



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO

Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde

Departamento de Ciências Fisiológicas

Fisiologia Vegetal – IB 315

**Fisiologia do Desenvolvimento em Angiospermas: ciclo de vida,
principais conceitos e fundamentos e papel dos hormônios
vegetais**

Equipe de professores:

Junior Borela

Leonardo Medici

Nidia Majerowicz

Silvia Martim

Sumário

1. Introdução.....	3
2. Fundamentos do desenvolvimento vegetal.....	3
2.1. Desenvolvimento Pós-Embrionário	5
2.2. Embriogênese	6
2.3. Desenvolvimento vegetativo e reprodutivo.....	8
3. Processos básicos do desenvolvimento vegetal	9
3.1. Crescimento	9
3.1.1. Divisão celular.....	14
3.1.2. Expansão celular	16
3.1.3. Diferenciação celular.....	20
4. Controle do crescimento e do desenvolvimento.....	21
4.1. Controle genético do desenvolvimento.....	21
4.2. Regulação hormonal do desenvolvimento.....	22
5. Percepção e respostas à sinalização endógena e ambiental	23
5.1. Percepção do sinal	23
5.2. Transdução e amplificação do sinal	24
5.3. Resposta final.....	24
6. Referências bibliográficas	26

1. Introdução

As plantas terrestres são organismos sésseis (fixos ao substrato), que crescem em ambientes os mais diversos, sujeitos a variações dinâmicas de fatores exógenos como luz, disponibilidade de água, nutrientes e temperatura. As plantas são capazes de perceberem estas variações e responderem por intermédio de alterações metabólicas, alterações no posicionamento de órgãos (movimento de órgãos) e alterações no padrão de **crescimento e desenvolvimento** (mudanças irreversíveis na forma).

Neste contexto, o desenvolvimento é definido como a totalidade dos eventos que progressivamente formam o corpo dos vegetais, constituído por uma sequência de fases que constituem o ciclo de vida que é composto pelas fases de polinização e dupla fecundação, formação do embrião e da semente, germinação, crescimento vegetativo juvenil, crescimento vegetativo adulto, reprodução e senescência. De maneira geral, a vida de um vegetal se inicia quando o zigoto, uma única célula, cresce e se desenvolve em um organismo multicelular, o que é viabilizado pelos processos de divisão e diferenciação celular, e da síntese de moléculas orgânicas diversas a partir de íons e moléculas menores. Dessa forma, a partir de um zigoto, os processos fundamentais que compõem o desenvolvimento de uma planta adulta são: **CRESCIMENTO, DIFERENCIAÇÃO E MORFOGÊNESE** (do grego, “*morfo*”, forma, e “*genesis*”, origem). A planta adulta estará apta a florescer, produzir frutos com sementes, senescer e, eventualmente, morrer, dependendo do seu ciclo de vida, determinado ou indeterminado.

A sequência dos eventos que ocorre em cada fase do ciclo de vida das plantas é controlada de forma precisa e ordenada por características definidas no seu genoma bem como pela interação entre estímulos endógenos (expressão gênica, ação hormonal e regulação iônica) e estímulos exógenos (luz, temperatura, água e nutrientes), sendo o entendimento deste controle um dos principais objetivos da Fisiologia Vegetal.

2. Fundamentos do Desenvolvimento Vegetal

Conforme pontuado na introdução, o desenvolvimento é composto por uma sequência de eventos que progressivamente promove a formação do corpo do vegetal proporcionando-o assim a capacidade para obter alimento, se reproduzir, explorar as oportunidades e lidar com os riscos e limitações do ambiente (Fosket, 1994). Todos os processos que ocorrem durante o desenvolvimento requerem uma elevada quantidade de moléculas orgânicas as quais são sintetizadas pelo metabolismo vegetal.

O desenvolvimento dos vegetais apresenta particularidades específicas em relação ao desenvolvimento dos animais, sendo a diversidade e o surgimento das formas uma das características mais intrigantes. Ao compararmos espécies vegetais arbóreas de alto porte com plantas de pequeno porte, é evidente não só a diferença entre as suas formas, mas, em especial o tempo que é necessário para que estas diferentes plantas mudem de fase e completem seu ciclo de vida. As espécies arbóreas de alto porte podem demorar até 10 anos para produzirem flores, frutos e sementes (fase reprodutiva), e espécies vegetais de pequeno porte, como o milho por exemplo, entra em fase reprodutiva mais ou menos em 90 dias após a sementeira. Contudo, ainda que possuam distinções na forma e na duração de suas fases, todas as espécies vegetais apresentam o mesmo mecanismo de crescimento nos quais a sua forma será construída gradualmente por processos de crescimento pós-embriônico.

O ponto de partida para o entendimento do desenvolvimento vegetal é a compreensão dos processos básicos que o constituem, e de acordo com o descrito no capítulo 17 do livro de Taiz et al, 2017, duas questões gerais sempre são confrontadas:

1) A formulação de descrições claras e relevantes das mudanças que ocorrem ao longo do tempo, remete aos seguintes questionamentos:

- À medida que um organismo cresce, há aumentos correspondentes em sua complexidade, e, sendo assim, como essa complexidade pode ser descrita de maneira mais simples?

- Em que extensão o crescimento está associado divisão celular, à expansão celular e a processos específicos de diferenciação?

- Como os fatores ambientais influenciam os processos de crescimento?

2) Como os padrões característicos de crescimento podem ser explicados por processos determinados geneticamente?

- Como esses programas intrínsecos de desenvolvimento estão ligados a influências externas, como níveis de nutrientes, aportes de energia e estresses?

- Que tipos de mecanismos fazem a mediação deste acoplamento?

- Que componentes físicos estão envolvidos, como eles são organizados aos níveis celulares e teciduais, e como seus comportamentos dinâmicos são regulados no tempo e no espaço

Portanto, abordaremos neste tópico os principais aspectos, conceitos e fundamentos que perfazem o desenvolvimento das plantas.

2.1. Desenvolvimento pós-embriônico

Uma característica marcante dos vegetais é o fato de que seu desenvolvimento acontece predominantemente de forma **pós-embriônica**. O embrião de uma planta contém um eixo polarizado rudimentar cujas extremidades são formadas pelos meristemas apical e radicular (*Figura 1*). Sendo assim, **nenhum órgão da planta se forma na embriogênese vegetal e sim após a germinação das sementes**, sendo as folhas cotiledonares a única exceção. Uma vez germinada a semente, a velocidade das alterações e o padrão do desenvolvimento são variáveis e flexíveis em resposta às variações nos fatores ambientais, dependentes do **controle dos programas de desenvolvimento contidos no genoma de cada espécie** (Taiz et al., 2017).

Em linhas gerais, o desenvolvimento do esporófito de uma angiosperma é dividido em três estágios principais: **embriogênese, desenvolvimento vegetativo e desenvolvimento reprodutivo**.

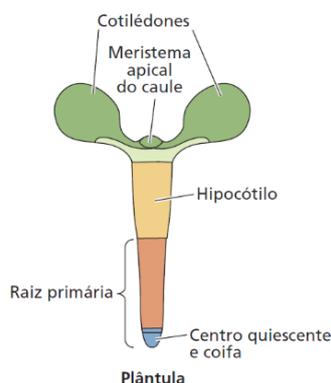


Figura 1. Esquema evidenciando as estruturas de um embrião de *Arabidopsis thaliana* (Taiz et al., 2017). Observe que nas extremidades estão dispostos os meristemas apicais, caulinar e radicular.

Durante a **embriogênese**, o zigoto unicelular dá origem a uma organização rudimentar, mas polar, que exibe grupos de **células indeterminadas contidas nos meristemas apicais do caule e da raiz**. Durante o **desenvolvimento vegetativo**, padrões de crescimento indeterminado, refletem programas embutidos no genoma e a sua interação com fatores ambientais, **produzindo uma arquitetura variável de caule e raiz**. Durante o **desenvolvimento reprodutivo**, os meristemas apicais do caule (MACs) vegetativos são reprogramados para **produzir uma série de características de órgãos florais, incluindo carpelos e estames, iniciando a geração gametofítica** (*Figura 2*).

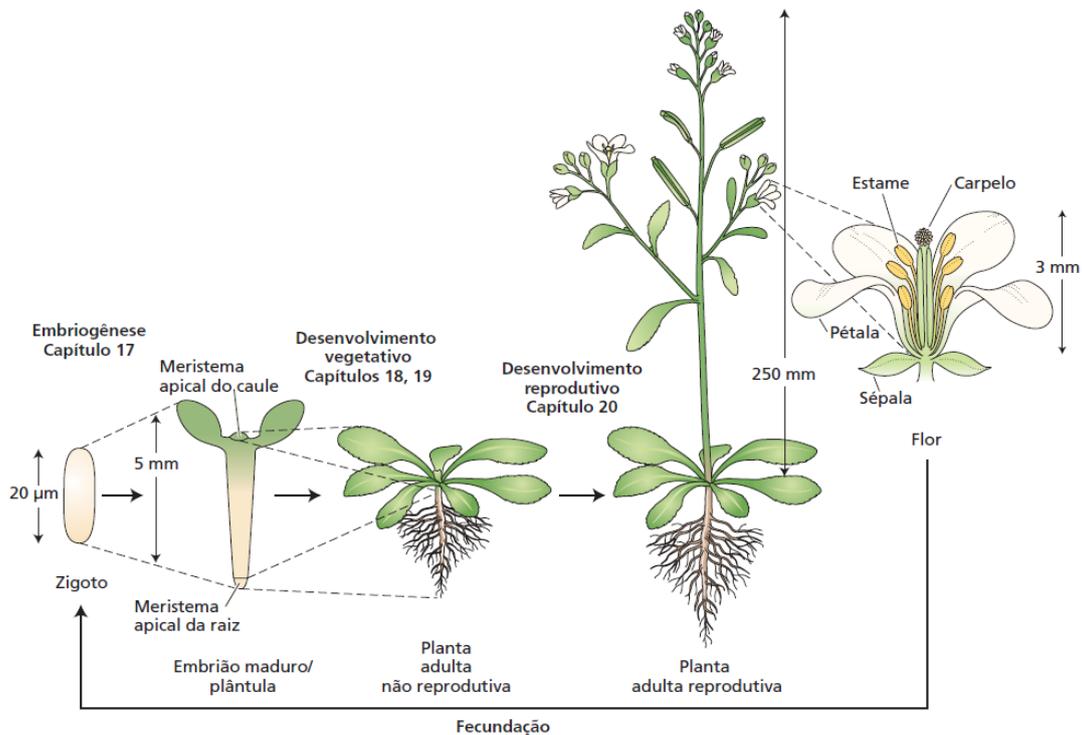


Figura 2. Esquema ilustrando o ciclo de vida de uma planta e as alterações da geração gametofítica (haplóide) para a esporofítica (diplóide). (Taiz et al., 2017).

2.2. Embriogênese

A embriogênese é o processo em que uma única célula, o zigoto, será modificada em uma entidade rudimentar e multicelular. No interior dessa estrutura, grupos de células tornam-se funcionalmente especializadas para formar tecidos epidérmicos, corticais e vasculares. Nas extremidades, são estabelecidos os meristemas apicais do caule e da raiz que possibilitam, após a germinação, a formação **contínua** de tecidos e órgãos adicionais durante o crescimento vegetativo subsequente. Na fase final da embriogênese, diversas alterações fisiológicas ocorrem para que o embrião seja apto a resistir a condições ambientais adversas (Figura 3; Taiz et al., 2017).

Um eixo que vai da extremidade do caule até a extremidade da raiz (apical-basal) e um eixo que vai do centro para o exterior e é perpendicular ao apical-basal (eixo radial) compõem os dois eixos ao longo dos quais o embrião torna-se progressivamente mais polarizado no decorrer do seu desenvolvimento (Figura 4). A polaridade apical-basal é estabelecida na embriogênese.

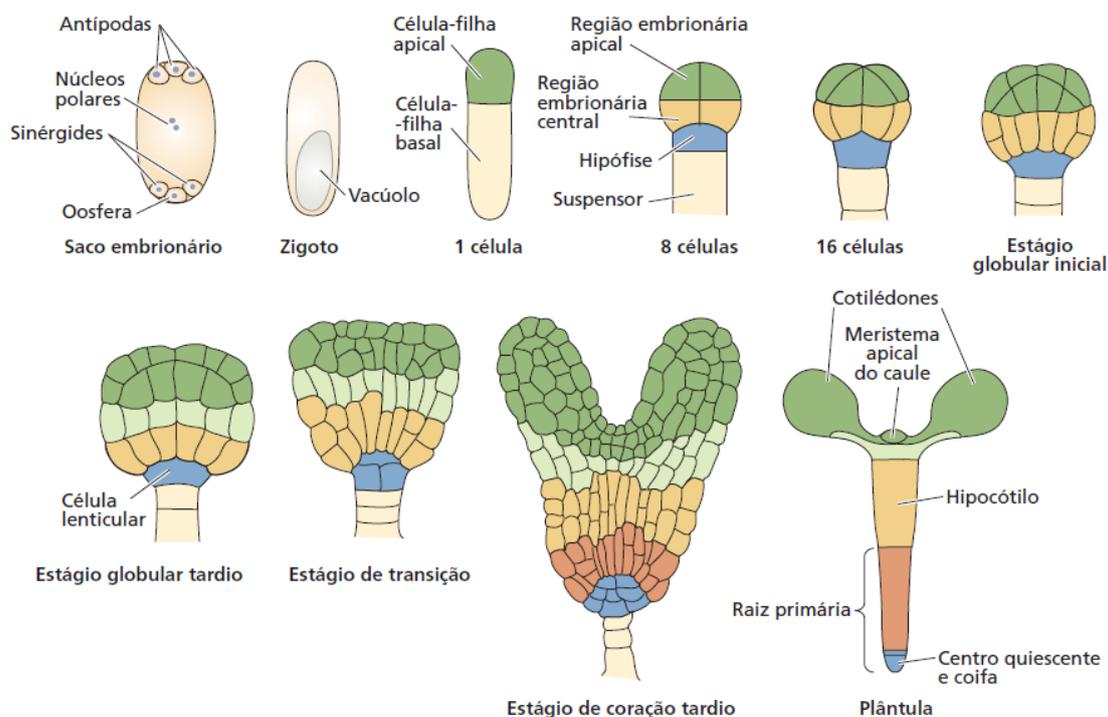


Figura 3. Retirado do capítulo 17 do livro Taiz et al., 2017, esse esquema evidencia o padrão de formação durante a embriogênese em plantas de *Arabidopsis*. Observe que os diferentes e sucessivos estágios mostram claramente como células específicas no embrião jovem são fundamentais para a formação de atributos específicos e anatomicamente definidos na futura plântula. As células que são rastreadas até sua origem partindo de uma célula progenitora comum (células clonais) são evidenciadas por cores diferentes. Note que, após a divisão assimétrica do zigoto, a célula-filha apical de tamanho menor é dividida para formar o embrião com 8 células, sendo duas fileiras com 4 células. Evidentemente que, a fileira superior dará origem ao meristema apical caulinar e a maior parte dos primórdios cotiledonares, e a fileira inferior dará origem ao hipocótilo e parte dos cotilédones, raiz embrionária e as células da parte superior do meristema apical da raiz. A célula-filha basal produz uma série única de células que constitui o suspensor. A célula superior do suspensor torna-se a hipófise (azul), que é parte do embrião. A hipófise se divide para formar o centro quiescente e as células-tronco (iniciais) que constituem a coifa.

Os mecanismos que orientam o padrão axial do embrião vegetal são dependentes de sinalização celular associada à posição de cada célula no embrião em desenvolvimento. Na padronização apical-basal do embrião, **o movimento polar da auxina**, um importante hormônio vegetal, desempenha um papel-chave, ao fornecer a informação de posição (Taiz et al., 2017).

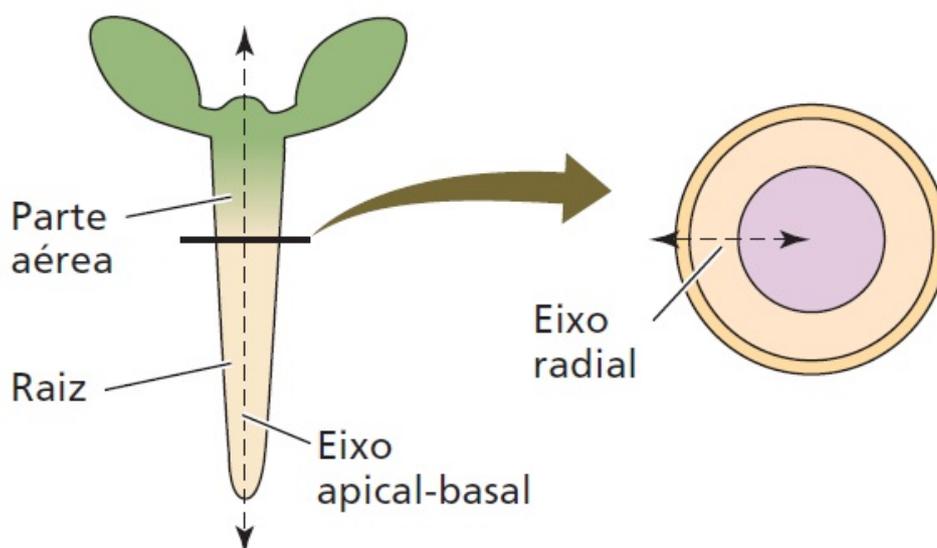


Figura 4. Esquemas retirado do capítulo 17 do livro de Taiz et al. 2017 no qual ilustra os dois eixos, apical-basal e radial, ao longo dos quais ocorre o desenvolvimento do embrião. No lado esquerdo, o corte longitudinal mostra que o eixo apical-basal estende-se entre as extremidades do caule e da raiz, e no lado direito, um corte transversal evidencia que o eixo radial estende-se do centro para o lado externo através dos tecidos vasculares, fundamentais e epidérmicos.

2.3. Desenvolvimento vegetativo e reprodutivo

Após a germinação da semente, que ocorre quando o embrião supera seu estado de **quiescência** ou dormência e, portanto, se torna apto a mobilizar as reservas armazenadas, terá início o período de desenvolvimento vegetativo. Após a mobilização das reservas contidas nos cotilédones (ex. feijão) ou no endosperma (ex. gramíneas), a forma rudimentar das plantas será formada mediante a atividade dos meristemas apicais da raiz e do caule. Após a emergência do solo a luz modula estabelecimento da plântula e posteriormente ocorrerá o desenvolvimento da parte aérea, deixando a plântula fotossinteticamente capacitada, o que possibilita o desenvolvimento vegetativo subsequente (*Figura 5*).

Outra característica típica dos vegetais é a existência de um desenvolvimento vegetativo que é indeterminado e sujeito à alteração que não contém um ponto final, tipicamente caracterizado por uma programação repetida de desenvolvimento de órgãos laterais que proporcionam às plantas uma arquitetura mais apropriada ao ambiente em que se encontra.

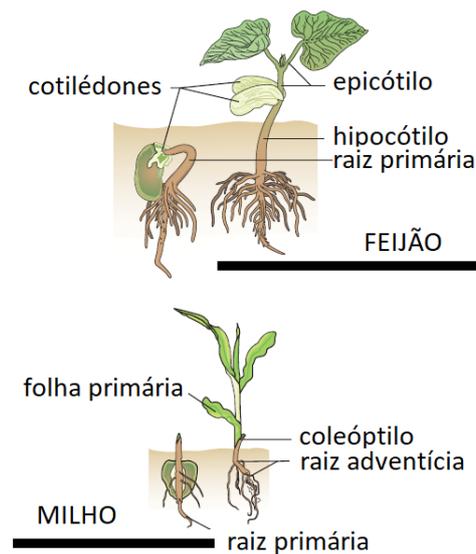


Figura 5. Esquema evidenciando o desenvolvimento vegetativo em plântulas de feijão e milho, retirado de Hopkins e Hüner (2008).

Normalmente, uma planta não permanece em desenvolvimento vegetativo indeterminadamente. Ainda que algumas espécies possam demorar muitos anos para entrarem em desenvolvimento reprodutivo, a transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva ocorre quando as plantas respondem à uma combinação de fatores endógenos e exógenos, que envolvem a altura da planta, a temperatura e o fotoperíodo. A transição da fase vegetativa para a reprodutiva envolve a formação de meristemas florais que dará origem às flores e inflorescências. Mais detalhes sobre a formação das flores e do desenvolvimento reprodutivo serão abordados na aula teórica nº 13.

3. Processos básicos do desenvolvimento vegetal

Conforme já abordado anteriormente, o desenvolvimento vegetal é a soma de todos os eventos que progressivamente formam o corpo do vegetal, envolvendo os processos básicos de crescimento, diferenciação e morfogênese. Neste tópico abordaremos mais detalhadamente as particularidades dos processos básicos que compõem o desenvolvimento das plantas.

3.1. Crescimento

De caráter irreversível e quantitativo, o crescimento é definido como o incremento que ocorre em massa, volume, comprimento ou área, resultantes da divisão, expansão e diferenciação

celular. Devido à sua imobilidade, os vegetais possuem uma série de características anatômicas e fisiológicas peculiares, e no que tange à forma como eles se desenvolvem e crescem, um fato bastante relevante a ser destacado é a firme aderência que há entre as suas células. Por uma matriz inflexível e as vezes até lenhosa, uma célula vegetal é firmemente aderida à uma célula vizinha, o que impõe algumas restrições ao crescimento de uma planta. Portanto, para driblar essa rigidez que impõe restrição ao crescimento, as células são progressivamente adicionadas ao corpo da planta pela atividade de tecidos localizados denominados de meristemas.

As estruturas do corpo da planta são continuamente formadas, ao longo do ciclo de vida, a partir da atividade dos meristemas. Os **MERISTEMAS** (primários e secundários) são regiões que permanecem embriogênicas ao longo da vida da planta, **gerando continuamente células que se diferenciam para formar folhas, caules, tecidos vasculares, raízes, flores e frutos das plantas.** Os meristemas secundários são responsáveis pelo crescimento radial da planta, gerando tecidos do lenho e da casca. A determinação do destino das células (**diferenciação**), oriundas da atividade mitótica dos meristemas, é **dependente da posição de cada célula após a divisão celular** (Fosket, 1994). Lembre-se sempre que, a unidade básica de qualquer ser vivo é a célula, dessa forma, o **crescimento vegetal** é, em primeira instância, decorrente dos processos de **divisão e expansão celular.** A divisão é responsável pelo aumento do número de células e a expansão é responsável pelo aumento do volume da célula.

Os meristemas apicais da raiz (MAR) e do caule (MAC) são fundamentais para o desenvolvimento da raiz primária e das novas folhas, ramos e partes florais, respectivamente. Observe nas Figuras 6 e 7, que as regiões apicais das raízes e dos caules possuem zonas distintas e essenciais para a formação e o desenvolvimento dos novos órgãos dos vegetais.

Observe que na região de alongamento da raiz ocorre a formação da endoderme, com as estrias de Caspary. Na seção transversal é possível observar que a endoderme divide a raiz em duas partes, onde na parte externa encontra-se o córtex e na parte interna o cilindro central que contém os tecidos vasculares, xilema e floema.

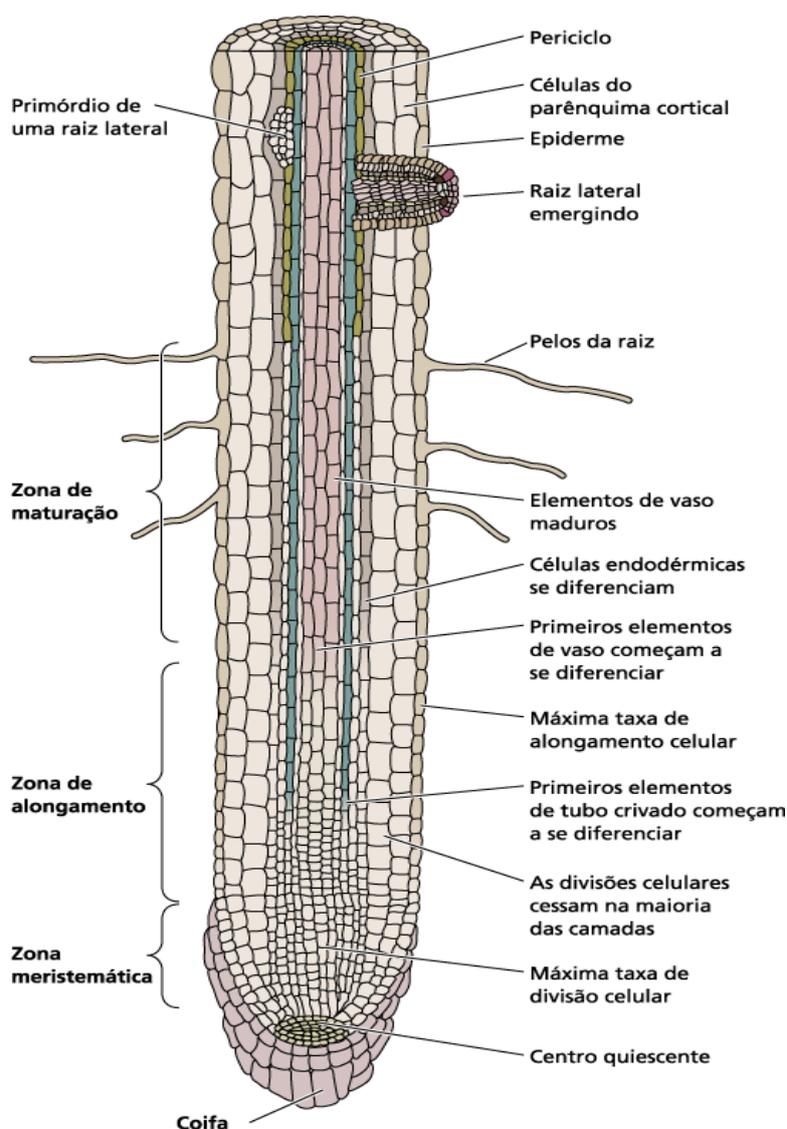


Figura 6. Esquema simplificado de uma raiz primária mostrando a coifa, a zona meristemática, a zona de alongamento e a zona de maturação (Taiz et al, 2017).

O meristema apical caulinar (MAC) é responsável pela origem de novas folhas, ramos e partes florais e quando está em processo de crescimento ativo origina rápida e sucessivamente os primórdios foliares, não distinguindo inicialmente os nós e os entrenós. A posteriori, com o avanço do crescimento, ocorre o alongamento dos entrenós e a distinção das regiões dos nós em que serão inseridas as folhas (Taiz et al. 2017).

A gema apical contribui efetivamente para o crescimento em comprimento (altura) do caule, para a origem dos primórdios foliares e das gemas axilares que surgem na axila de cada folha. As gemas axilares, que são idênticas ao ápice caulinar, são caules em miniatura com um meristema apical dormente e várias folhas jovens, e podem ser vegetativas (desenvolvem-se em ramos caulinares) ou reprodutivas (desenvolvem-se em uma flor ou inflorescência). Tamanho, padrão e

áreas de atividades mitóticas são características que diferenciam as gemas florais das gemas vegetativas, e em algumas espécies, o ápice caulinar se modifica em uma gema floral, caracterizando um crescimento determinado do caule. E, em alguns caules, as gemas axilares apresentam crescimento determinado e são modificados formando espinhos ou gavinhas (Taiz et al. 2017).

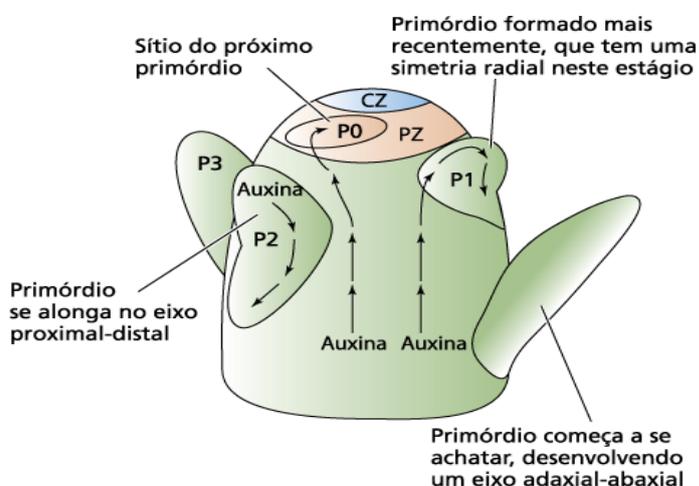


Figura 7. Observe no esquema que os sítios de formação das folhas, no meristema apical caulinar (MAC) são relacionados com os padrões do transporte polar de auxina. P0, P1, P2 e P3 se referem às idades dos primórdios foliares. As setas indicam os padrões de movimentação da auxina que são inferidos a partir da localização assimétrica de proteínas especializadas no transporte polar de auxina, denominadas proteínas PIN. Onde há acúmulo de auxina são iniciados os primórdios foliares (Taiz et al., 2017).

A estrutura básica do ápice caulinar é similar na maioria das plantas superiores, tanto nas Angiospermas como nas Gimnospermas. Interessante destacar que, quando os caules estão em crescimento, a região onde ocorre a divisão celular é mais afastada do ápice, quando comparada com as nas raízes (Figura 7). Em muitas **espécies de gimnospermas** e em **algumas dicotiledôneas**, a **divisão e o alongamento das células** ocorre alguns **centímetros abaixo do ápice**. Nas **gramíneas**, a atividade meristemática é restrita à **base de cada entrenó**, justamente acima do nó, região conhecida como **meristema intercalar**. As regiões dos entrenós, contém células maduras na parte superior e células jovens, derivadas do meristema intercalar, na parte basal. Diversas plantas, principalmente espécies arbóreas e arbustivas, em função da atividade de meristemas secundários (meristemas laterais) apresentam crescimento do diâmetro dos caules (Taiz et al. 2017).

Em folhas de dicotiledôneas, o processo de divisão celular é paralisado bem antes de a folha atingir o seu completo crescimento, frequentemente quando ela está com metade ou menos do seu tamanho final. Por exemplo, em folhas primárias de feijão, a divisão celular se completa quando a folha alcança menos de um quinto de sua área final, indicando que 80% da expansão foliar é causada somente pelo crescimento de células previamente formadas. Este crescimento ocorre em toda a área da folha, porém de maneira não uniforme (Taiz et al., 2017).

A obtenção dos dados sobre o crescimento vegetal é de extrema relevância para estudos de diversificadas áreas as quais podem conter abordagens científicas, técnicas ou produtivas. É possível analisar todas as características relacionadas com o crescimento, porém, **o aumento no tamanho e na massa** são as mais comumente avaliadas.

Os aumentos em tamanho são frequentemente obtidos pela medição da expansão em uma única direção, tais como **altura e diâmetro de caules, ou área das folhas**. Os **aumentos em massa** são obtidos pela rápida pesagem de partes da planta ou da planta inteira e expressos como **massa fresca**. A massa fresca é altamente atrelada ao status hídrico da planta, portanto, a pesagem deve ser a mais rápida possível para minimizar a perda de água e não interferir no resultado. Portanto, quando se pretende obter os dados de crescimento relacionados ao aumento de massa em uma planta, opta-se preferencialmente pela obtenção dos dados de massa seca, os quais são mensurados após a secagem do material vegetal por um período de 24 a 48 horas em temperaturas que variam entre 70 a 80 °C.

Estruturas como folhas, flores e frutos crescem até um tamanho específico, senescem e morrem, caracterizando o **crescimento determinado**; em contrapartida, caules e raízes crescem continuamente pelas atividades dos meristemas apicais caracterizando o **crescimento indeterminado**.

Embora um meristema indeterminado possa morrer, ele é potencialmente imortal. Porém, a morte é o destino das estruturas determinadas. Quando uma gema caulinar, apical ou axilar, passa da fase vegetativa para a reprodutiva, ela se torna determinada. Em conformidade com o disposto em Taiz et al. (2017), os tipos de crescimento determinado e indeterminado também são aplicados às plantas inteiras, que recebem as seguintes denominações:

- Espécies **monocárpicas** florescem somente uma vez e morrem; e
- Espécies **policárpicas** florescem mais de uma vez antes de morrer.

As plantas com crescimento determinado, as quais produzem um certo número de folhas, flores, frutos, sementes para depois morrerem, são comumente denominadas de plantas anuais, como, por exemplo, o milho (*Zea mays*) (Taiz et al. 2017). No entanto, algumas espécies anuais, como o feijão-caupi (*Vigna unguiculata*), podem continuar crescendo vegetativamente, mesmo após o florescimento. Neste caso, é comum se referir a esta espécie como de crescimento indeterminado.

Algumas plantas, podem permanecer por muitos anos em estágio vegetativo até florescer uma única vez e logo após morrer, como é o caso da ***Agave americana*** e muitos **bambus** (Bambusae), que vivem mais de meio século antes de florescer, senescer e morrer (Taiz et al. 2017). Essas plantas são exemplos típicos de espécies **monocárpicas** perenes, que vivem mais de duas estações de crescimento.

As espécies **policárpicas**, que são por definição plantas perenes que envolvem principalmente arbustos e arbóreas pois apresentam no decorrer de seu ciclo de vida diversas emissões de flores, NÃO CONVERTEM TODOS OS SEUS MERISTEMAS VEGETATIVOS EM ESTRUTURAS REPRODUTIVAS de crescimento determinado.

Algumas espécies perenes podem **utilizar apenas as gemas axilares para a formação de flores**, mantendo a **gema terminal vegetativa**. Ou, alternativamente, a **gema terminal pode florescer** enquanto as **axilares permanecem vegetativas**.

Nos primeiros anos de vida, estas espécies permanecem no **estádio juvenil** (JUVENILIDADE) e tornam-se reprodutivas somente após atingir uma certa idade (a duração da fase juvenil varia de acordo com a espécie). Muitos são os exemplos de arbustos e árvores com esse tipo de crescimento (acerola, cajueiro, mangueira, juazeiro, ipê, pau-d'arco, etc.; (Taiz et al. 2017).

3.1.1. Divisão celular

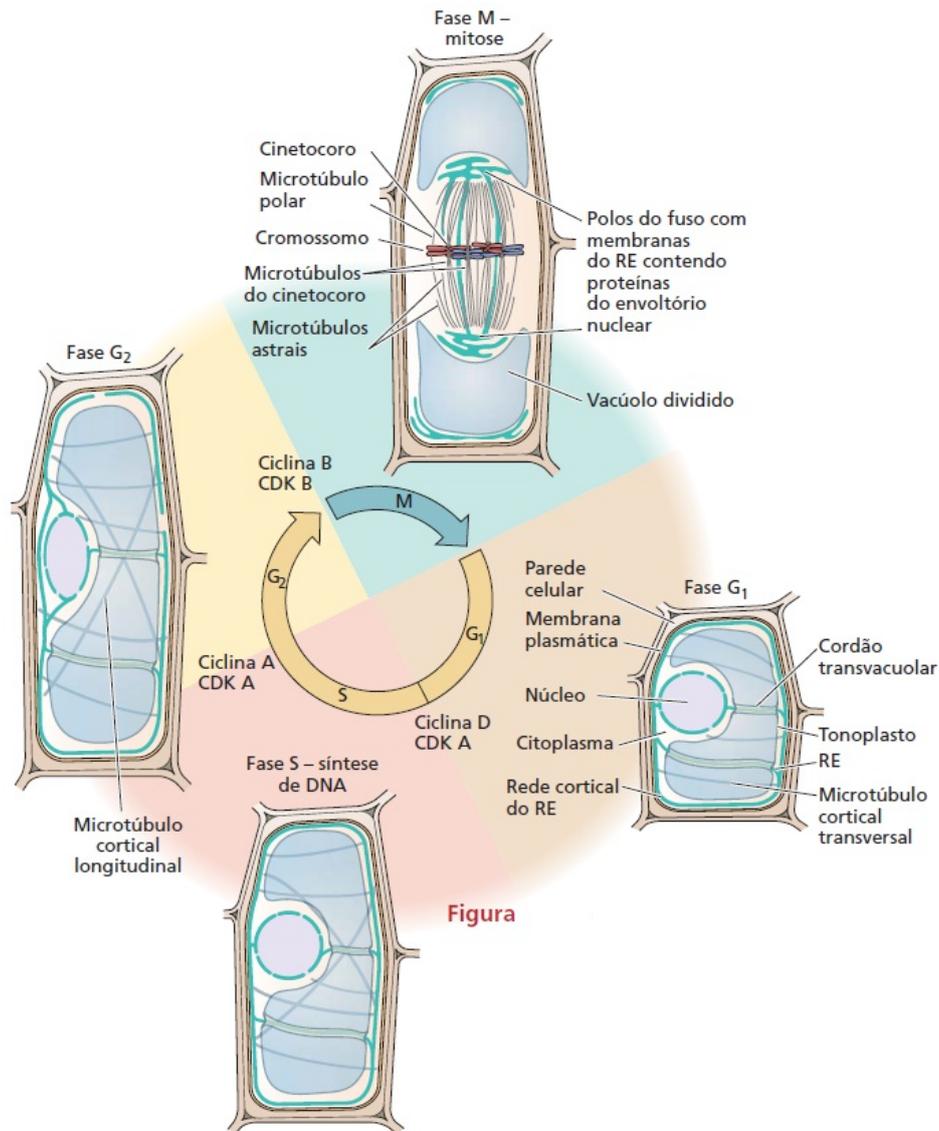
Tal qual qualquer célula eucariótica, a divisão celular em plantas ocorre em duas etapas: **MITOSE E CITOCINESE**. Recapitulando rapidamente, o ciclo celular é composto por quatro fases que são denominadas de G₁, S, G₂ e M. As fases G₁, S e G₂, referidas como interfase e ocorrem entre as divisões. Na fase G₁, ocorre a preparação para a replicação do DNA; na fase S ocorre a replicação do DNA, e na fase G₂ ocorre a preparação para a próxima divisão. E, finalmente, na fase M, ocorre a mitose. No decorrer da divisão de uma célula vegetal, a partir de uma estrutura denominada fragmoplasto, inicia-se a formação das novas paredes celulares que comporão as células filhas.

Observe na *Figura 8*, que a sucessão de etapas entre uma divisão celular e outra é denominada **ciclo celular**. O tempo necessário para completar o ciclo celular é altamente variável, depende do tipo de célula e de sinais fisiológicos e ambientais, contudo, a duração da fase G1 do ciclo celular é a mais variável (Taiz et al. 2017).

Os **principais pontos de controle da divisão celular** são: as **transições entre as fases G1 e S e G2 e M (mitose)**. Auxinas e **citocininas** são fitormônios que promovem a divisão celular, onde atuam acelerando o ciclo celular, e são essenciais para a regulação da atividade dos meristemas. Estes fitormônios ativam enzimas-chave que controlam transições entre as diferentes fases do ciclo celular e promovem a **passagem de G1 para S e de G2 para M**. O **ácido abscísico** inibe a passagem de G1 para S (Taiz et al. 2017). As enzimas que controlam as transições entre as diferentes fases do ciclo celular são as proteínas quinases dependentes de ciclina – CDKs, do inglês cyclin-dependent kinses.

Os padrões de divisão celular, que são iniciados no embrião e nos meristemas, são subsequentemente amplificados e modificados pela expansão celular, produzindo, como consequência, órgãos com formas e dimensões características. (Kerbaudy, 2008).

Finalizada a divisão celular, subunidades de tubulina remanescentes do fuso mitótico se reorganizam perpendicularmente ao plano de divisão celular. Esses microtúbulos, coletivamente chamados de fragmoplasto, orientam pequenas vesículas secretoras do Complexo de Golgi no plano de divisão da célula. As vesículas se fundem formando a placa celular que gradualmente cresce em direção às membranas laterais da célula em divisão, com as quais se fundem. As membranas da placa celular formam as novas membranas das células filhas e o conteúdo original das vesículas de Golgi formam a lamela média entre elas. Uma vez completada a fusão, cada célula filha deposita os polissacarídeos das novas paredes primárias. (citocinese; Hopkins e Hüner, 2008).



Figura

Figura 8. Esquema mostrando o ciclo celular em uma célula vegetal vacuolada (célula de fumo). A ciclina D e a quinase dependente de ciclina A (CDK A) regula a transição da fase G₁ para a fase S; a ciclina A e a CDK A regulam a transição da fase S para a fase G₂; e a ciclina B e a quinase dependente de ciclina B (CDK B) regulam a transição da fase G₂ para a fase M. Lembre-se que, as auxinas e as citocininas atuam no controle da transição das fases G₁ para S, e G₂ para M, por ativarem as ciclinas D e B e a CDK A e CDK B, que atuam nas transições das citadas fases. (Fonte: Taiz et al. 2017)

3.1.2. Expansão celular

Após finalizada a divisão celular, as novas células passarão pelo processo de expansão. As células vegetais possuem a especificidade de serem limitadas por paredes celulares, as quais interferem diretamente no processo de expansão. Para melhor compreensão da expansão das

células vegetais, é extremamente relevante pontuar algumas características das paredes celulares.

A composição, a estrutura e as propriedades físico-químicas das paredes celulares diferem significativamente entre as células jovens e maduras (diferenciadas). Células jovens apresentam apenas **parede primária** e as células diferenciadas, que já alcançaram o seu tamanho máximo, apresentam adicionalmente uma **parede secundária**. Importante ressaltar que a **EXPANSÃO CELULAR SOMENTE OCORRE EM CÉLULAS JOVENS AS QUAIS POSSUEM SOMENTE PAREDES PRIMÁRIAS**.

As paredes celulares conferem força e rigidez, condição necessária para a manutenção da forma e suporte das plantas, propiciam a interligação entre células vizinhas, participam da comunicação intercelular e possuem um papel importante na movimentação de água nas plantas.

As paredes celulares são constituídas por polissacarídeos classificados em três grupos: Celulose, pectina e Hemiceluloses (xiloglucanos de ligações cruzadas). A celulose, principal componente fibrilar da parede, é constituída por polímeros de glicose unidos por ligações β (1 \rightarrow 4) que formam longos cilindros (microfibrilas de celulose) insolúveis em água e com alta resistência à tensão. As microfibrilas de celulose são imersas em uma matriz altamente hidrofílica composta de **pectina, hemiceluloses (xiloglucanos) e proteínas** (Figura 9).

A pectina é o nome dado a um grupo complexo e diverso de polissacarídeos hidrofílicos e formadores de gel, ricos em resíduos de açúcares ácidos. Muitas pectinas são rapidamente solubilizadas da parede com água quente ou com quelantes de cálcio.

Os polissacarídeos de parede do terceiro grupo são coletivamente denominados hemiceluloses ou xilogucanos de ligações cruzadas que se emaranham nas microfibrilas de celulose possibilitando o arranjo da parede celular.

A liberação de oligossacarídeos das pectinas durante um ataque fúngico aos tecidos vegetais induz uma resposta de defesa que limita a invasão de patógenos. As paredes celulares primárias também podem conter de 2 a 10% de proteínas não enzimáticas. Dentre as proteínas integrantes das paredes destacamos as **EXPANSINAS** e as **EXTENSINAS**, envolvidas no **afrouxamento da parede que é essencial para o processo expansão celular** (Taiz et al. 2017).

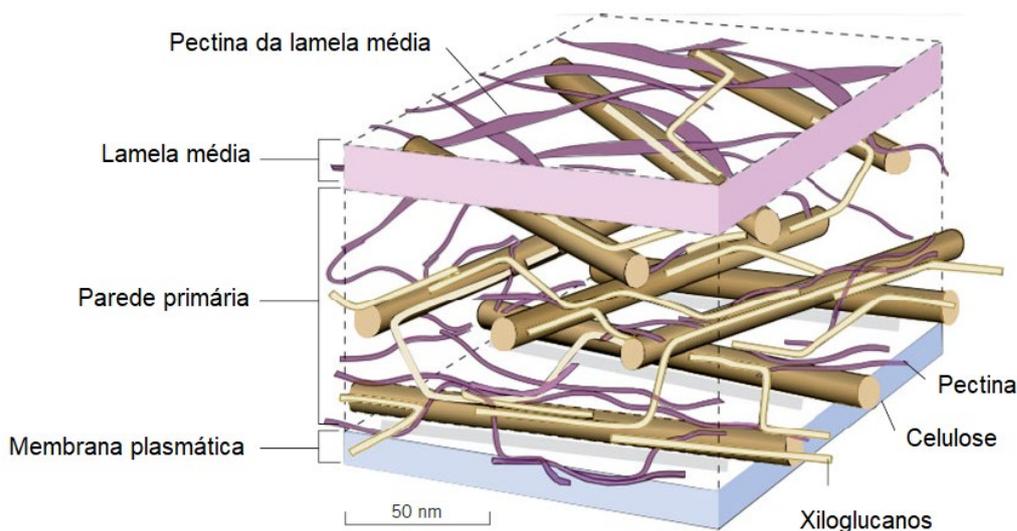


Figura 9. Modelo de arranjo da estrutura da parede celular com as microfibrilas de celulose, interligadas pelos xiloglucanos (hemiceluloses) e pectinas. Não estão representadas as proteínas (Hopkins e Hüner, 2008).

As células vegetais, antes de alcançarem a maturidade, podem expressar um aumento de volume entre 10 a 100 vezes, alcançando uma expansão de até 10.000 vezes em relação ao seu volume inicial, como ocorre, por exemplo, com os elementos de vaso do xilema. Importante destacar que a expansão celular acontece sem nenhuma perda da integridade da parede e sem alteração da espessura (Taiz et al, 2017).

Nas células em crescimento, as paredes celulares devem ser suficientemente maleáveis para permitir a expansão celular (Hopkins e Hüner, 2008). O controle das propriedades da parede regula o crescimento diferencial das células, proporcionando uma diversidade de tamanhos e formas. O hormônio vegetal **auxina estimula o alongamento celular porque aumenta a extensibilidade da parede**. No entanto, o afrouxamento da parede celular não é suficiente para que aconteça a expansão, sendo a **PRESSÃO DE TURGOR QUE É EXERCIDA PELA ENTRADA DE ÁGUA NA CÉLULA, CONSIDERADA A FORÇA MOTRIZ DA EXPANSÃO CELULAR**. Dessa forma, a **disponibilidade de água** e o **aumento da extensibilidade da parede**, durante a etapa de expansão celular, **contribuem para o tamanho final das células vegetais**.

Alguns fatores influenciam a taxa de **expansão** celular, uns são de natureza **intrínseca**, tais como, o **tipo de célula**, a **idade da célula**, e a **presença dos fitormônios auxina e giberelinas**, e outros de natureza **extrínseca** (ambiental) como a **disponibilidade de água, luz, temperatura e gravidade**. O controle da expansão celular é essencial para os processos morfogênicos nos vegetais, já que a morfologia do órgão é determinada pelo tamanho, forma e número de células

(Kerbauy, 2008). As células dos caules e raízes primárias se expandem quase que inteiramente por alongamento (tipo de expansão celular que ocorre em direção longitudinal). O **balanço estritamente regulado entre rigidez e flexibilidade da parede celular** é essencial para a regulação do crescimento diferencial, que resulta na diversidade de tamanho e formas das células vegetais. Em que pese a estrutura básica comum, as paredes celulares são muito dinâmicas e a sua composição muda mesmo numa única célula ao longo do tempo (Majda e Robert, 2018).

Portanto, está claro que a extensibilidade da parede é um dos pontos fundamentais para que aconteça a expansão celular. Logo, é preciso entender de que maneira ocorre a **extensibilidade das paredes celulares**. Acima foi citado que o afrouxamento das paredes celulares é uma consequência da atividade das enzimas EXPANSINAS e EXTENSINAS, as quais são ativadas, respectivamente pela ação dos hormônios auxina e giberelina, de acordo com os mecanismos descritos abaixo:

A **auxina estimula a atividade das bombas de prótons** localizadas nas membranas plasmáticas (**H⁺-ATPases**) promovendo a **acidificação do apoplasto**, condição ideal para a **ativação das enzimas expansinas**. As expansinas atuam afrouxando **as conexões entre as microfibrilas de celulose e as hemiceluloses da parede**, permitindo o **deslizamento mútuo e afastamento das microfibrilas de celulose** entre si, **umentando assim a extensibilidade da parede** (Majda e Robert, 2018).

Além de estimular a atividade das bombas existentes, a auxina estimula a transcrição dos genes que codificam a síntese de novas H⁺-ATPases, bem como de outras proteínas associadas à síntese de componentes da parede celular. Outra consequência relevante da acidificação do apoplasto, para a expansão celular, é a **ativação de canais de influxo de potássio (K⁺)** ocasionando aumento deste íon no citosol e **redução do potencial hídrico, favorecendo a entrada de água e aumento da pressão de turgor** (Figura 10).

A auxina também atua induzindo a expansão celular de forma indireta por estimular a síntese de outro hormônio denominado giberelina nas regiões dos entrenós dos caules. A giberelina estimula a atividade da enzima xiloglucano endotransglicosidase (XET) que promove uma alteração no arranjo dos xiloglucanos das paredes celulares primárias. Em plantas eudicotiledôneas, o xiloglucano é o principal componente da parede primária, e ocorre o afrouxamento da parede celular como consequência da atividade da XET que promove a quebra das ligações que unem os xiloglucanos à celulose.

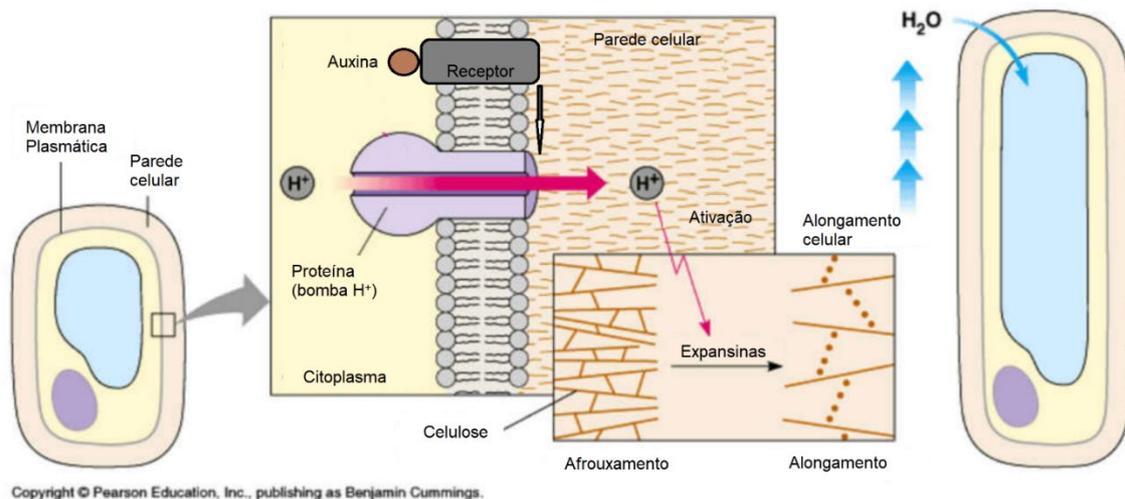


Figura 10. Papel das auxinas no aumento da extensibilidade da parede celular primária numa célula em expansão. As auxinas aumentam a extrusão H^+ porque estimulam a atividade das H^+ ATPases da plasmalema, acidificando a parede celular. A acidificação promove a abertura de canais de K^+ , o que contribui para a manutenção do turgor celular. A acidez da parede, por sua vez, estimula a atividade das proteínas expansinas que promovem o deslizamento de microfibrilas de celulose entre si ao atuarem sobre ligações não covalentes entre os polissacarídeos da parede (Hopkins & Hüner, 2008).

3.1.3 Diferenciação celular

Diferenciação é um termo qualitativo, que reflete um processo de **especialização celular**. A diferenciação ocorre quando uma célula em divisão produz duas novas células que serão destinadas a assumir diferentes características anatômicas e diferentes funções. Por exemplo, nos estádios iniciais de desenvolvimento da plântula, a divisão do zigoto produz células que originarão as raízes e outras que originarão a parte aérea. Células não especializadas de parênquima se diferenciam e produzem vasos do xilema e elementos crivados do floema, cada tipo com sua morfologia distinta e funções especializadas. Importante ressaltar que esta separação é artificial, porque as células se diferenciam enquanto crescem, ou seja, a diferenciação de uma célula em tecidos especializados acompanha o processo de alongamento celular.

Em algumas situações uma célula vegetal que já esteja diferenciada pode passar pelo processo de dediferenciação propiciando assim que elas voltem a funcionar como uma célula meristemática. Esta capacidade de se dediferenciar demonstra que células diferenciadas

(maduras) retêm toda a informação genética requerida para o desenvolvimento de uma planta inteira, uma propriedade conhecida como **totipotência**.

A totipotência celular é uma característica dos vegetais extremamente empregada para a produção de clones pela técnica denominada cultura de tecidos ou cultivo in vitro. O princípio da técnica é a utilização de uma célula vegetal madura que esteja viável e contenha núcleo para a formação de um novo indivíduo.

4. Controle do crescimento e do desenvolvimento

Conforme foi descrito nos tópicos anteriores, distintos processos ocorrem no crescimento e no desenvolvimento dos vegetais. Logo, a ordenação destes processos exige a ocorrência de controles que podem ser **ENDÓGENOS E EXÓGENOS**

O **controle endógeno do nível intracelular** envolve MUDANÇAS NO PADRÃO DE EXPRESSÃO GÊNICA que influenciam as atividades celulares, alterando os tipos de proteínas que são traduzidas nas células; e o **controle endógeno do nível intercelular** envolve a participação dos FITORMÔNIOS em conformidade com os papéis que eles desempenham no controle da atividade de grupos de células.

O controle exógeno envolve a participação de fatores externos ao organismo, em especial FATORES AMBIENTAIS. Logo, a determinação do desenvolvimento global das plantas é devido à interação destes três tipos de controle.

4.1. Controle genético do desenvolvimento

A totipotência indica que toda a informação genética requerida para o desenvolvimento de uma planta está contida dentro do núcleo de cada célula, mesmo que esta seja altamente diferenciada, com exceção das células condutoras do floema que não possuem núcleo e as células mortas da planta, como, por exemplo, dos elementos de vasos do xilema.

Muitos genes têm expressão constitutiva, ou seja, são transcritos em TODAS AS CÉLULAS DAS PLANTAS. Esses genes codificam proteínas essenciais para o metabolismo básico das células, como metabolismo do carbono e metabolismo do nitrogênio e, portanto, são considerados como “genes de manutenção”. Porém, alguns genes são transcritos somente em determinados tecidos, determinadas células e em alguns estágios do desenvolvimento, e outros são transcritos em respostas a sinais ambientais ou alguns estresses, caracterizando a expressão diferencial de genes.

Em uma célula diferenciada os genes podem continuamente ter sua expressão induzida ou reprimida para viabilizar a ordenação do desenvolvimento vegetal por intermédio de uma programação gênica que proporciona a tradução de determinadas proteínas nos momentos apropriados. Pesquisas que utilizam técnicas modernas de biologia molecular evidenciam que a **expressão gênica** coordenada é um dos principais fatores da regulação do desenvolvimento em nível intracelular.

Nos organismos eucariotos, a expressão dos genes é dividida em cinco estágios principais: ativação gênica; transcrição (síntese de mRNA); processamento do RNA; tradução (síntese de proteínas); e processamento das proteínas. Cada etapa representa um ponto potencial no qual a expressão do gene pode ser regulada durante o desenvolvimento, sendo demonstradas evidências de controle na transcrição diferencial, na tradução e no processamento pós-traducional de proteínas.

4.2. Regulação hormonal do desenvolvimento

A forma e a função de um organismo multicelular dependem, em grande parte, da comunicação eficiente entre o vasto número de suas células constituintes. Nos vegetais, a regulação e a coordenação do desenvolvimento dependem, frequentemente, de sinais químicos enviados de célula para outra ou de uma parte da planta para outra

Os **hormônios vegetais** são **MENSAGEIROS QUÍMICOS** que atuam em resposta a um **sinal endógeno ou ambiental**. Este **sinal** pode ser proveniente de alguma modificação que ocorre no processo de desenvolvimento da planta (germinação ou dormência, passagem do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo, formação de sementes e frutos, senescência, queda de folhas, amadurecimento de frutos, etc.) ou no ambiente (alteração na umidade do solo, na temperatura do ar, na concentração de íons, luz, etc.).

As cinco principais classes de hormônios que regulam o desenvolvimento dos vegetais são: **Auxinas, Giberelinas, Citocininas Etileno e Ácido Abscísico**. No entanto, outras classes hormonais tem sido reconhecidas como reguladoras do desenvolvimento, tais como: os **brassinosteróides**, envolvidos em mudanças morfológicas induzidas pela luz e na expansão celular; **ácido jasmônico** e **ácido salicílico**, envolvidos na resistência a patógenos e na defesa contra herbívoros; e as **estrigolactonas**, envolvidas em interações na rizosfera e no controle da ramificação lateral das plantas.

Os sinais endógenos e exógenos que atuam no controle do desenvolvimento podem desencadear a produção de uma molécula hormonal em locais específicos da planta. Porém, para que a molécula hormonal consiga desencadear uma resposta é essencial que primeiramente ela seja percebida na célula-alvo (local onde ocorrerá a atuação do hormônio). A percepção de hormônio é feita pela presença de uma proteína receptora, geralmente localizada na membrana plasmática, e altamente específica, ou seja, cada hormônio tem o seu receptor.

Dentre as classes de hormônios, algumas atuam promovendo e outras atuam inibindo determinados processos do desenvolvimento da planta, podendo as mesmas atuarem isoladamente ou em conjunto (balanço hormonal), sinérgica ou antagonicamente.

5. Percepção e respostas à sinalização endógena e ambiental

A sequência de eventos iniciada pelos hormônios ou por um sinal ambiental pode geralmente ser apresentada em três estágios: a percepção do sinal (1); a via de transdução e amplificação do sinal (2); e a resposta final (3).

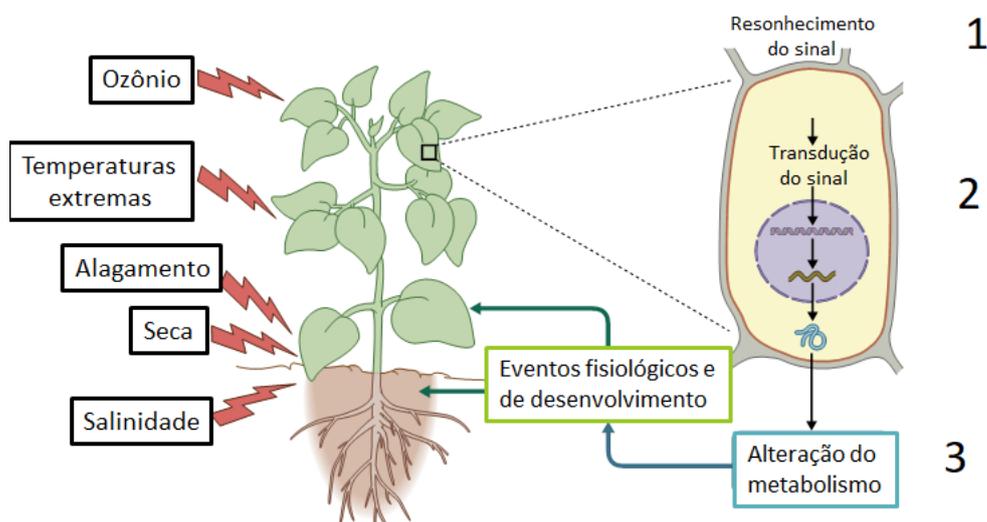


Figura 10. Mecanismo de sinalização e respostas das plantas (Buchanan et al., 2015).

5.1. Percepção do sinal

O sinal a que nos referimos pode ser alguma mudança no ambiente (alteração na umidade do solo, na temperatura do ar, na concentração de íons, luz, etc.) ou no desenvolvimento da planta (germinação ou dormência, passagem do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo, formação de sementes e frutos, senescência, queda de folhas, amadurecimento de frutos, etc.). Estes sinais podem induzir a produção de hormônios.

A **percepção do sinal** envolve o reconhecimento do hormônio por um **receptor** específico. Um determinado hormônio de planta pode se difundir de célula para célula através do simplasto ou do apoplasto. Em cada evento, a célula responsiva ao hormônio, conhecida como **célula alvo**, deve ser capaz de detectar a presença do hormônio, o que é feito através de **receptores**.

A detecção é acompanhada pela interação entre o hormônio e o receptor celular, o qual é específico para o hormônio e característico da célula alvo. Estes receptores são proteínas específicas que se ligam reversivelmente com o hormônio. A formação do complexo ativo hormônio-receptor, completa o estágio de percepção do sinal.

5.2. Transdução e amplificação do sinal

Nesse estágio, o complexo ativo hormônio-receptor inicia uma cascata de eventos bioquímico-moleculares que finalmente levam à resposta final. Nesse ponto, é importante distinguir duas classes de mensageiros. O hormônio é considerado um **mensageiro primário** porque ele identifica e inicia a mensagem original na superfície celular. Outras moléculas de sinalização (Ca^{2+} , Inositol trifosfato – IP₃, entre outros) são consideradas **mensageiros secundários**. Estes mensageiros secundários promovem a amplificação do sinal após a sua percepção pelo receptor, iniciando, assim, uma ou mais vias de transdução de sinal.

Muitas vias de transdução de sinais podem regular a síntese, atividade ou estabilidade de **fatores de transcrição**, proteínas que regulam a transcrições de genes, e podem desencadear ações promotoras ou inibidoras da transcrição. Algumas vias de transdução de sinais podem atuar no citoplasma, ativando ou inibindo proteínas já existentes ou modificando proteínas especializadas no transporte. Estas vias produzem respostas rápidas, em questão de minutos.

5.3. Resposta final

A resposta de cada célula para sinais identificados pelos hormônios depende de dois principais fatores: (1) do seu programa de desenvolvimento, isto é, os tipos de genes que estão sendo expressos no momento de exposição ao sinal; (2) da concentração de outras moléculas de sinalização (mensageiros secundários). Dependendo da velocidade da resposta, as vias de transdução de sinal podem provocar ou não alterações na expressão gênica. Em alguns casos, a resposta envolve alteração na atividade de enzimas pré-existentes ou na abertura de canais de íons. Em outros casos, a resposta envolve a ativação ou inibição de fatores de transcrição, os quais alteram a expressão gênica. As vias de transdução de sinais acoplam os sinais hormonais

específicos a respostas metabólicas e de desenvolvimento específicas, dependentes das células alvo.

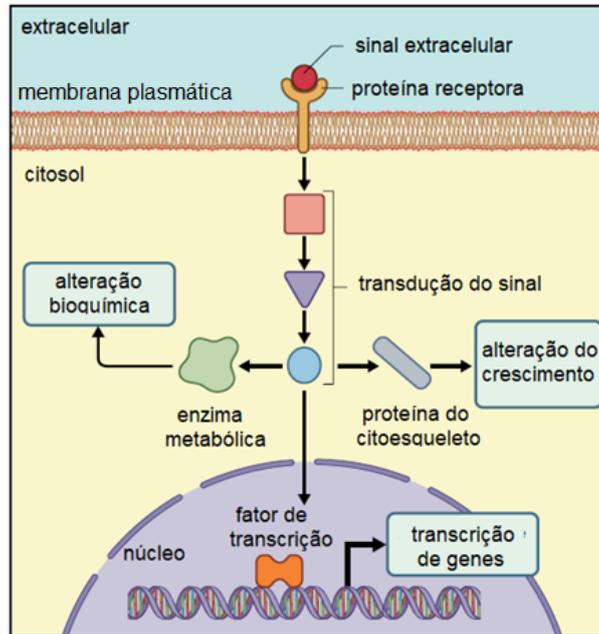


Figura 11. Mecanismo de sinalização e transdução de sinal em plantas (Buchanan et al., 2015).

6. Referências bibliográficas

BUCHANAN, B.B.; GRUISSEM, W.; JONES, R.L. **Biochemistry & molecular biology of plants**. 2ed., Oxford: Wiley, 1280p., 2015.

FOSKET, D.E. **Plant Growth and Development**. 1ed., San Diego:Academic Press Inc., 557p. 1994.

HOPKINS, W.G.; HÜNER, N.P.A. **Introduction to Plant Physiology**. 4ed. Wiley 523p. 2008.

KERBAUY, G. **Fisiologia Vegetal**. 2ed., Rio de Janeiro: Guanabara Kogan. 452p., 2012.

MAJDA, M.; ROBERT, S. The role of auxin in cell wall expansion. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, p. 1-21, 2018.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal**. 6ed., Porto Alegre: Artmed, 888p., 2017.

TAIZ, L.; ZIEGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5ed., Porto Alegre: Artmed, 918p., 2013.