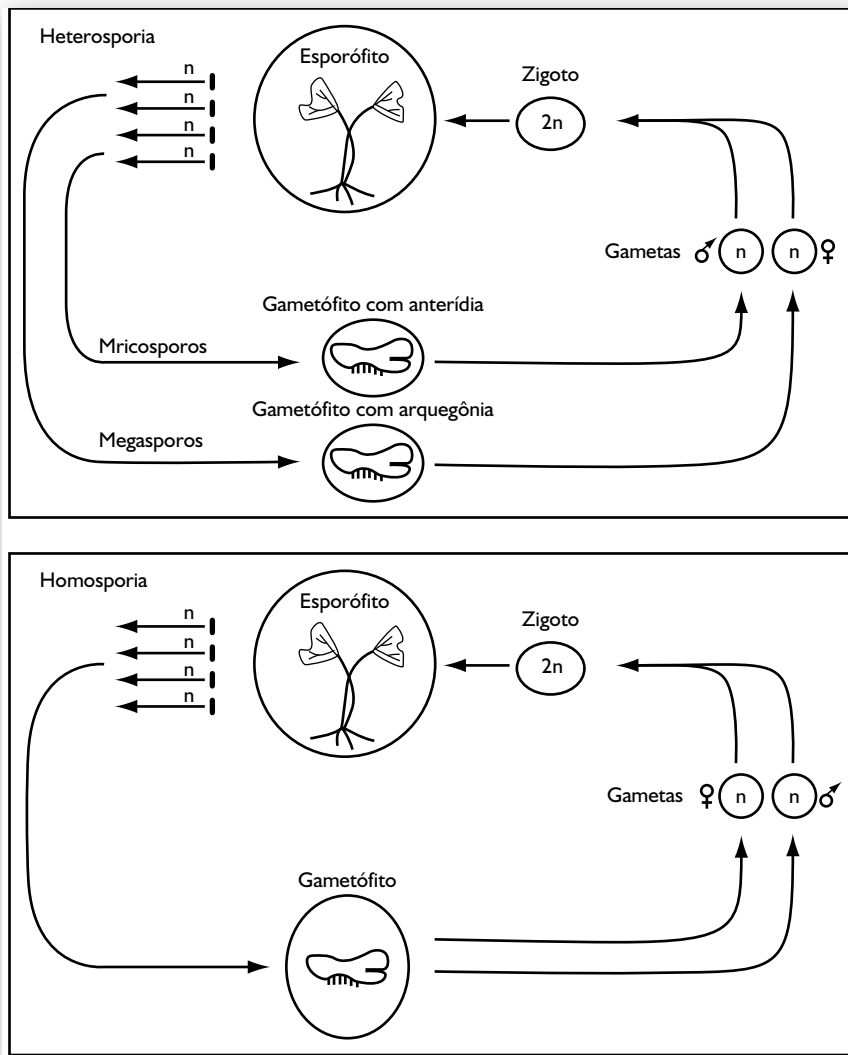


Figura 1.8. Esquema representando a transição da homosporia para a heterosporia nas plantas vasculares (Karasawa *et al.*, 2006).

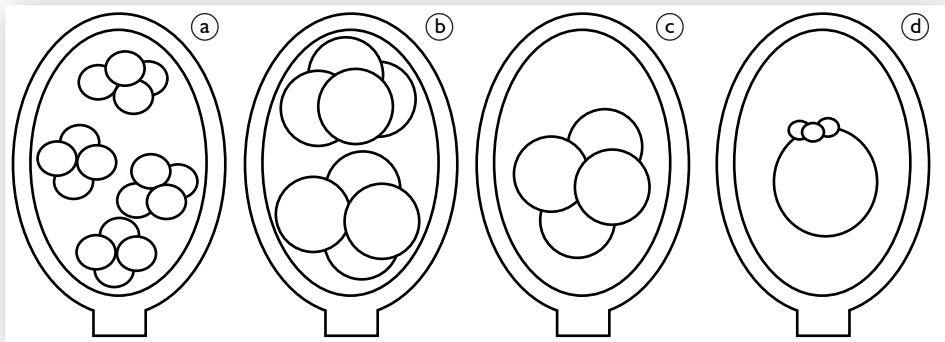


Figura 1.9. Esquema que ilustra a degeneração dos megasporos indicando a provável formação do megásporo no megasporângio (Karasawa *et al.*, 2006).

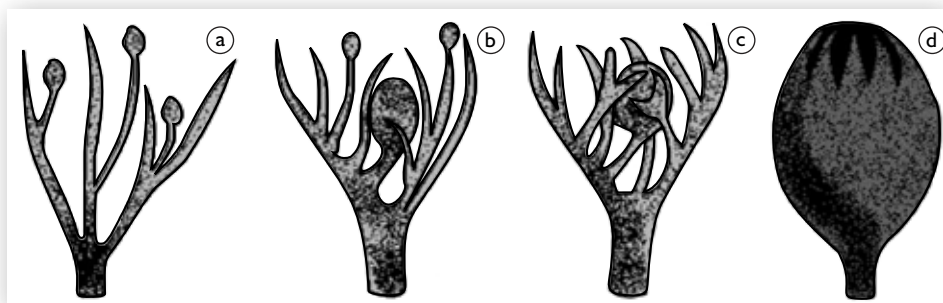


Figura 1.10. Estágios na evolução da proteção do megasporo a partir das folhas estéreis presentes nas proximidades (Karasawa *et al.*, 2006).

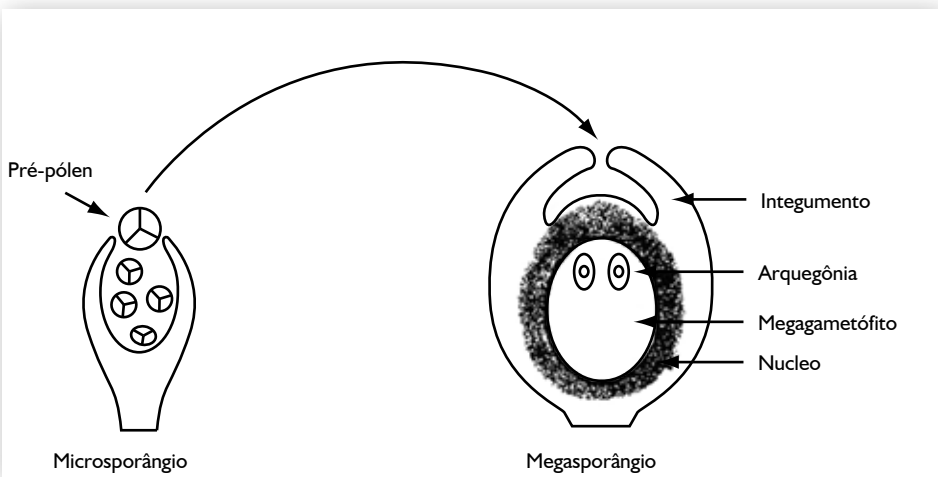


Figura 1.11. Esquema que ilustra a provável forma de polinização utilizada pelo pré-pólen para atingir o pré-óvulo (Karasawa *et al.*, 2006).

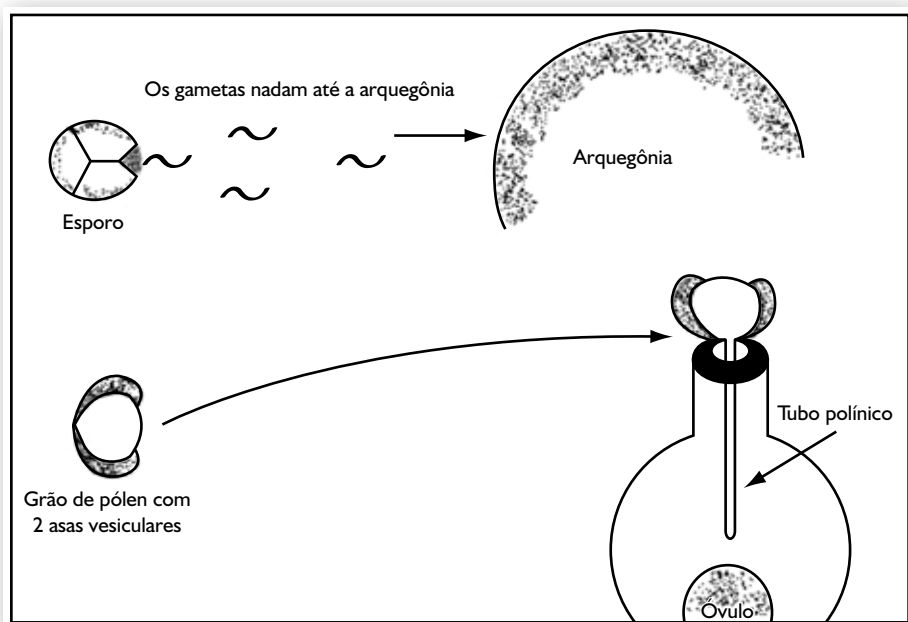


Figura 1.12. Esquema demonstrando diferença na liberação dos gametas do esporo e do grão de pólen (Karasawa *et al.*, 2006).

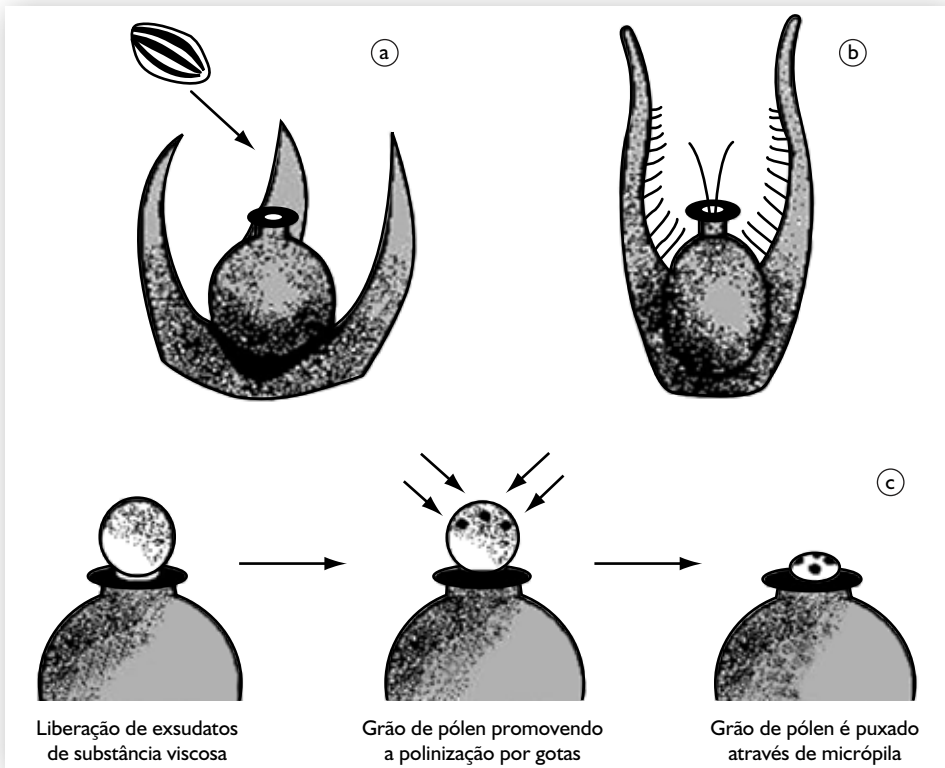


Figura 1.13. Mecanismos de recepção do grão de pólen existentes nos fósseis. (a) Presença de lobos, (b) franjas internas e externas, e (c) polinização por gotas (Karasawa *et al.*, 2006).

FIGURAS CAPÍTULO 1

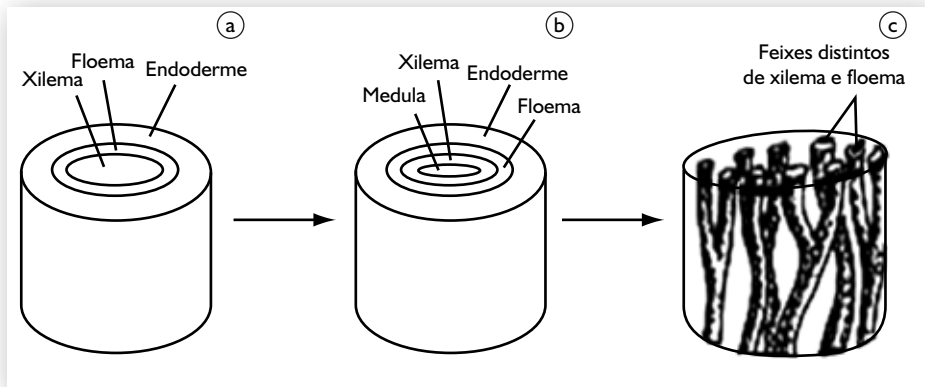


Figura 1.14. Diferenças morfológicas entre fósseis dos primeiros tipos de estelos. (a) protostelo: plantas vasculares ~ 420 Ma; (b) sifonostelo: fósseis de ~ 395 Ma; (c) eustelo: fósseis de ~380 Ma (Karasawa *et al.*, 2006).

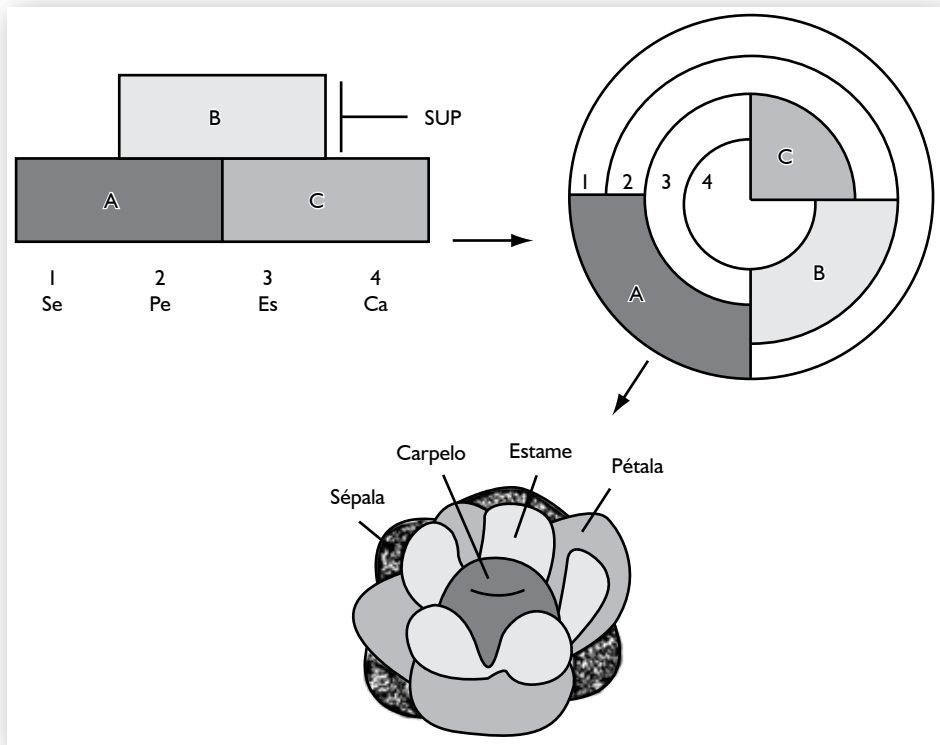


Figura 1.15. Esquema dos fatores que atuam na diferenciação do meristema vegetativo em sistema reprodutivo na planta (Karasawa *et al.*, 2006).

FIGURAS CAPÍTULO 1

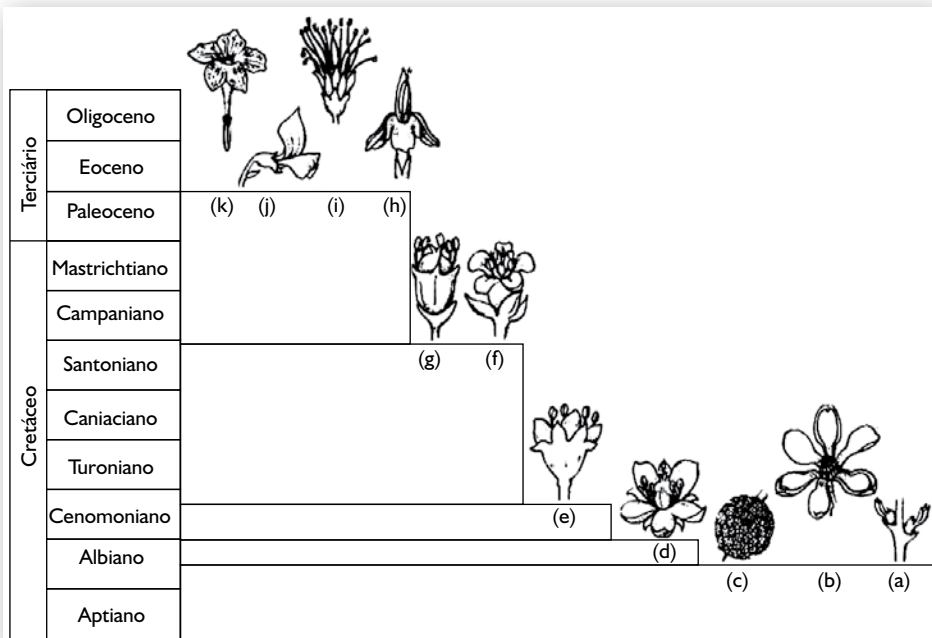


Figura 1.16. Evolução dos tipos de flores. (a) pequenas com poucas partes, (b) acíclicas e hemicíclicas, (c) monoclamídeas e unissexuais, (d) cíclicas, heteroclamídeas e actinomorfas, (e) epíginas e heteroclamídeas, (f) simpétalas, (g) epíginas e monoclamídeas, (h) zigomorfas, (i) forma de escova, (j) família papilionácea, (k) corola em forma de tubo (Karasawa *et al.*, 2006).

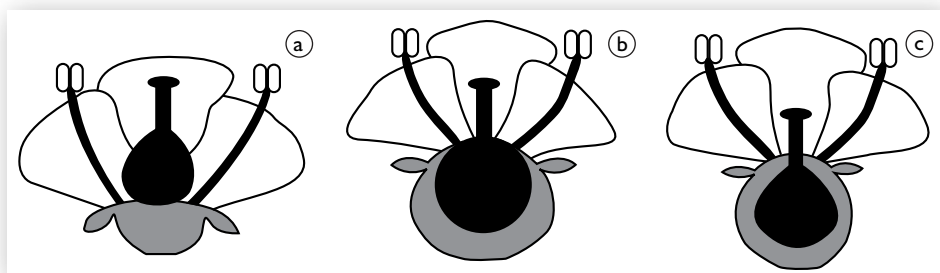


Figura 1.17. Tipos de inflorescência quanto à posição do ovário: (a) hipógina; (b) perígina; (c) epígina (Karasawa *et al.*, 2006).

FIGURAS CAPÍTULO 1

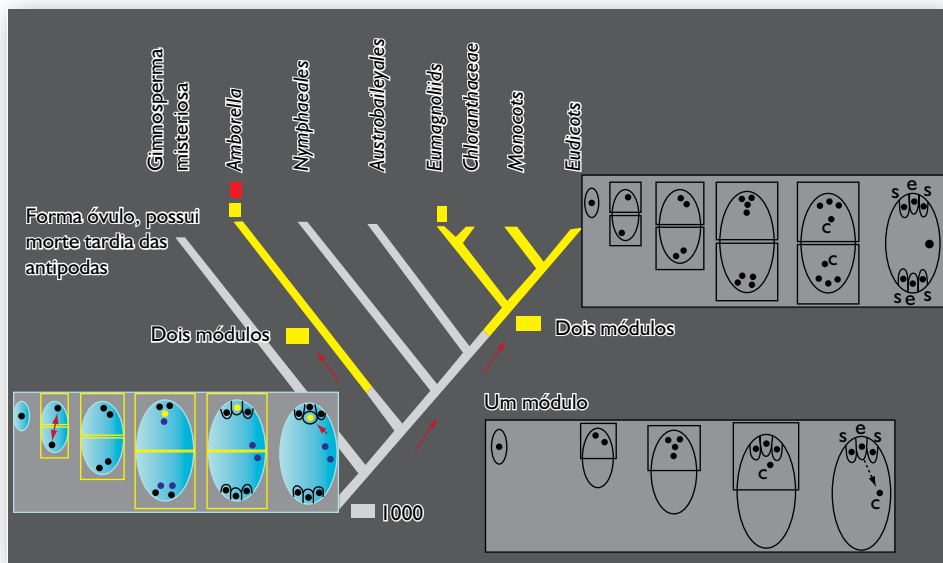


Figura 1.18. Evolução modular do gametófito feminino (Williams & Friedman, 2004, modificado por Karasawa).

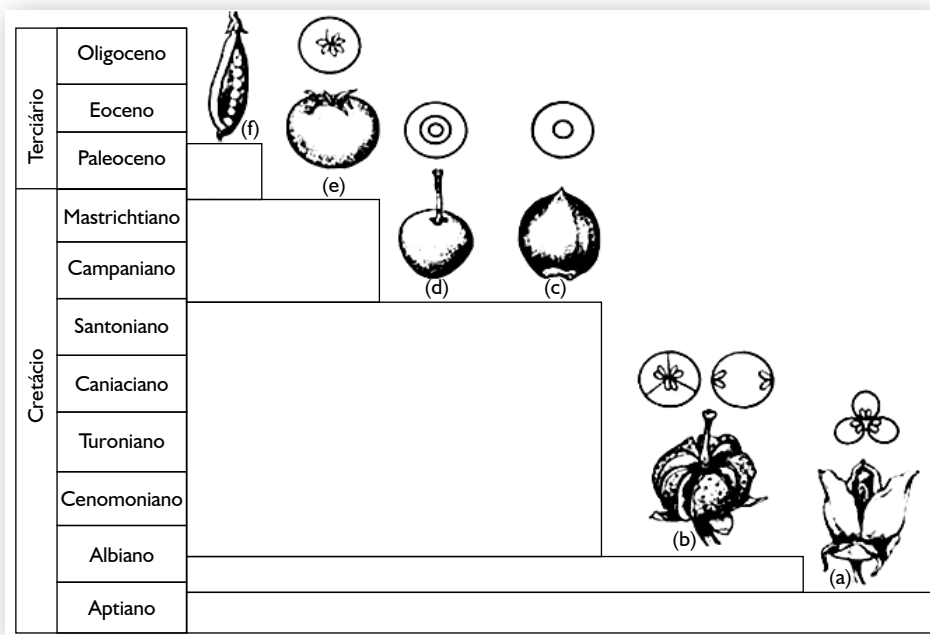


Figura 1.19. Evolução dos tipos de frutos: (a) folículos e nozes de ovários apocárpicos; (b) cápsulas; (c) nozes; (d) drupas; (e) bagas; (f) vagens. (b – f: ovários sincárpicos) (Karasawa *et al.*, 2006).

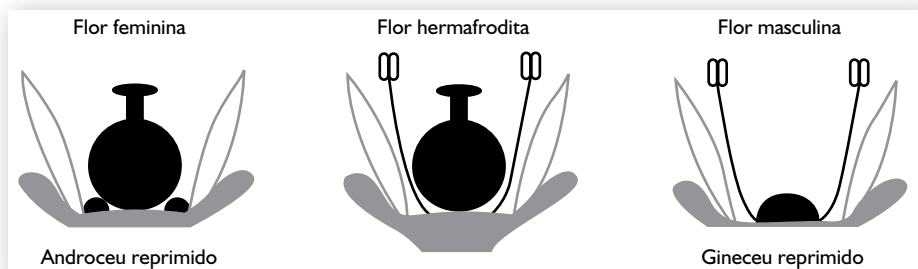


Figura 1.20. Tipos de flores encontrados em angiospermas: feminina (esquerda), hermafrodita (centro) e masculina (direita) (Karasawa *et al.*, 2006).

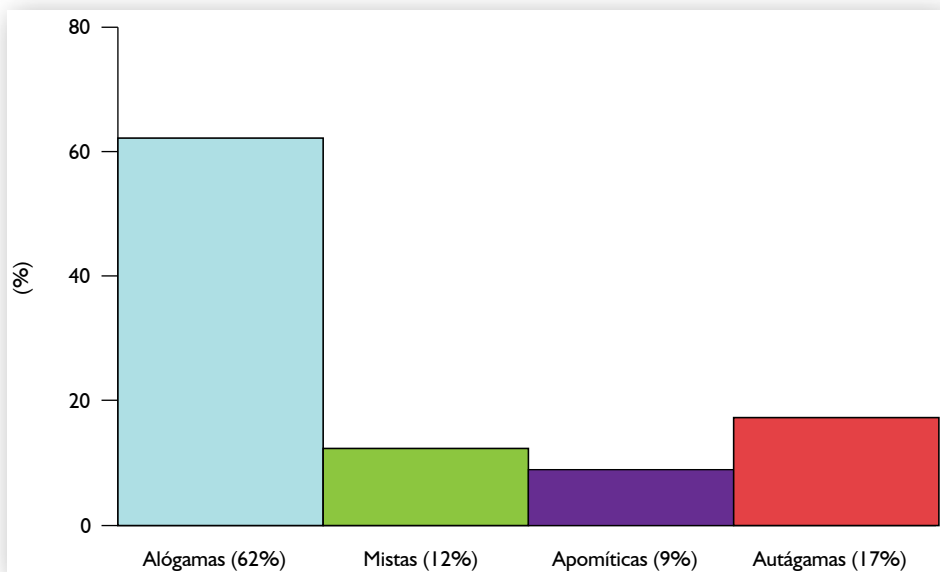


Figura 1.21. Frequência das estratégias reprodutivas presentes nas angiospermas (Karasawa, 2005).

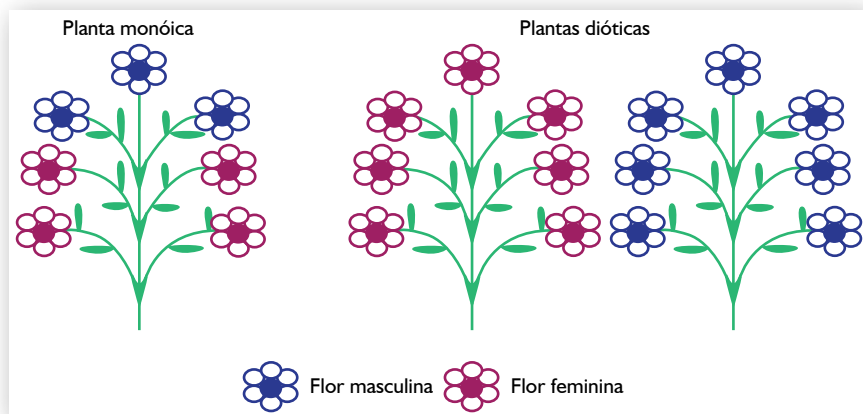


Figura 1.22. Tipos de plantas encontrados em angiospermas, monóicas e dióicas (Karasawa *et al.*, 2006).

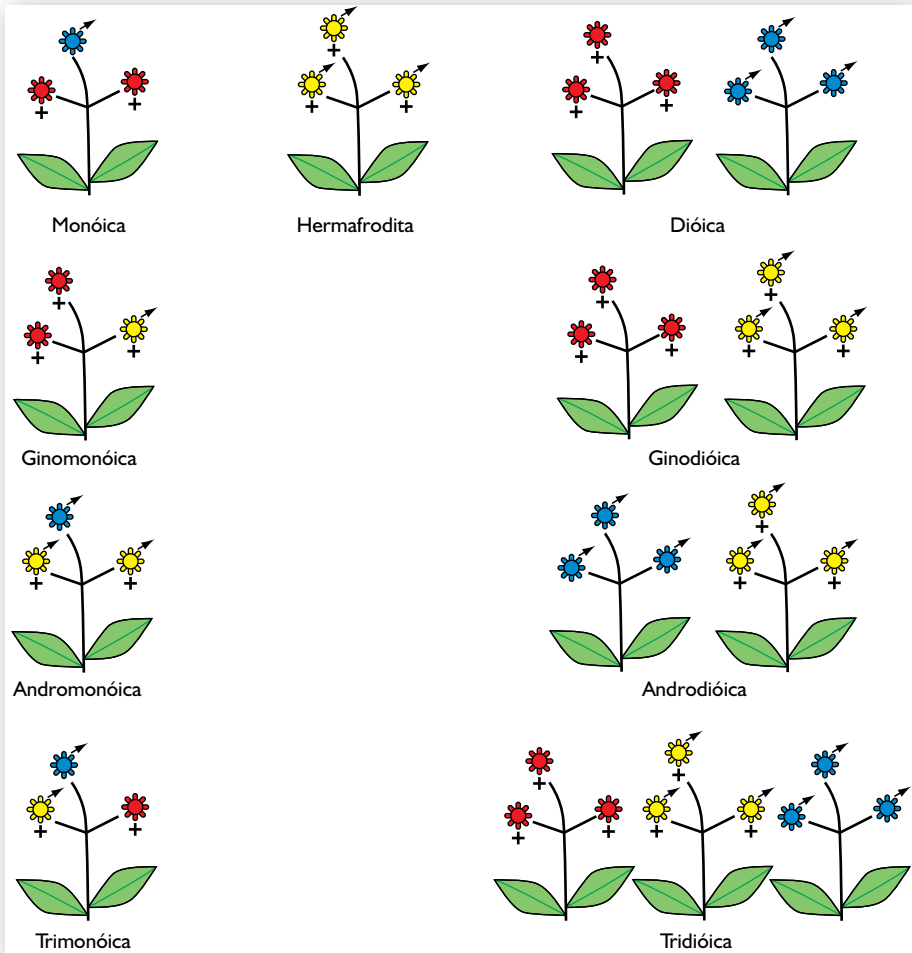


Figura 1.23. Estratégias reprodutivas adotadas pelas angiospermas (Karasawa, 2005).

FIGURAS CAPÍTULO 1

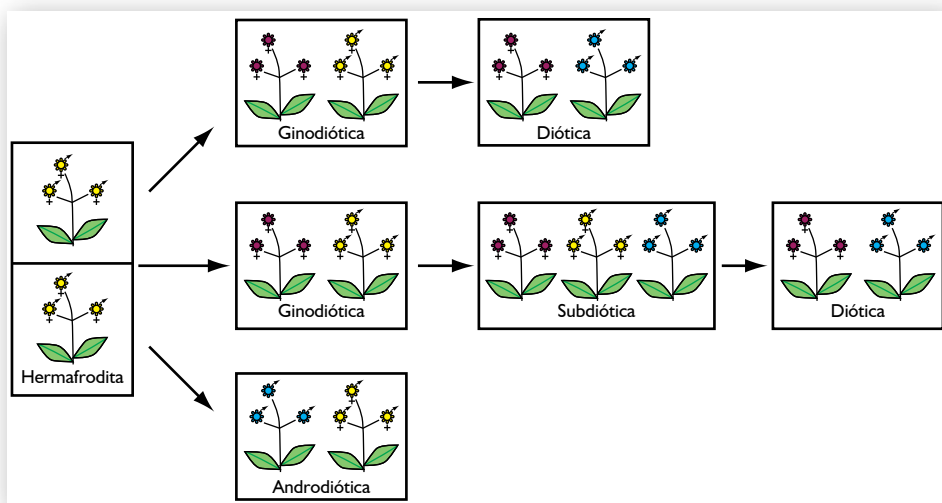


Figura 1.24. Evolução da dioicéia em plantas hermafroditas (Karasawa, 2003).

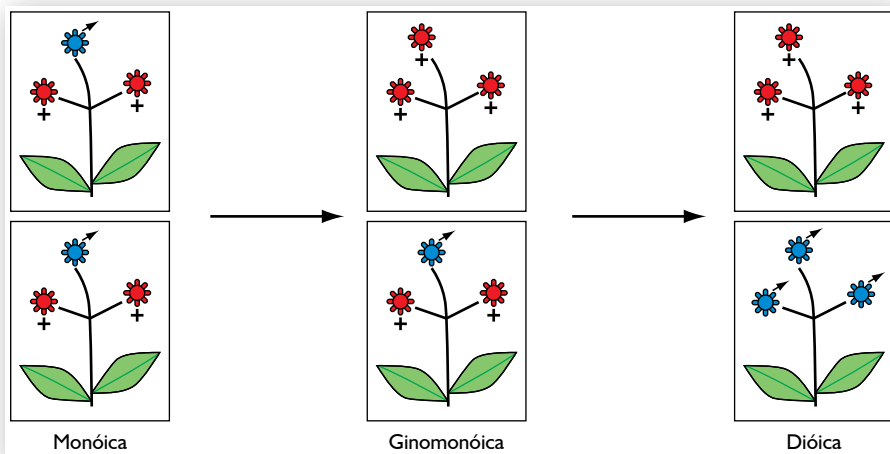


Figura 1.25. Evolução da dioicia em populações de plantas monóicas (Karasawa, 2003).

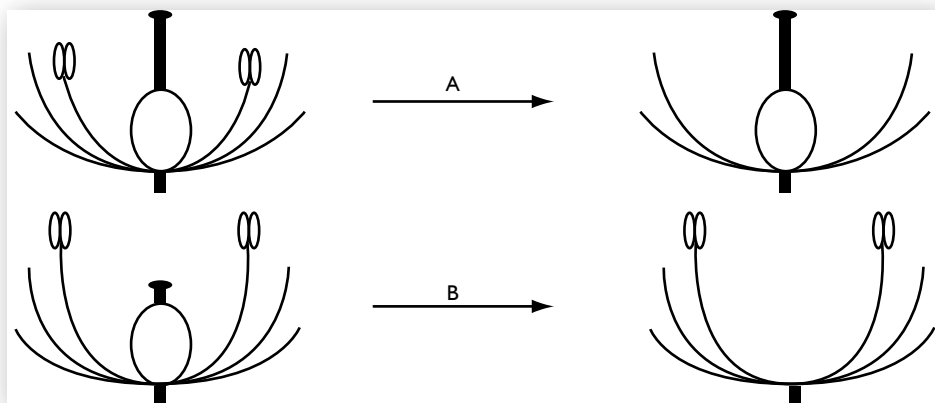


Figura 1.26. Evolução da dioecia em plantas com heterostilia (Karasawa *et al.*, 2006).

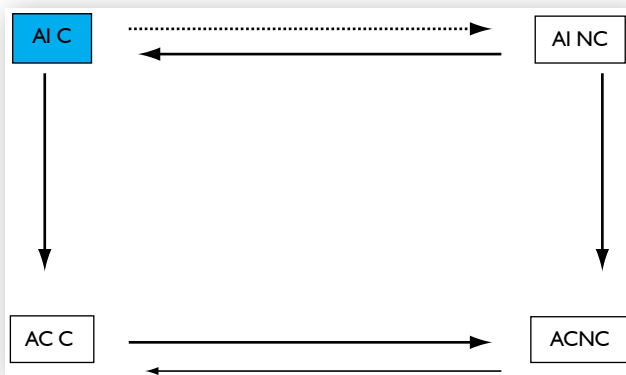


Figura 1.27. Evolução do sistema de autocompatibilidade a partir do ancestral autoincompatível (Vallejo Marín e O'Brien, 2007, modificado por Karasawa).

FIGURAS CAPÍTULO 1

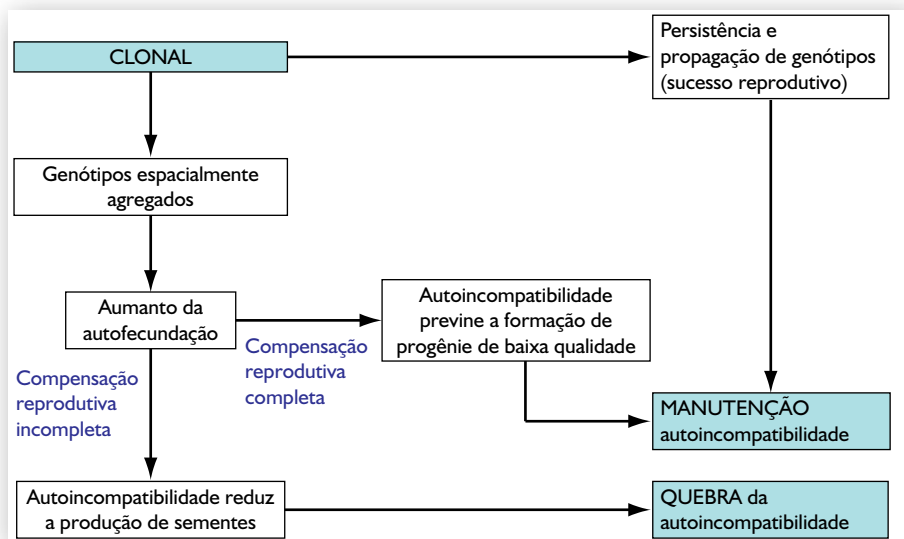


Figura 1.28. Paradoxo: clonalidade x autoincompatibilidade (Vallejo-Marín, 2007, modificado por Karasawa).

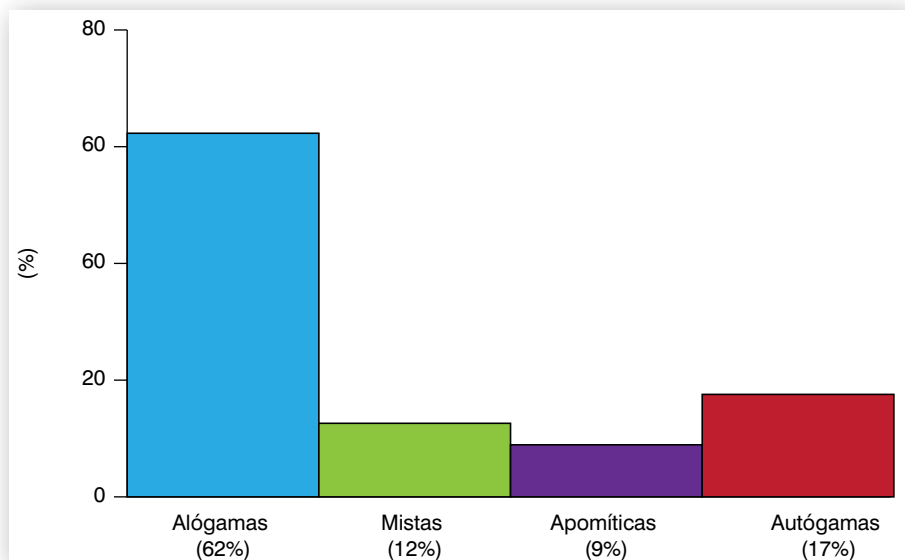


Figura 2.1. Frequência dos sistemas reprodutivos sexuados e assexuados (apomíticos) (Karasawa, 2005).

FIGURAS CAPÍTULO 2

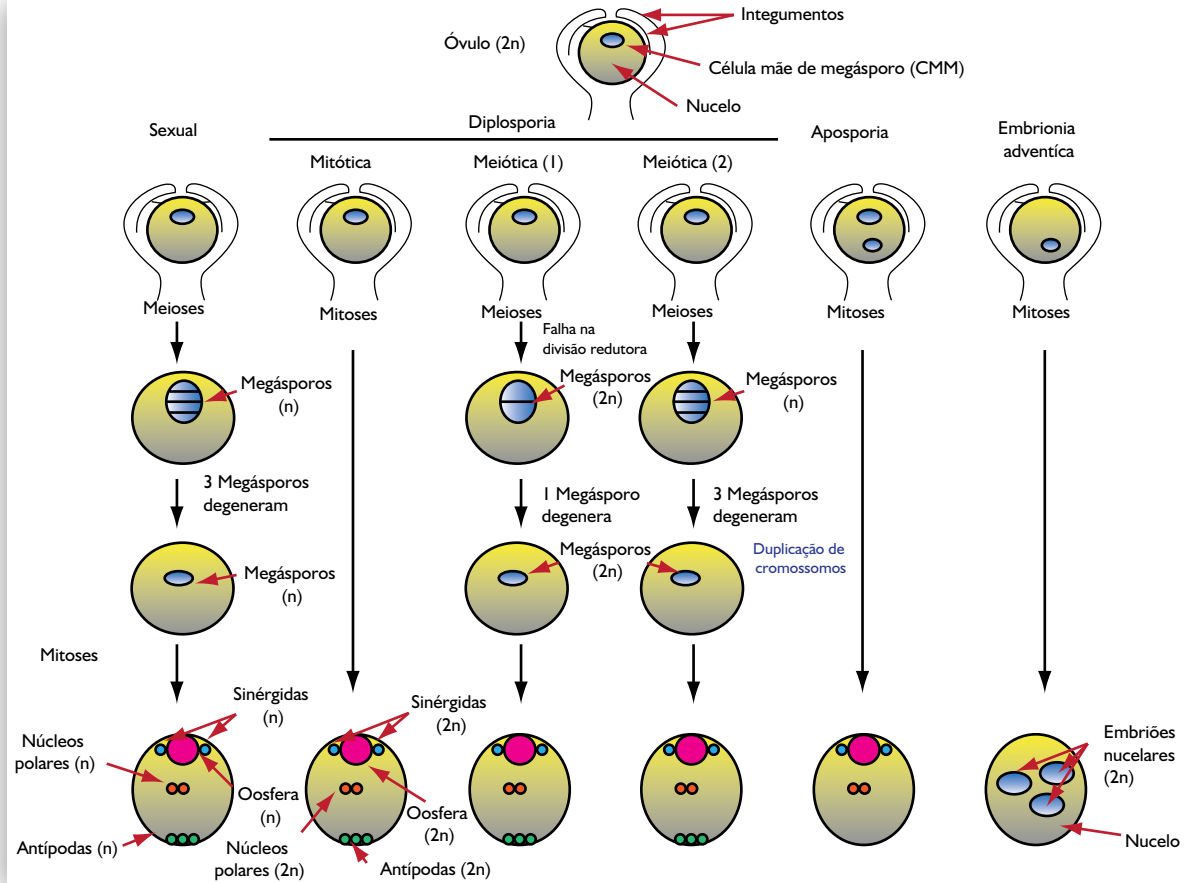


Figura 2.2. Esquema dos processos sexual e apomítico (Cavalli, 2003, modificado por Karasawa).

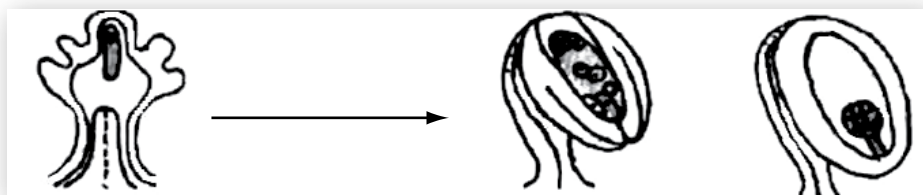


Figura 2.3. Esquema simplificado da diplosporia (Koltunow e Grossniklaus, 2003, modificado por Karasawa).

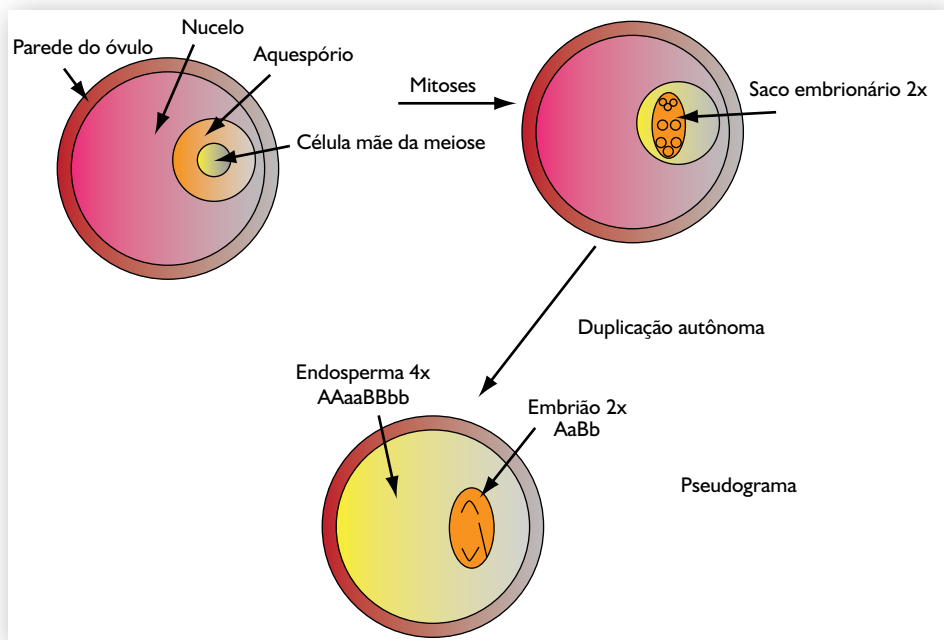


Figura 2.4. Esquema da diplosoria mitótica (Oliveira, 2005).

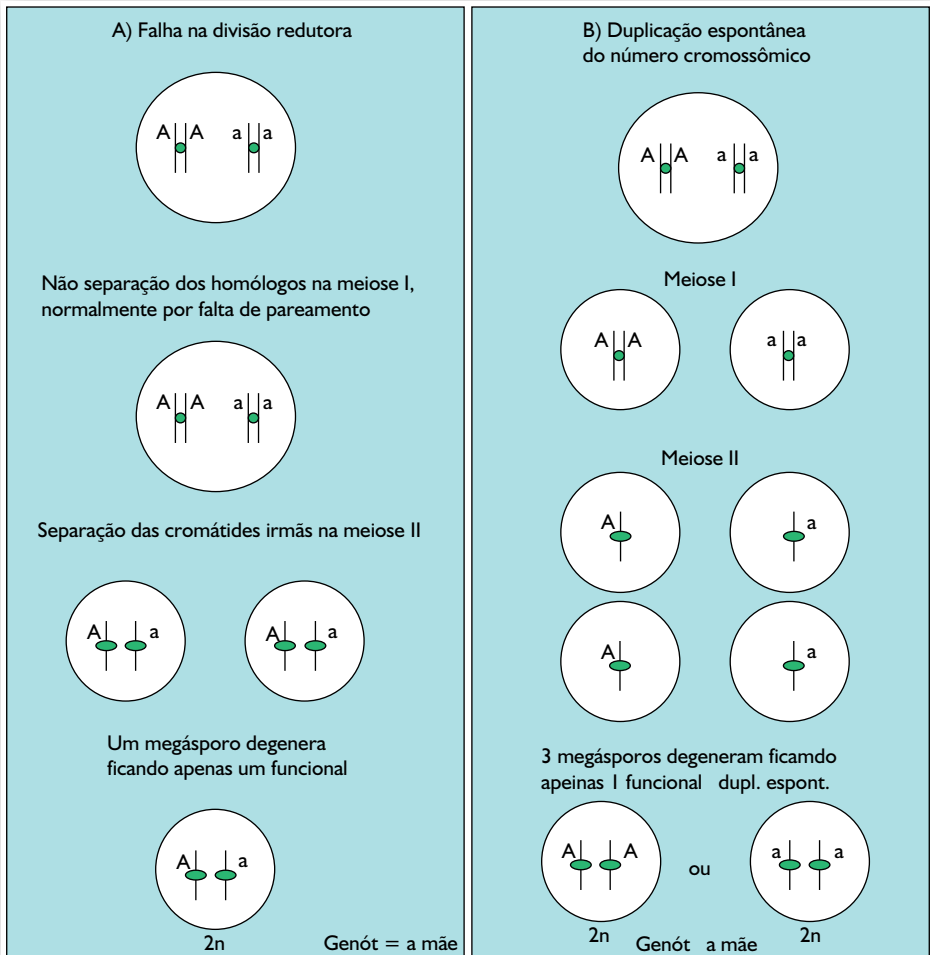


Figura 2.5. Esquema da diplosporia meiótica (Karasawa, 2007a).

FIGURAS CAPÍTULO 2

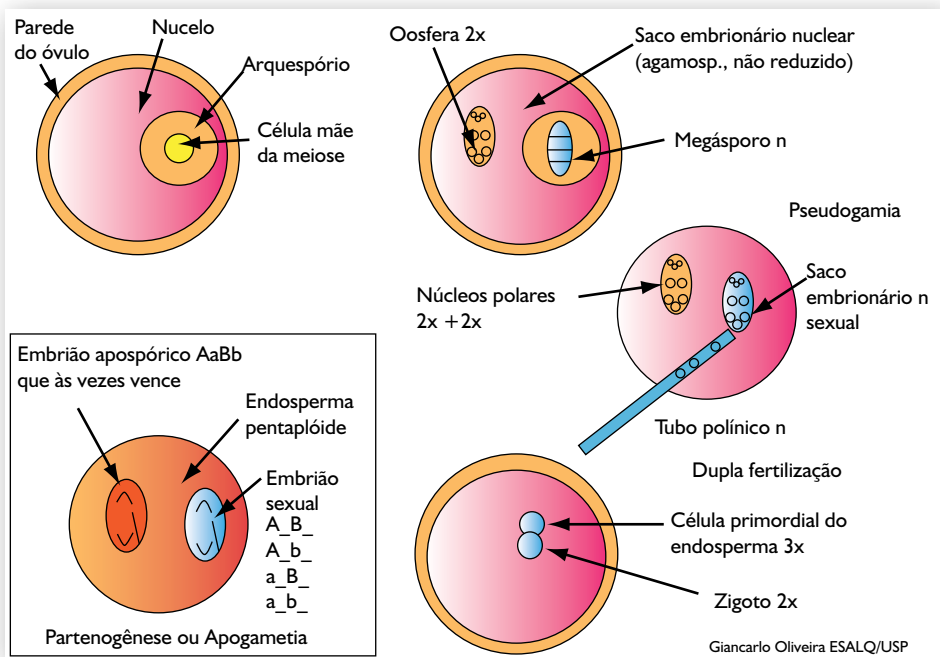


Figura 2.6. Esquema da aposporia (Oliveira, 2005).

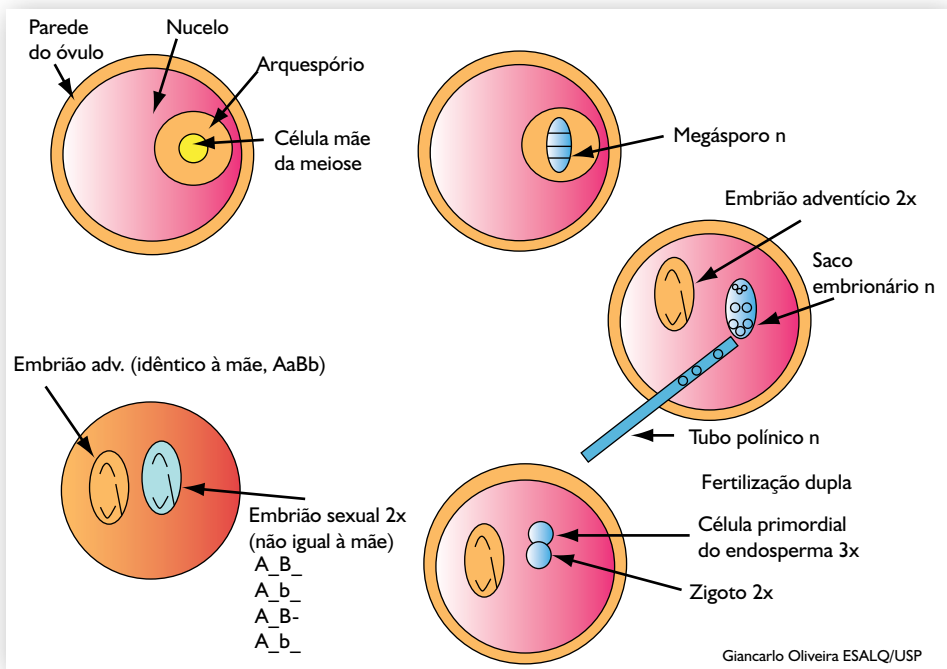


Figura 2.7. Esquema da embriologia adventícia (Oliveira, 2005).

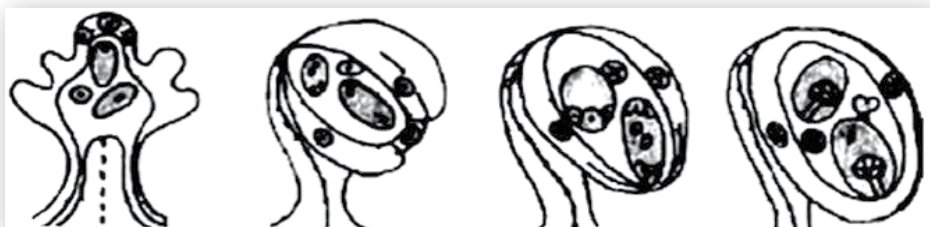


Figura 2.8. Esquema de apomixia mista (Koltunow e Grossniklaus, 2003, modificado por Karasawa).

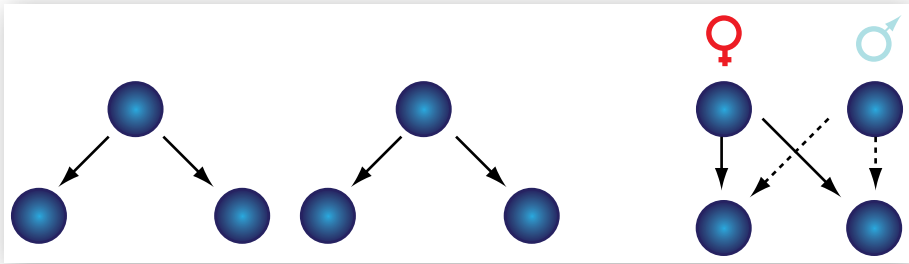


Figura 2.9. Participação do indivíduo materno e paterno na formação da progênie (Oliveira, 2005).

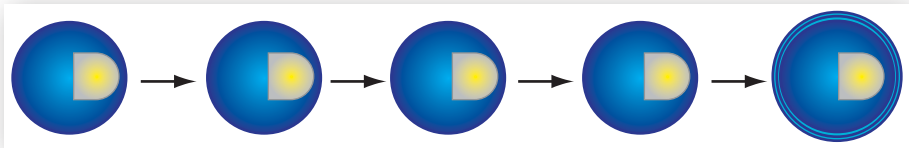


Figura 2.10. Esquema da reprodução assexuada (Oliveira, 2005).

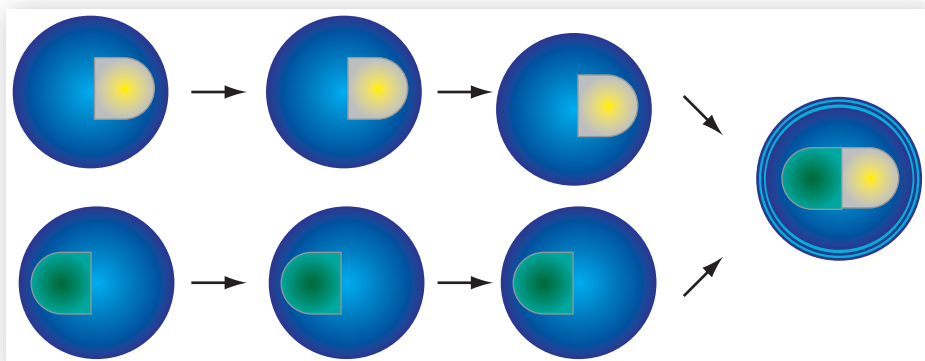


Figura 2.11. Esquema de união de células haplóides para a formação de uma diplóide, precursora da fertilização (Oliveira, 2005).

FIGURAS CAPÍTULO 2

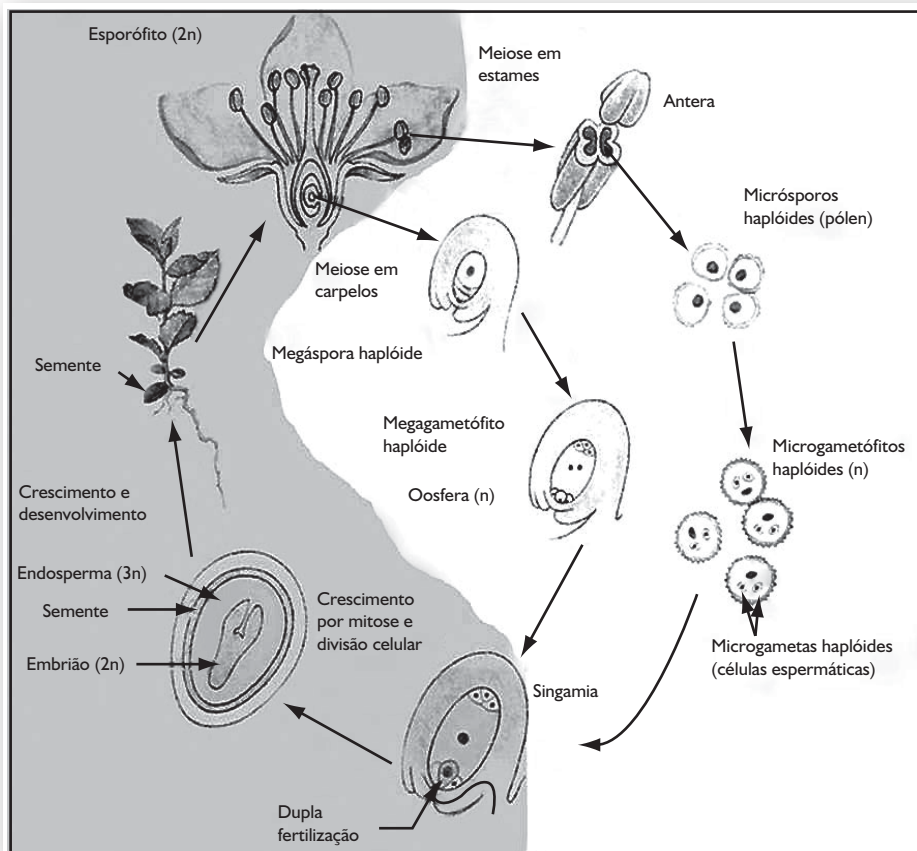


Figura 2.12. Ciclo vital das angiospermas (Maunseth, 1995, modificado por Karasawa).

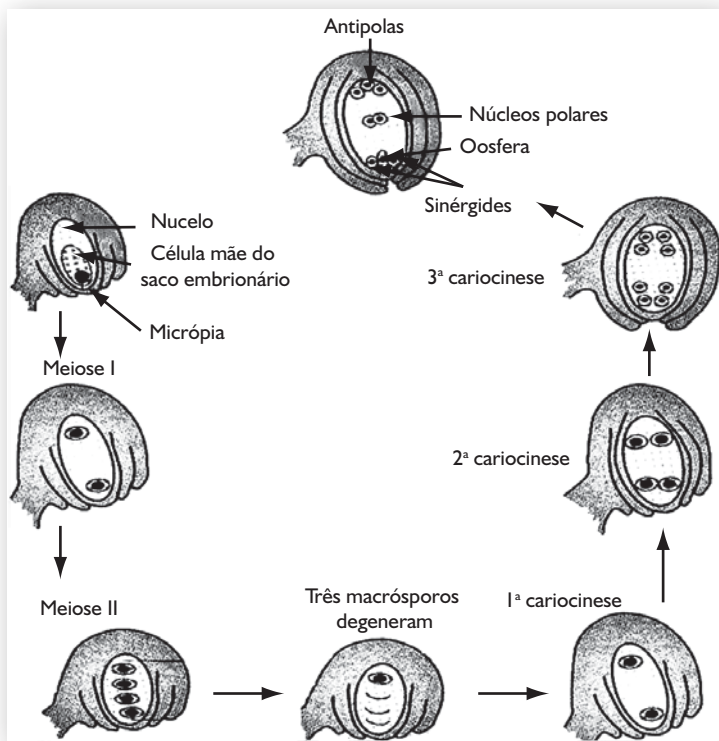


Figura 2.13. Esquema da formação do saco embrionário.

FIGURAS CAPÍTULO 2

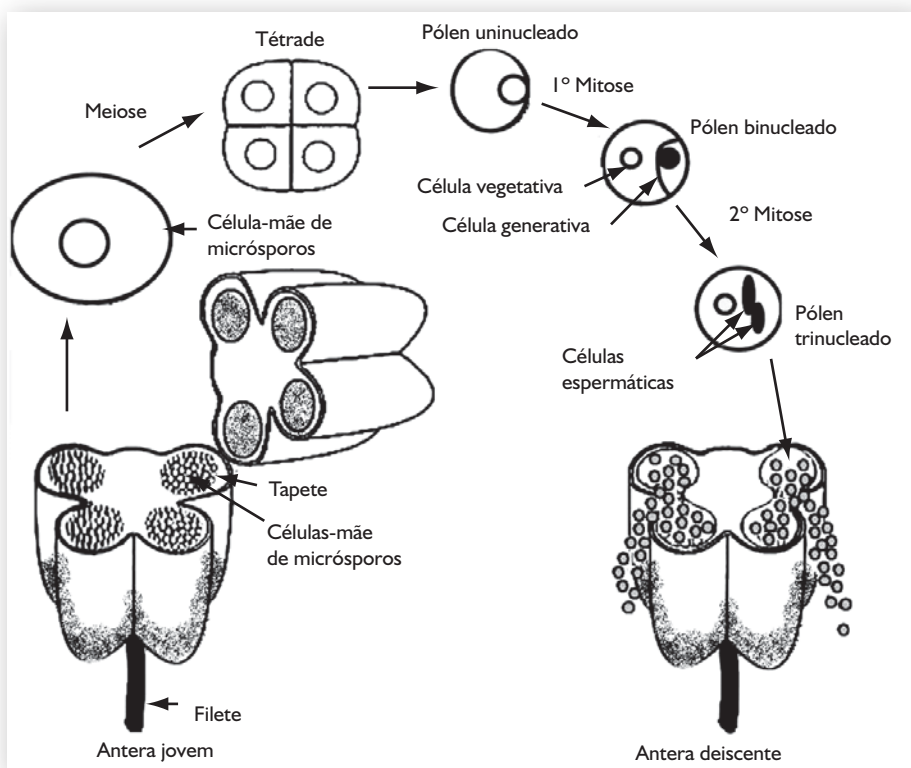


Figura 2.14. Esquema da formação do grão de pólen (Zanettini e Lauxen, 2003, modificado Karasawa).

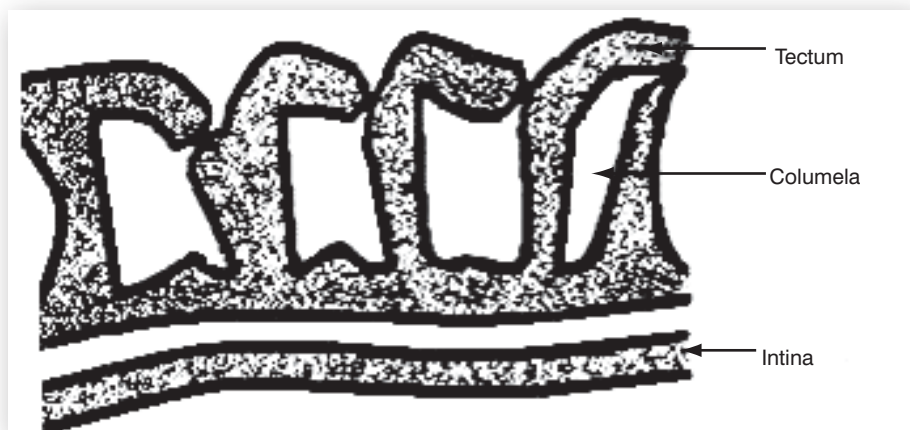


Figura 2.15. Ilustração das diferentes camadas encontradas na parede do grão de pólen (Karasawa *et al.*, 2006).

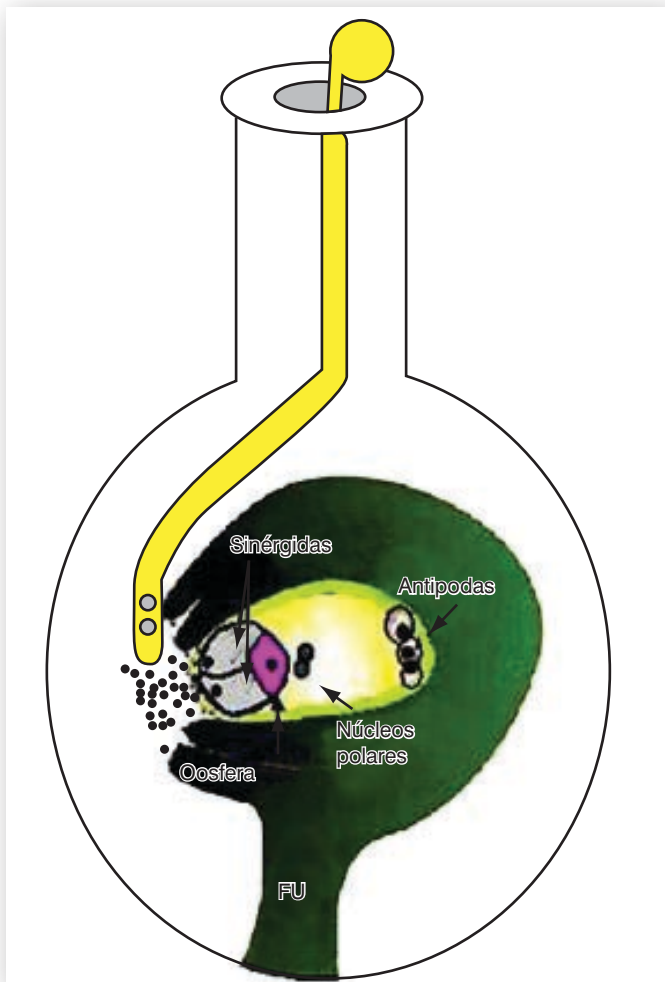


Figura 2.16. Germinação do grão de pólen compatível sobre o estigma.

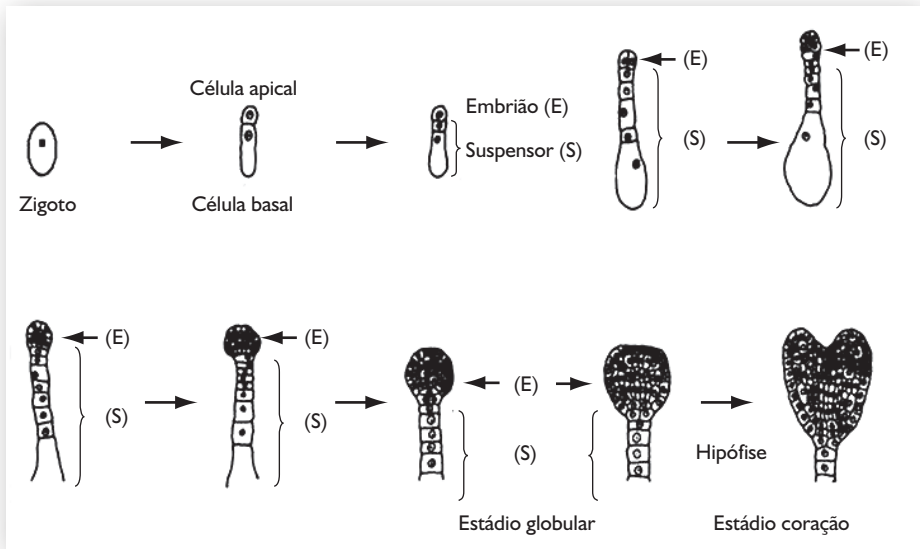


Figura 2.17. Estádios embriogênicos da fase esporofítica.

FIGURAS CAPÍTULO 2

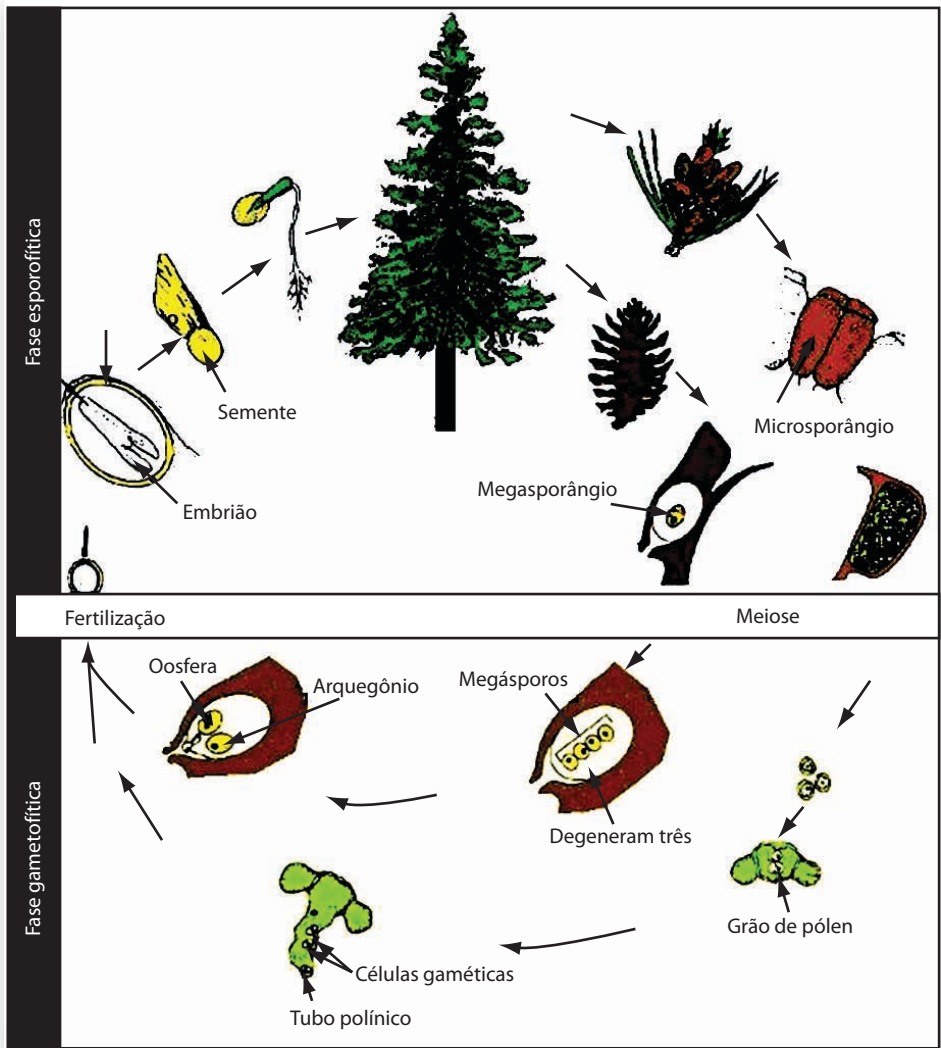


Figura 2.18. Ciclo vital das gimnospermas.

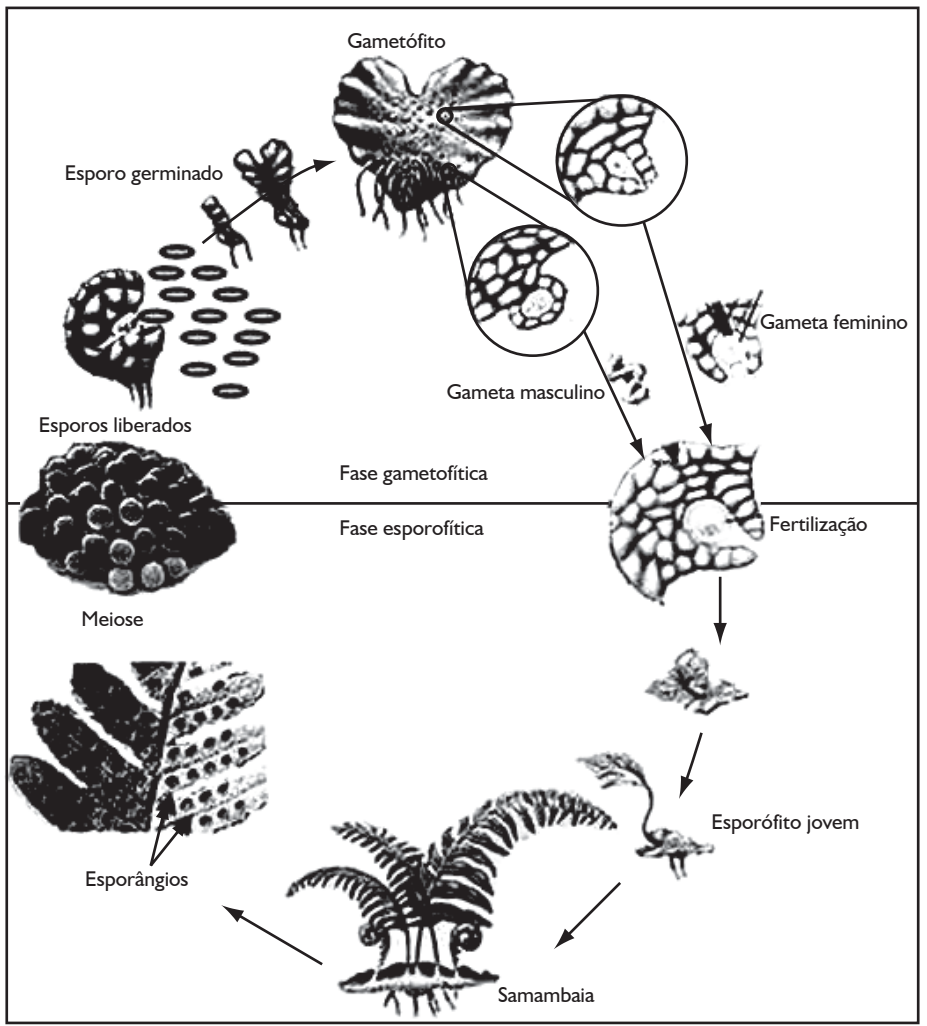


Figura 2.19. Ciclo de vida das pteridófitas.

FIGURAS CAPÍTULO 2

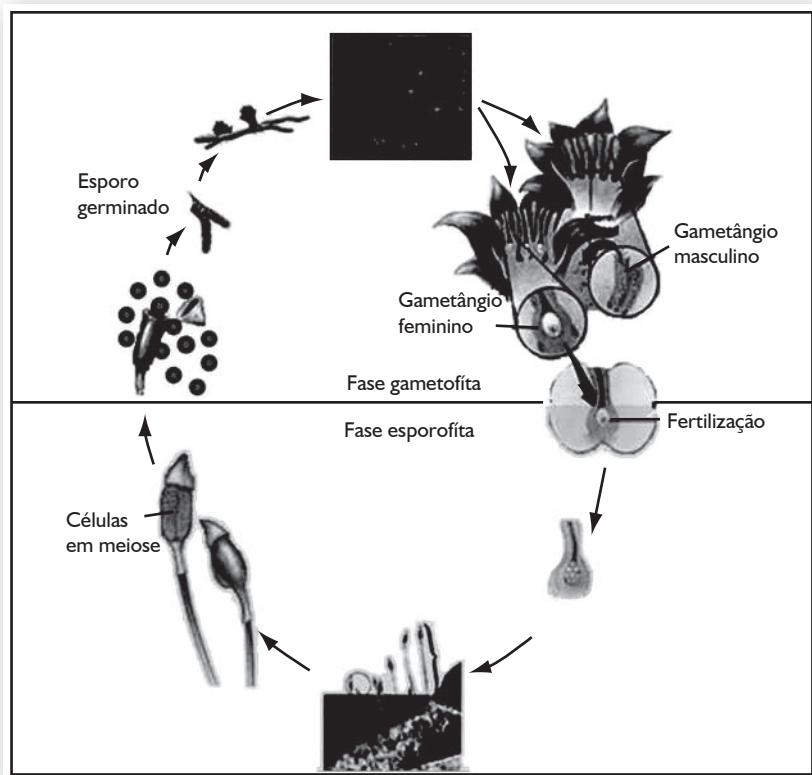


Figura 2.20. Ciclo de vida das briófitas (musgos).

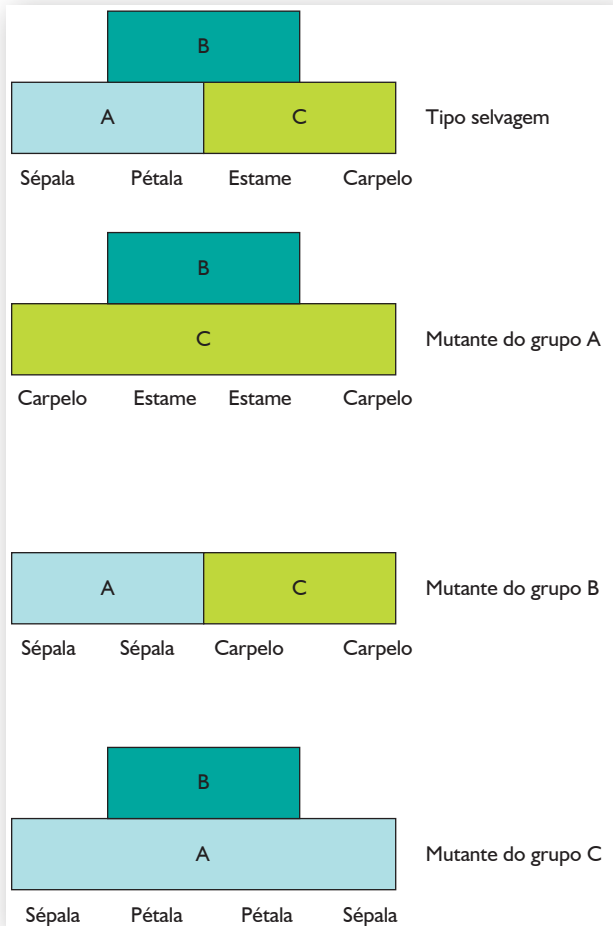


Figura 2.21. Esquema do modelo ABC.

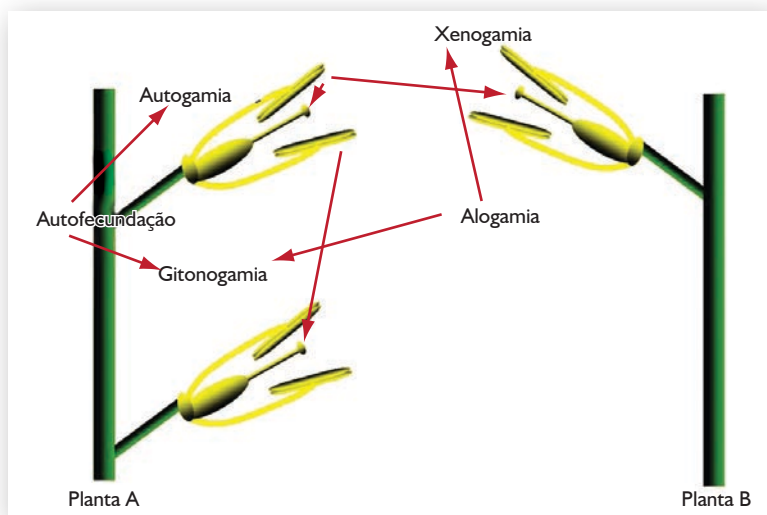


Figura 2.22. Sistemas de reprodução sexuada (Oliveira, 2005).

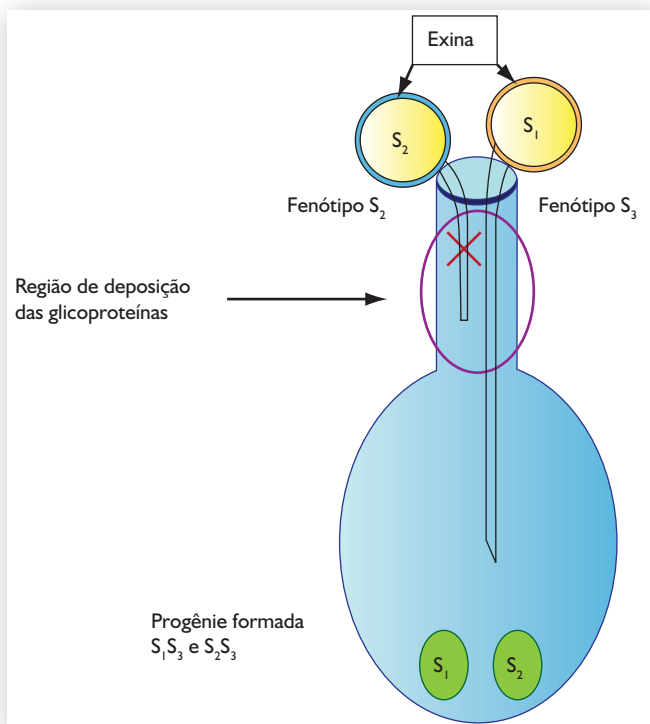


Figura 2.23. Autoincompatibilidade gametofítica (Karasawa, 2007b).

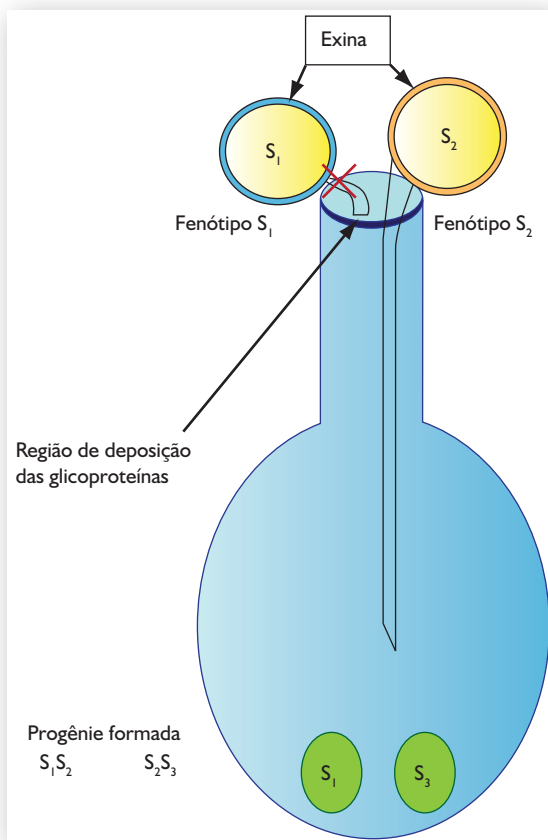


Figura 2.24. Autoincompatibilidade esporofítica (Karasawa, 2007b).

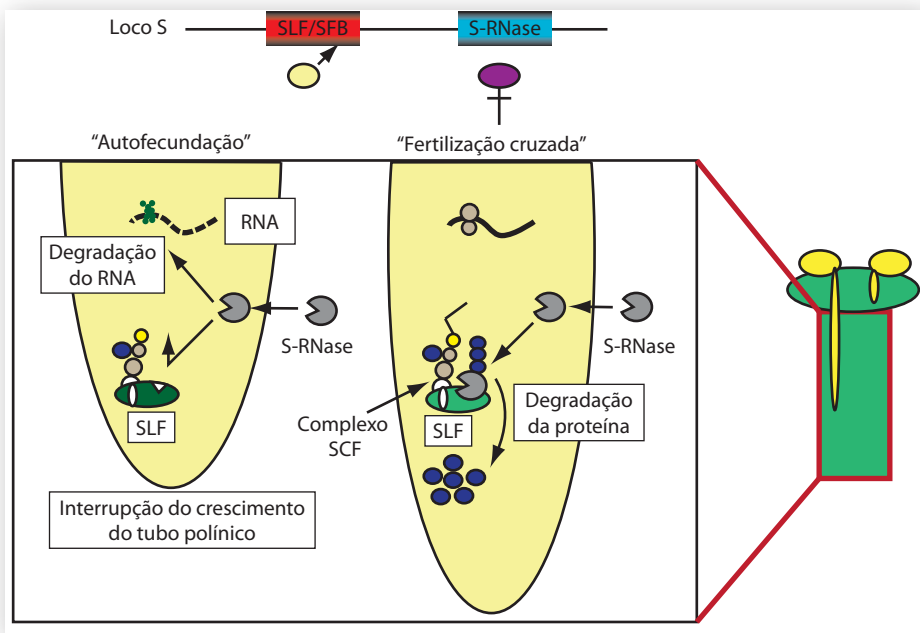


Figura 2.25. Esquema do controle gênico de *Solanaceae*, *Rosaceae* e *Scrophulariaceae* (Takayama e Isogai, 2005, modificado por Karasawa).

FIGURAS CAPÍTULO 2

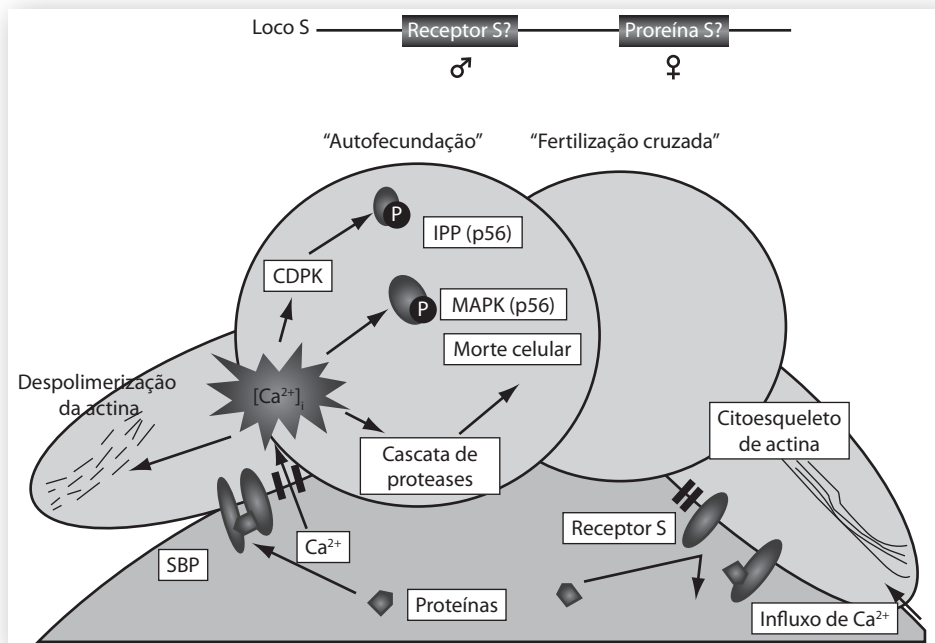


Figura 2.26. Esquema do controle gênico de *Papaveraceae* (Takayama e Isogai, 2005, modificado por Karasawa).

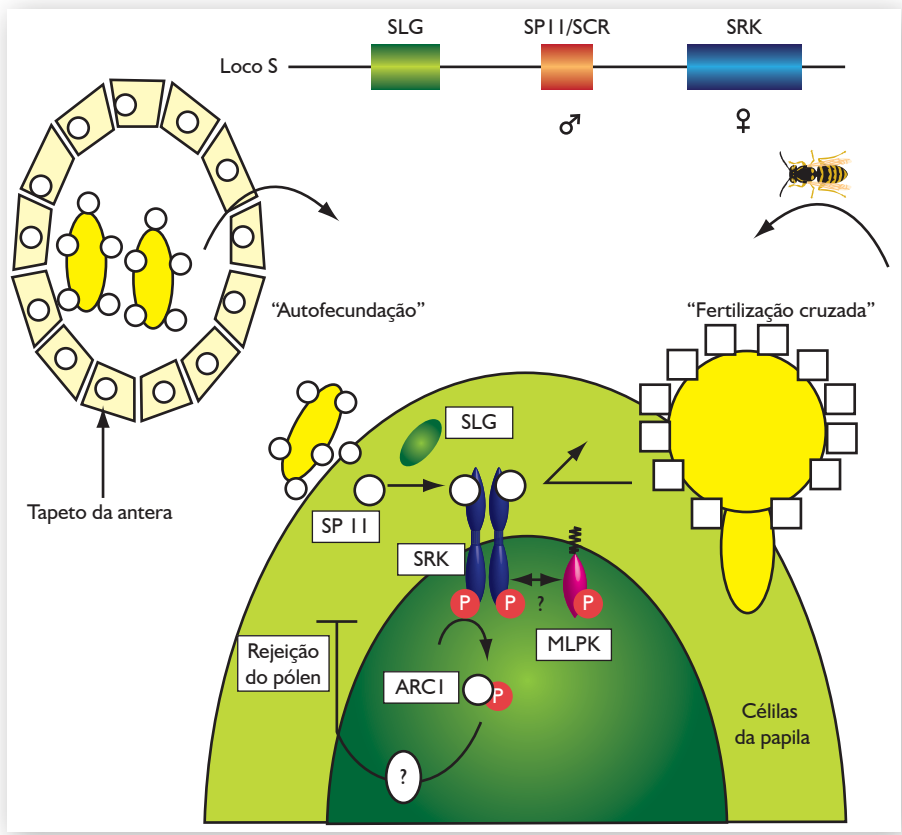


Figura 2.27. Esquema do controle gênico em *Brassicaceae* (Takayama e Isogai, 2005, modificado por Karasawa).



Figura 2.28. Tipos de flores encontrados em angiospermas: feminina (esquerda), hermafrodita (centro) e masculina (direita) (Karasawa, *et al.*, 2006).

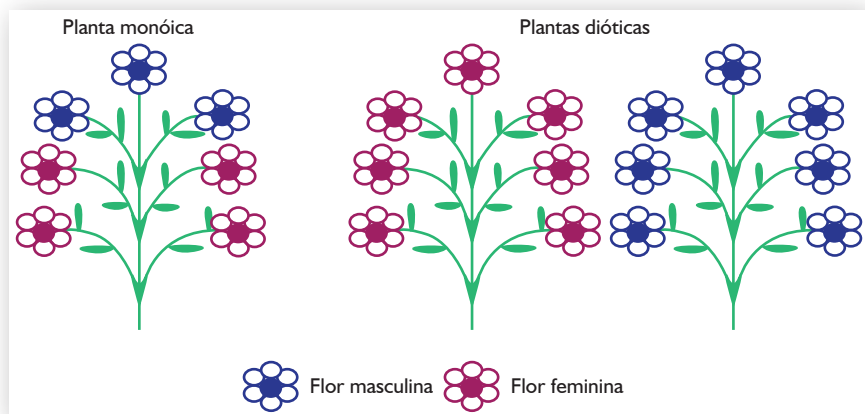


Figura 2.29. Esquema mostrando plantas monóicas e dióicas (Karasawa, *et al.*, 2006).

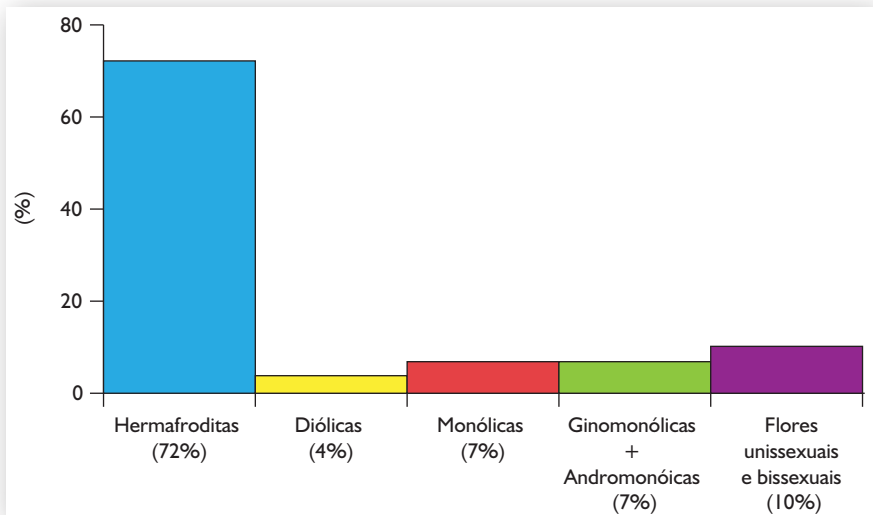


Figura 2.30. Frequência das estratégias reprodutivas presentes nas angiospermas (Karasawa, 2005).

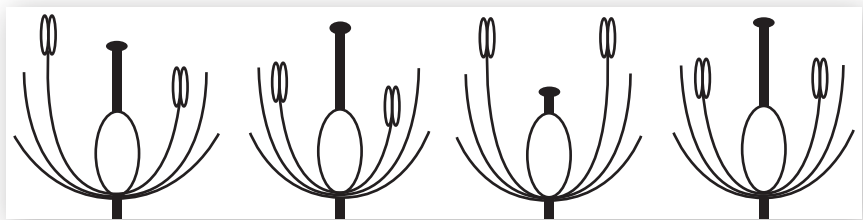


Figura 2.31. Esquema de algumas formas heteromórficas.

Tabela 1.1. Escala de tempo geológica com as maiores mudanças evolucionárias.

Era	Período	Maiores eventos na evolução do reino vegetal	Anos (Ma)
Cenozóica	Neogene		
	Paleogene		23.8
Mesozóica	Cretáceo	Evolução das angiospermas	65
	Jurássico		144
	Triássico		206
Paleozóica	Permiano	Maior expansão das plantas com sementes	248
	Carbonífero		290
	Devoniano		354
	Siluriano	Evolução das plantas vasculares (terrestres)	417
	Ordoviciano		443
	Cambriano		490 543
Pré-Cambriana		Primeiras algas	4.600

TABELA CAPÍTULO 2

Tabela 2.1. Cruzamentos entre progenitores de diferentes genótipos para os alelos S.

Cruzamentos	Pólen	Pólen viável	Progênie
$S_1S_2(\text{♀}) \times S_1S_2(\text{♂})$	S_1 e S_2	Nenhum	Não haverá progênie
$S_1S_2(\text{♀}) \times S_1S_3(\text{♂})$	S_1 e S_3	S_3	S_1S_3 e S_2S_3
$S_1S_2(\text{♀}) \times S_3S_4(\text{♂})$	S_3 e S_4	S_3 e S_4	S_1S_3 , S_1S_4 , S_2S_3 e S_2S_4