

Fisiología Vegetal

Fisiologia Vegetal

Maria Terezinha Silveira Paulilo

Ana Maria Viana

Áurea Maria Randi



UNIVERSIDADE FEDERAL
DE SANTA CATARINA



UNIVERSIDADE
ABERTA DO BRASIL

Ministério da
Educação



Florianópolis, 2015.

Governo Federal

Presidente da República Dilma Vana Rousseff
Ministro de Educação Renato Janine Ribeiro
Diretor de educação a Distância/CAPES Jean Marc Georges Mutzig

Universidade Federal de Santa Catarina

Reitora Roselane Neckel
Vice-Reitora Lúcia Helena Martins Pacheco
Núcleo UAB/UFSC Sônia Maria Silva Corrêa de Souza Cruz
Pró-Reitoria de Graduação Julian Borba
Pró-Reitoria de Pós-Graduação Joana Maria Pedro
Pró-Reitoria de Pesquisa Jamil Assereuy Filho
Pró-Reitoria de Extensão Edison da Rosa
Pró-Reitoria de Planejamento e Orçamento Antônio Cezar Bornia
Pró-Reitoria de Administração Antônio Carlos Montezuma Brito
Pró-Reitoria de Assuntos Estudantis Denise Cord
Secretaria de Aperfeiçoamento Institucional Marcelo Minghelli
Secretaria de Cultura Zilma Gesser Nunes
Secretaria Especial de Gestão de Pessoas Elci Terezinha de Souza Junckes
Centro de Ciências da Educação Nestor Manoel Habkost
Centro de Ciências Biológicas Sonia Gonçalves Carobrez

Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância

Diretora Unidade de Ensino Sonia Gonçalves Carobrez
Coordenadora de Curso Viviane Mara Woehl
Coordenadora de Tutoria Leila da Graça Amaral
Coordenação Pedagógica LANTEC/CED
Coordenação de Ambiente Virtual Michel Kramer Borges

de Macedo

Comissão Editorial Viviane Mara Woehl, Alexandre Verzani Nogueira, Milton Muniz

Projeto Gráfico Material Impresso e on-line

Coordenação Prof. Haenz Gutierrez Quintana
Equipe Henrique Eduardo Carneiro da Cunha, Juliana Chuan Lu, Laís Barbosa, Ricardo Goulart Tredezini Straioto

Equipe de Desenvolvimento de Materiais

Laboratório de Novas Tecnologias – LANTEC/CED
Coordenação Pedagógica das Licenciaturas a Distância UFSC/CED/CFM
Coordenação Geral Marina Bazzo de Espíndola
Vice-Coordenação Carla Cristina Dutra Búrigo
Coordenação de Formação Carla Cristina Dutra Búrigo
Coordenação de Desenvolvimento de Materiais
Impressos e Multimídias Juliana Cristina Faggion Bergmann
Coordenação de Avaliação Zenilde Durli

Design Gráfico

Supervisão Roberto Gava Colombo
Adaptação do Projeto Gráfico Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
Diagramação Laura Martins Rodrigues, Robson Willian Fernandes.
Ilustrações Jean Menezes, Amanda Cristina Woehl, João Antônio Amante Machado, Kallani Bonelli, Cristiane Amaral, Maiara Ornellas Ariño, Liane Lanzarin, Grazielle S. Xavier, Tarik Assis Pinto, Rafael Naravan Kienen

Design Educacional

Supervisão Sila Marisa de Oliveira
Design Educacional Sila Marisa de Oliveira
Revisão gramatical Mirna Saidy

Copyright © 2015 Universidade Federal de Santa Catarina. Biologia/EaD/UFSC

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada sem a prévia autorização, por escrito, da Universidade Federal de Santa Catarina.

S007d

SOBRENOME, Nome.
Título do livro/Nome e Sobrenome do autor. Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2015. 182p. ilust.
inclusa bibliografia.
ISBN:07.007.007-7
1. Temática 2. Temática - subtema 3. Temática I.Tema II.Tema

CDU 007.07

Catalogação na fonte elaborada na DECTI da Biblioteca Universitária da Universidade Federal de Santa Catarina.

Sumário

Apresentação	09
1. Relações Hídricas	13
1.1 Introdução	15
1.2 Propriedades físico-químicas da água	18
1.3 Movimentação da água	21
1.4 O caminho da água pela planta	24
1.5 O processo da transpiração é estritamente dependente da anatomia foliar	27
1.6 Fatores ambientais que afetam a transpiração	29
Resumo	30
Referências	31
2. Nutrição mineral	33
2.1 Introdução	35
2.2 Métodos de estudo em nutrição mineral.....	35
2.3 Elementos essenciais.....	36
2.4 Determinação da concentração crítica de um elemento mineral no tecido vegetal.....	38
2.5 Agentes quelantes	39
2.6 Função dos nutrientes e sintomas de deficiência.....	41
2.6.1 Nitrogênio.....	41
2.6.2 Fósforo.....	42
2.6.3 Potássio	42
2.6.4 Enxofre.....	43
2.6.5 Nitrogênio.....	43
2.6.6 Magnésio	44

2.6.7 Ferro	44
2.6.8 Boro.....	44
2.6.9 Cobre.....	45
2.6.10 Zinco.....	45
2.6.11 Manganês	46
2.6.12 Molibdênio.....	46
2.6.13 Cloro	46
2.6.14 Níquel.....	46
Resumo.....	48
Referências	48
3. Assimilação e fixação biológica do nitrogênio	51
3.1 Introdução.....	53
3.2 Origem do nitrogênio das proteínas	53
3.3 Organismos que fazem a fixação biológica do nitrogênio.....	55
3.4 Fixação simbiótica do nitrogênio em leguminosas	55
3.5 Bioquímica da fixação do nitrogênio	56
3.6 Destido da amônia formada a partir da fixação do nitrogênio	58
3.7 Nitrogênio fixado nos nódulos	58
3.8 Assimilação do nitrogênio em plantas que não fazem associação simbiótica.....	60
Resumo.....	61
Referências	61
4. Absorção de nutrientes minerais pelas raízes de plantas	63
4.1 Introdução.....	65
4.2 Mecanismos de absorção de nutrientes pelas raízes.....	66
4.3 Transporte e redistribuição dos nutrientes	70
Resumo.....	71
Referências	72
5. Fotossíntese.....	75
5.1 Introdução	77
5.2 A energia solar	78
5.3 O mecanismo da fotossíntese	80
5.4 Princípios básicos de captura de luz pelos pigmentos fotossintetizantes	82
5.5 Fixação do carbono atmosférico pelo processo fotossintético	85
<i>Plantas C3</i>	85

<i>Plantas C₄</i>	85
<i>Plantas CAM</i>	88
5.6 Fotorrespiração.....	89
5.7 Fatores que afetam a fotossíntese.....	90
Resumo.....	92
Referências	94
6. Transporte no floema	97
6.1 Introdução.....	99
6.2 Carregamento no floema	99
6.3 Descarregamento do floema.....	102
6.4 Transporte de substâncias pelo floema	102
Resumo.....	104
Referências	105
7. Regulação do crescimento e do desenvolvimento	107
7.1 Introdução	109
7.2 Mecanismo de ação dos hormônios	110
7.3 A descoberta dos cinco primeiros grupos de hormônios vegetais	112
7.3.1 Auxinas	112
7.3.2 Giberelinas.....	112
7.3.3 Citocininas	114
7.3.4 Etileno	114
7.3.5 Ácido abscísico.....	115
7.4 Locais de síntese e transporte de hormônios	116
7.5 Principais efeitos fisiológicos de auxinas	118
7.6 Principais efeitos fisiológicos de giberelinas	122
7.7 Principais efeitos fisiológicos de citocininas	123
7.8 Principais efeitos fisiológicos do etileno	125
7.9 Principais efeitos fisiológicos do ácido abscísico	128
Resumo	130
Referências	131
Bibliografia recomendada	132
8. Fotomorfogênese	135
8.1 Introdução	137
8.2 Os principais fotorreceptores	138
8.2.1 Os fitocromos.....	138
8.2.2 Pigmentos que absorvem luz azul.....	143

Resumo	147
Referências	148
Bibliografia recomendada	148
9. Floração.....	151
9.1 Introdução.....	153
9.2 Indução da floração pelo fotoperíodo	155
9.3 Indução da floração pela vernalização.....	160
9.4 Hormônios envolvidos com floração.....	161
Resumo.....	162
Referências	164
Bibliografia recomendada	164
10. Germinação de sementes.	167
10.1 Introdução.....	169
10.2 Formação e estrutura das sementes	169
10.3 Fatores necessários à germinação	173
10.4 Eventos metabólicos durante a germinação	175
10.5 Dormência e controle da germinação.....	177
<i>10.5.1 Dormência imposta pelos tecidos extraembriónários ou exógena.....</i>	<i>178</i>
<i>10.5.1 Dormência do embrião ou endógena.....</i>	<i>179</i>
Resumo.....	181
Referências	182
Bibliografia recomendada	182

Apresentação

O objetivo geral da Fisiologia Vegetal é o conhecimento dos processos relacionados à vida das plantas. As plantas germinam, crescem, desenvolvem-se, tornam-se adultas, reproduzem-se e morrem. Desde quando uma planta começa a existir como zigoto, até a sua morte, o que pode ocorrer dentro de um ano ou vários milênios, dependendo da espécie, vários processos ocorrem dentro dela. Água e solutos movem-se através de caminhos especiais em várias direções dentro das plantas; milhares de reações químicas ocorrem dentro de cada célula vegetal, transformando água, sais minerais, oxigênio e carbono do ambiente em substâncias, tecidos e órgãos. Mudanças qualitativas no crescimento vão ocorrendo, levando à formação de flores, frutos e sementes. Um dos objetivos específicos da Fisiologia Vegetal é o estudo de todos estes processos.

Como o ambiente exerce um papel fundamental sobre o funcionamento de uma planta, modificando as respostas fisiológicas e mesmo influenciando diretamente o desenvolvimento, outro objetivo específico da Fisiologia Vegetal é conhecer o efeito do ambiente como regulador e controlador dos processos que ocorrem nas plantas.

Há uma tendência em considerar as plantas como algo inerte, passivo e inativo. Entretanto, as plantas enfrentam os mesmos problemas que os animais em relação a como obter nutriente e água, como sobreviver em condições ambientais extremas e como garantir a reprodução e a sobrevivência da próxima geração. O fato de as plantas produzirem seu próprio alimento (seres autotróficos) e suas necessidades básicas – luz, gás carbônico, água e sais minerais – estarem por toda parte, condicionou sua evolução como organismos sésseis, não havendo pressão seletiva para a mobilidade destes organismos, como ocorreu com os animais, mas, assim como estes, as plantas estão sempre monitorando seu ambiente e respondendo aos sinais ambientais.

Como para os animais, a luz é também um meio de informação para as plantas, e estas contêm sensores ópticos (pigmentos) que percebem e respondem

à direção da luz, à sua cor (i.e., os comprimentos de onda nela contidos) e à sua duração. As plantas são sensíveis ao toque, com algumas respostas tão rápidas quanto os movimentos animais. Elas também respondem à direção da gravidade e percebem mudanças de temperatura. Os sinais ambientais que variam regularmente ao longo do ano - como duração do dia ou épocas chuvosa e seca – são também por elas percebidos, o que as possibilita sincronizar seu ciclo de vida com os ciclos sazonais de seu ambiente. O estudo da fisiologia das plantas permite observar todos estes aspectos.

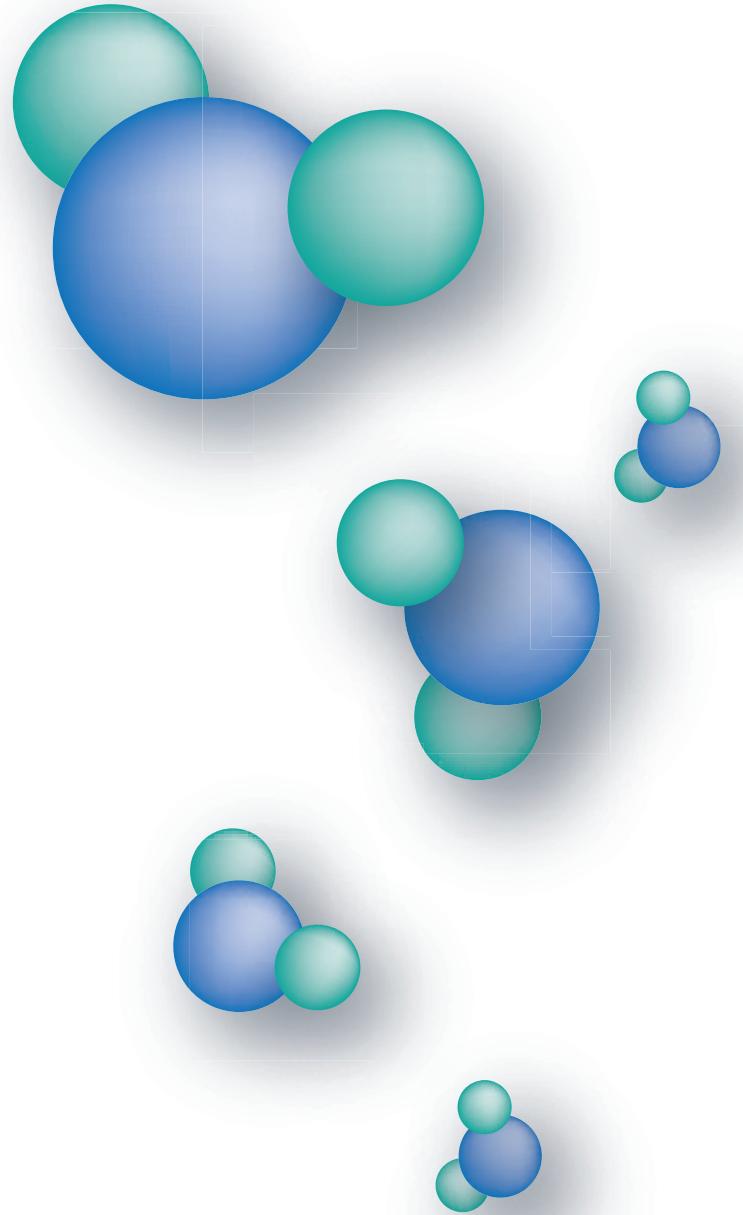
Este livro mostrará esse fascinante mundo dos processos vegetais, os quais estão incluídos nos diversos capítulos que o compõem.

Maria Terezinha Silveira Paulilo

Ana Maria Viana

Áurea Maria Randi

CAPÍTULO 1



Relações hídricas

Neste capítulo, veremos as funções que a água exerce no vegetal, suas propriedades físico-químicas importantes para a vida do vegetal, como ela é absorvida pela planta e como é transportada tanto de célula a célula como da raiz às folhas.

1.1 Introdução

A água é essencial à vida e é o principal constituinte dos seres vivos. O vegetal necessita da água em todas as fases do seu crescimento e do seu desenvolvimento, e seu conteúdo varia de acordo com o tipo ou a idade do órgão vegetal. A água é o recurso mais abundante, mas também o mais limitante; assim, tanto a distribuição das plantas como a produtividade agrícola são controladas principalmente pela disponibilidade de água.

Sabe por que a água é essencial à vida das plantas? Porque a água exerce inúmeras funções fisiológicas e ecológicas na planta. Para que haja atividade metabólica normal, as células devem conter pelo menos 65% de água.

Entre as principais funções fisiológicas da água para os vegetais, temos o **transporte de substâncias pelo vegetal**. Nesse transporte, uma proteína ou um nutriente vai da raiz às folhas ou vice-versa levado pela água. É também a água que **faz as células meristemáticas (células embrionárias) crescerem de tamanho**, pois é a força da água, quando a célula meristemática está túrgida (inchada), que estica suas paredes celulares, aumentando o tamanho dessas células (Figura 1.1). Já em células adultas, não meristemáticas, a força da água nas paredes celulares de uma célula túrgida (Figura 1.2) permite que **um tecido ou um órgão se sustente**, como se sustenta um balão de borracha cheio de água (Figura 1.3).

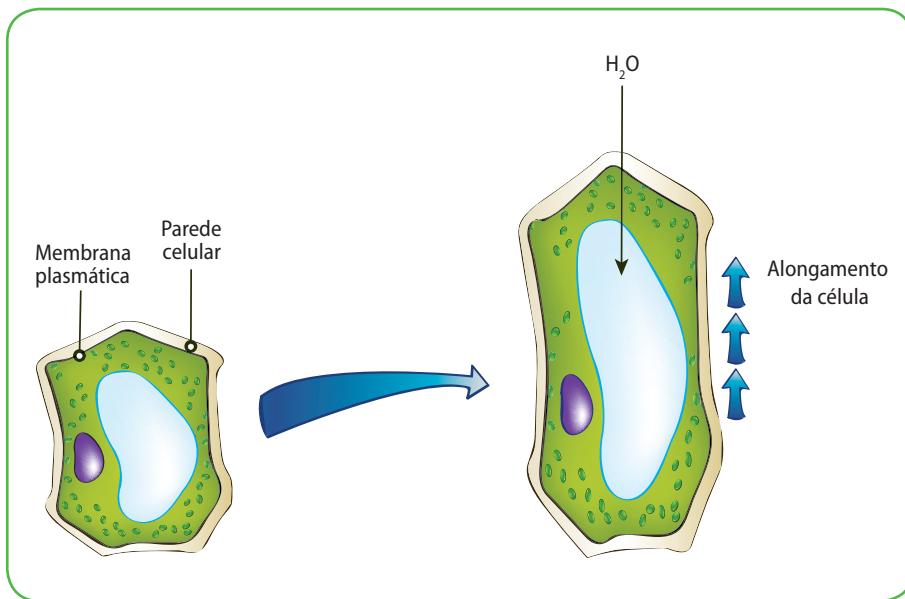


Figura 1.1 – Células meristemáticas não alongadas (à esquerda) e alongadas devido à turgidez celular (à direita).

Quando a temperatura aumenta no interior do vegetal, a água evapora, através das folhas, levando ao **refriamento vegetal**. Quando ocorre um frio ou calor repentino, a água atua como um **isolante térmico para as estruturas do vegetal**. Essa capacidade isolante da água impede alterações repentina da temperatura, evitando um possível dano ao vegetal. Além disso, em certas células a entrada e a saída da água também **permitem que órgãos e organelas se movimentem**, como as células estomáticas (Figura 1.4) e os folíolos de dormideira – *Mimosa pudica* L. (Figura 1.5).

Outra função da água é a **estabilização das estruturas de membranas e compostos**. Um exemplo disso é o que ocorre com os lipídios das membranas celulares. Os lipídios quando em meio aquoso organizam-se formando estruturas de maneira a minimizar o contato entre a cauda hidrofóbica do lipídio e o meio aquoso.

A água tem a capacidade de absorver e conservar o calor. Durante o dia, a água absorve parte do calor do Sol e o conserva até a noite, devolvendo gradualmente o calor absorvido ao ambiente.

Os fosfolipídios da membrana plasmática estruturam-se em duas camadas no meio aquoso, com a “cabeça” do fosfolipídio voltada para o meio aquoso e a cauda hidrofóbica voltada para a cauda hidrofóbica de outro fosfolipídio, formando a conhecida estrutura bimolecular da membrana plasmática.

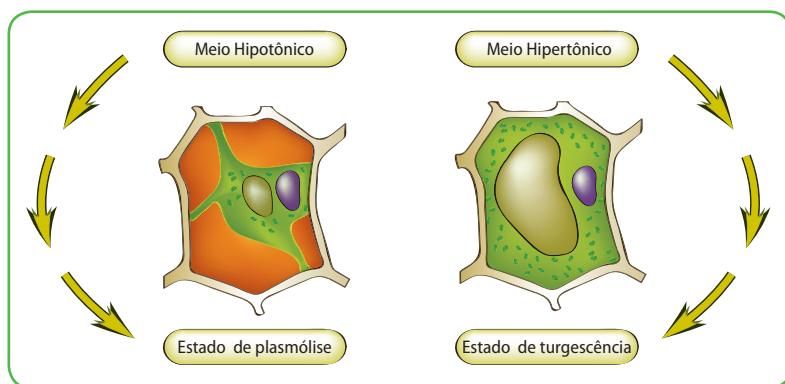


Figura 1.2 – Célula vegetal cheia de água (túrgida), à direita, e célula vegetal, murcha, à esquerda. As setas indicam a direção da pressão da água sobre as paredes celulares.



Figura 1.3 – Plantas de tapete (*Coleus* sp) com folhas que se autossustentam devido à turgidez celular (à esquerda) e com folhas caídas por causa do murchamento das células (à direita).

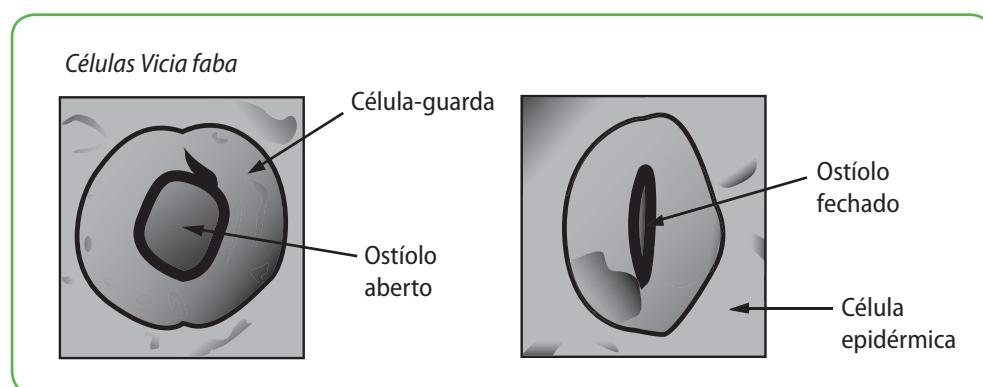


Figura 1.4 – Movimento das células estomáticas. Células-guarda afastadasumas das outras (à esquerda) devido à turgidez celular e mais próximas (à direita) por causa do murchamento celular.

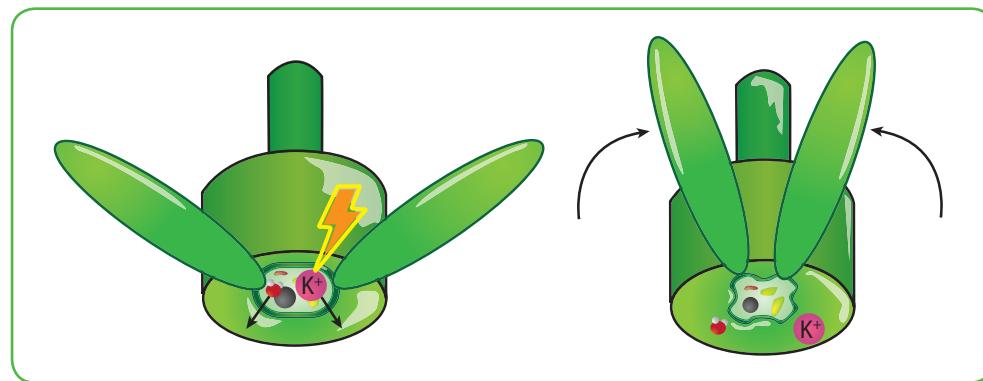
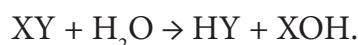


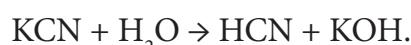
Figura 1.5 – Esquema de folíolos de dormideira mostrando a abertura dos folíolos (à esquerda) devido à turgidez das células na base dos folíolos e o fechamento destes (à direita) por causa do murchamento celular.

Outro exemplo é a manutenção da estrutura de proteínas. As proteínas estruturam-se de maneira que o lado não polar (hidrofóbico) das cadeias de aminoácidos minimize seu contato com a água. Dessa forma, no interior da estrutura proteica ficam os lados não polares das cadeias de aminoácidos.

A água também é **importante em reações químicas**. Ela é fonte de hidrogênio para produzir energia química (NADPH e ATP) durante o processo fotossintético. É também reagente básico nas reações de hidrólise e de ionização (por exemplo: a quebra de proteína em aminoácidos; a quebra de lipídios em ácidos graxos; a hidrólise do amido). As reações de hidrólise são caracterizadas pela dupla troca dos componentes da água com outro composto. Exemplo:



A formação do ácido cianídrico por hidrólise do cianeto de potássio pode ser assim representada:



Outra função da água é **dissolver substâncias** porque possui alta **constante dielétrica**.

Constante que mede a capacidade de um líquido em manter afastados (dissolver) os íons de um soluto quando em solução.

1.2 Propriedades físico-químicas da água

As inúmeras funções da água advêm de suas propriedades físico-químicas, as quais, por sua vez, advêm do fato da água ser uma molécula polar. A água é uma pequena molécula em forma de V, com a densidade dos elétrons em torno do átomo de oxigênio maior do que em torno dos átomos de hidrogênio (Figura 1.6).

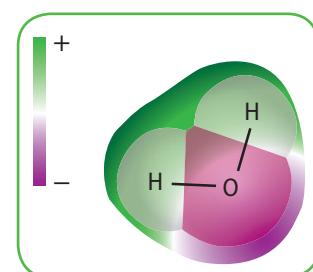


Figura 1.6 – Forma aproximada da molécula de água com a distribuição das cargas.

Essa diferença na densidade dos elétrons torna a água uma **molécula polar**, isto é, um lado da molécula é mais negativo (o do oxigênio) e o outro lado é mais positivo (o dos hidrogênios).

Devido a esta propriedade da água, a **polaridade**, as moléculas de água ligam-se através de **pontes de hidrogênio**. Outra propriedade da água é o seu **elevado calor latente de vaporização**. Isso porque as moléculas de água estão fortemente ligadas entre si. Essa propriedade está relacionada com o resfriamento do vegetal, pois quando a água evapora da superfície de uma planta, é retirada alta quantidade de energia dessa superfície vegetal, resfriando-a. A transpiração pode refrigerar a folha entre 10 a 15 graus em relação ao ar circundante.

O **alto calor específico** é a terceira propriedade. No caso da água, é necessária uma caloria para aquecer 1g de água em 1°C, nas condições normais de temperatura e pressão. Essa propriedade confere à água a capacidade de impedir que o tecido vegetal sofra mudanças bruscas de temperatura quando estas ocorrem no ambiente, funcionando como um isolante térmico. Sua **alta constante dielétrica** confere-lhe a propriedade de dissolver substâncias.

Molécula polar

Molécula que possui uma assimetria de cargas, apresentando maior concentração de carga negativa numa parte da molécula e maior concentração de carga positiva no outro extremo.

Ponte de hidrogênio

Ligações do átomo de hidrogênio de uma molécula de água com o átomo de oxigênio de outra molécula de água formando amontoados (*clusters*) de moléculas de água de vários tamanhos (Figura 1.7).

Calor latente de vaporização

É a quantidade de energia necessária para converter um grama de um líquido em vapor, que no caso da água é 44 Kjmol⁻¹.

Calor específico

É a quantidade de energia requerida para 1g de uma substância elevar 1°C.

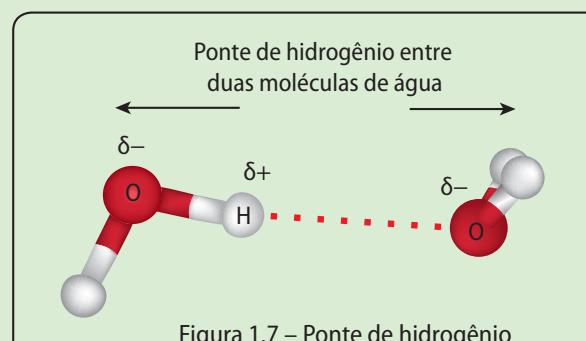


Figura 1.7 – Ponte de hidrogênio entre duas moléculas de água.

cias polares ou iônicas para formar soluções aquosas. **Todas as reações que ocorrem nos vegetais se dão em soluções aquosas.** A interação entre as moléculas do solvente (água) e as do soluto é que promove a dissolução da substância.

As propriedades de coesão, tensão superficial, força tênsil e adesão deram suporte à teoria que explica como a água sobe pela planta, das raízes às folhas. A **coesão** entre as moléculas de água é dada pelas pontes de hidrogênio, fazendo com que as moléculas fiquem ligadas entre si, questão já discutida no início deste tópico. Quando a água no estado líquido forma uma interface com o ar, devido à coesão entre as moléculas de água, as moléculas da interface são atraídas pelas moléculas da fase líquida (Figura 1.8), formando uma força de tensão, chamada tensão superficial. A **tensão superficial** é a causa de a água formar gotas, suportar o peso de pequenos insetos ou objetos em sua superfície.

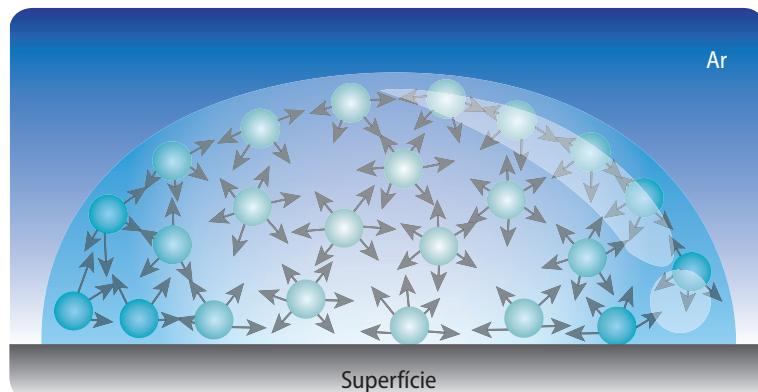


Figura 1.8 – As forças de atração entre as moléculas de água adjacente (setas internas) são maiores que entre as moléculas de água e ar (setas externas). Essa diferença faz com que as moléculas à superfície sejam “puxadas” para o interior da água líquida. Tensão superficial é a coesão das moléculas de água na interface arágua.

Tensão superficial

Na Física, a **tensão superficial** é um efeito que ocorre na camada superficial de um líquido que leva a sua superfície a se comportar como uma membrana elástica. As moléculas que estão no interior do líquido interagem com as demais em todas as direções (em cima, embaixo, nos lados e nas diagonais), por isso a resultante das forças que atuam sobre cada molécula é praticamente nula. Já as moléculas que estão na superfície só interagem com as moléculas que estão dentro do líquido porque não há nada em cima. Dessa forma, cria-se a tensão superficial. A tensão superficial está presente em situações interessantes: a) ao colocarmos cuidadosamente uma moeda pequena sobre a superfície da água, observamos que ela pode permanecer sobre a película superficial sem afundar no líquido, apesar de ser muito mais densa que a água; b) vários insetos (como os mosquitos), aranhas ou outros

animais podem pousar em cima da água sem afundar; c) a gota de água que se forma em uma torneira mantém sua forma devido à elasticidade na superfície da gota (Figura 1.9).



Figura 1.9 – Exemplos de situações que demonstram a tensão superficial da água.

A **força tênsil**, ou simplesmente **tensão**, também é resultado das ligações entre moléculas de água por pontes de hidrogênio. É definida como a capacidade de resistir a uma força de arraste sem se quebrar, ou ainda, é a tensão máxima a que uma coluna de qualquer material resiste sem se quebrar. A **adesão** é a propriedade que a água tem de aderir-se a superfícies sólidas eletricamente carregadas, como paredes celulares. Estas quatro propriedades, coesão, tensão superficial, força tênsil e adesão, conferem à água outra propriedade que é a **capilaridade**. A capilaridade é a ascensão da água por tubos de diâmetros muito finos, chamados por essa razão de tubos capilares (Figura 1.10).

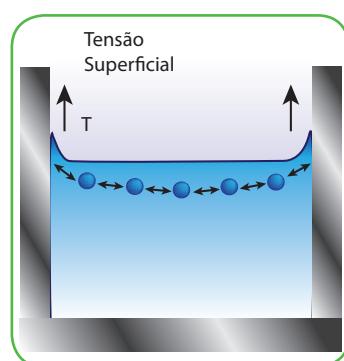


Figura 1.10 – Ação Capilar resultante da adesão e tensão superficial. A adesão da água nas paredes do recipiente faz uma força para cima nas laterais do líquido e resulta num menisco voltado para cima. A tensão superficial atua para manter a superfície intacta. Assim, em vez de apenas as laterais moverem-se para cima, a superfície toda do líquido é levada para cima.

1.3 Movimentação da água

O reservatório de água para as plantas é na maioria dos casos o solo, e a água movimenta-se deste para as raízes e, uma vez dentro da planta, movimenta-se de célula para célula, de tecido para tecido e de órgão para órgão. Dessa maneira, no estudo das relações hídricas nas plantas é importante conhecer o que governa o movimento da água. O movimento de moléculas de qualquer substância se dá através de dois processos conhecidos como **fluxo de massa** e **difusão**.

Em resposta a um gradiente de pressão.

O **fluxo de massa** pode ser definido como o movimento conjunto de partículas em resposta a um gradiente de pressão. Ocorre quando forças externas são aplicadas às moléculas de uma substância e estas tendem a mover-se na mesma direção. Um exemplo

é a subida de água por um canudo dentro de um copo com água, quando se aplica uma força de sucção na extremidade superior desse canudo. O fato de sugar o líquido é, na verdade, um processo que reduz a pressão na boca e, consequentemente, dentro do canudo. Assim, a pressão atmosférica exterior ao canudo passa a ser maior que a interior, de maneira que passa a empurrar o líquido até a nossa boca.

A **difusão** é o movimento de partículas de uma região para outra adjacente, motivada por um gradiente de potencial químico originado, por exemplo, de diferenças de concentração dessas partículas ao longo do espaço. Exemplos: difusão de moléculas de perfume no ar; difusão de íons sódio na água. Quando a difusão de água ocorre através de uma membrana permeável à água, mas impermeável a solutos (membrana semipermeável), esse movimento é chamado de **osmose**.

Em resposta a um gradiente de potencial químico.

O movimento por fluxo de massa ou difusão só ocorre se o potencial químico da água no local de origem for maior do que o potencial químico da água no local de destino. Dessa forma, se a água movimenta-se do solo para a raiz, é necessário que o potencial químico da água seja maior no solo que na raiz. Para entender o movimento da água, é necessário, portanto, que se entenda o que é potencial químico da água.

O **potencial químico** (μ) de qualquer substância e, portanto, também o da água, expressa a energia livre por mol de determinada substância. A energia livre, por sua vez, é dada pela energia cinética das moléculas da substância e mede a capacidade dessa substância de realizar trabalho. No estudo de relações hídricas, entretanto, o mais importante não é o potencial químico da água em si, mas o gradiente de potencial químico que faz a água movimentar-se de um local para outro. Diante disso, os fisiologistas vegetais criaram o conceito de **potencial de água**, que é a diferença entre o potencial químico da água num estado padrão e o potencial químico da água num estado que não o do estado padrão.

Por definição, o potencial da água pura, a zero de gravidade e à pressão atmosférica, é igual a zero e é simbolizado pela letra grega *psi* (Ψ) seguida de um **w** (inicial de água em inglês – *water*), Ψ_w .

Megapascal (MPa)

MPa = megapascal, unidade utilizada para expressar potencial hídrico.

MPa = N/mm² (newton por milímetro quadrado)

= 1 bf/pol² (*psi* = libra força por polegada quadrada)

= mmHg (milímetro de mercúrio (torr)).

1 bar = 76,00617 centímetros de mercúrio

1 bar = 100 kPa = 100 000 Pa

1 bar = 1 000 000 dina por centímetro quadrado

1 atm = 101 325 Pa = 1,01325 bar

≈ 1,033 atm ≡ 101 325 Pa

A unidade mais utilizada para expressar o potencial de água é o **megapascal (MPa)**, sendo 1 MPa = 10 bares = 9,87 atm. Estas unidades, MPa, bar e atm, são unidades que expressam força de pressão. O potencial de água é dependente de vários fatores, chamados componentes do potencial de água, como a concentração da substância, a pressão nela exercida, o efeito da gravidade e o de forças elétricas existentes no meio em que a água se encontra. Os componentes do potencial de água são:

- **Potencial de soluto:** Os solutos dissolvidos na água reduzem a energia livre da água, diminuindo o potencial de água. Esse efeito dos solutos é chamado de potencial de soluto ou potencial osmótico e é simbolizado por Ψ_L . O Ψ_L dentro do vacúolo de uma célula vegetal é da ordem de -0,1 a -0,3 MPa.
- **Potencial de pressão:** A pressão exercida sobre a água é denominada de potencial de pressão e é simbolizado por Ψ_p . Quando as células estão cheias de água (túrgidas), as paredes celulares exercem sobre a água que está dentro de uma célula cheia de água uma pressão positiva. O Ψ_p também pode ter valores negativos, como ocorre nos elementos de vaso do xilema quando a planta está transpirando. A pressão negativa é denominada de tensão.
- **Potencial mátrico ou matricial:** Sólidos ou substâncias insolúveis na água carregadas eletricamente, quando em contato com esta, atraem moléculas de água e diminuem o potencial de água. Quando a água está no solo ou dentro do vegetal, partículas do solo ou de constituintes celulares com cargas elétricas “prendem a água”, diminuindo sua capacidade de movimentar-se. Esse potencial é simbolizado por Ψ_m .
- **Potencial gravitacional:** A água no solo ou nos vegetais está sujeita à pressão da gravidade, simbolizada por Ψ_g . Entretanto, a importância do potencial gravitacional em raízes e folhas é

insignificante se comparado aos outros potenciais. Ele se torna significativo para o movimento ascendente de água pelo xilema em árvores muito altas. Em árvores de 100 metros de altura, como as sequoias gigantes, é necessária uma força de 1,0 a 1,5 MPa para vencer a força de gravidade.

Dessa forma, a equação completa incluindo todos os componentes que podem influenciar o movimento de água é:

$$\Psi_w = \Psi_l + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g.$$

1.4 O caminho da água pela planta

O caminho da água pela planta pode ocorrer fora dos tecidos de condução (transporte a curta distância) ou através dos tecidos de condução (transporte a longa distância).

O transporte de água **a curta distância** dá-se, preferencialmente, no sentido radial. Três caminhos são viáveis para a curta distância (Figura 1.11). Por um primeiro caminho, a **via transcelular ou transmembrana**, as substâncias saem da célula, atravessam a parede celular e entram em outra célula e assim por diante. Essa rota requer repetidas passagens através da membrana celular. A via transcelular é usada especialmente pela água, uma vez que, graças às **aquaporinas**, as membranas são muito permeáveis à água, porém, essa via não é a preferencial para solutos. Um segundo caminho é a **via pelo simplasto** e requer apenas uma passagem pela membrana. Depois que a água entra na célula, caminha pelos plasmodesmos. Na maioria dos tecidos, as células se conectam entre si pelos plasmodesmos que conectam o citosol de uma célula e de outra. Este *continuum* citoplasmático, o simplasto, forma um caminho contínuo para transporte de certas substâncias entre células. Um terceiro caminho é a **via através do apoplasto**, o caminho extracelular. A água e os solutos podem mover-se de um órgão para outro sem entrar na célula. As paredes celulares também conectam entre si, formando um segundo compartimento contínuo, o apoplasto. A água e os minerais que vão pelo apoplasto

Poros encontrados na membrana celular que são específicos para o transporte de moléculas de água.

são bloqueados pela suberina existente nas paredes celulares da endoderme, as estrias de Caspary. Nesse trecho, água e sais minerais atravessam a endoderme via membrana plasmática.

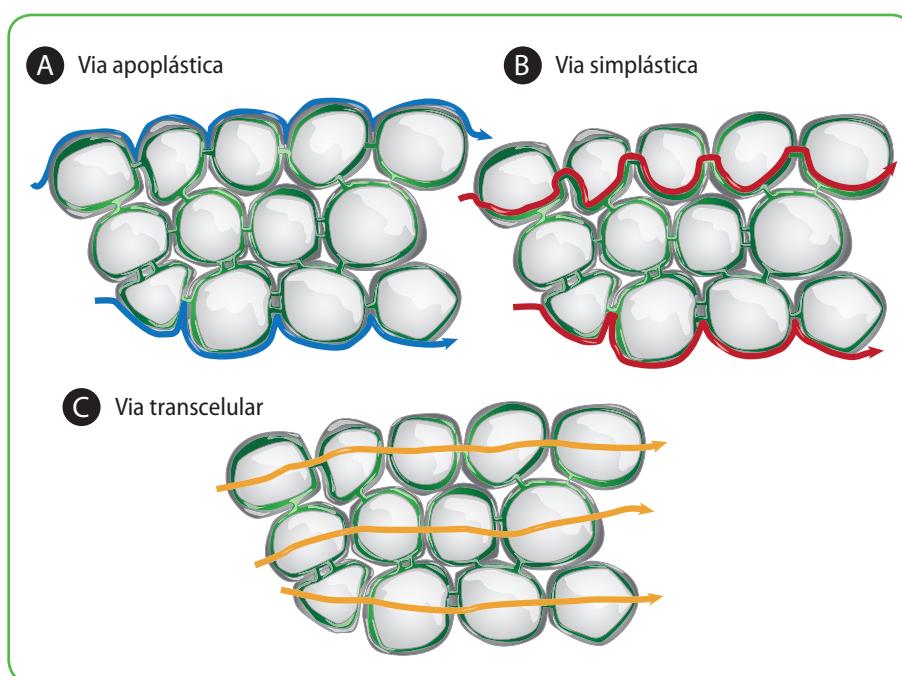


Figura 1.11 – Via apoplástica: entre as paredes das células (contornando externamente); via simplástica: mediada pelos plasmodesmos (entre membranas); via transcelular: através das membranas, isto é, pelas membranas plasmáticas e aquaporinas (difusão e fluxo de massa microscópico = osmose). Ambas as vias permitem a passagem de água pelo lado de dentro das células (internamente).

O caminho da água **a longa distância**, através do xilema, pode acontecer por **pressão de raiz** ou **fluxo transpiratório**. A pressão de raiz ocorre preferencialmente à noite, quando a transpiração é muito baixa ou zero, as células da raiz continuam a absorver íons e criam um abaixamento de potencial de água no cilindro central. Isso faz entrar água no cilindro central que com o tempo vai empurrando a coluna de água do xilema para cima. A pressão de raiz pode levar à gutação (Figura 1.12), que é a saída de água líquida da folha, através de aberturas especiais chamadas de hidatódios. Na maioria das plantas, a pressão de raiz não é o mecanismo prioritário para a subida da água, e algumas plantas nem mesmo geram pressão de raiz.



Figura 1.12 – Gutação em folhas de tomate.

O caminho através do **fluxo transpiratório** foi explicado por H. H. Dixon em 1914 e é conhecido como **teoria de Dixon** ou mecanismo da coesão-tensão. Por essa teoria, que hoje é amplamente aceita, no xilema atua sobre a água uma pressão negativa (tensão), que movimenta a água a longa distância. A causa dessa tensão é a evaporação da água contida nos espaços intercelulares da folha. Essa água está disposta na forma de um filme de água que acompanha as paredes celulares (Figura 1.13). Com a evaporação, o filme de água dos espaços intercelulares se retrai nos poros existentes nas paredes celulares devido à força de adesão da água às paredes celulares. Na superfície do filme de água em contato com o ar intracelular, forma-se uma tensão chamada tensão superficial. A tensão superficial é dada pela existência da força de coesão entre as partículas de água abaixo da superfície do filme de água, que confere à superfície da água certa solidez, como se fosse uma película plástica. A adesão à parede e tensão superficial leva a superfície do filme de água a formar um menisco, puxando a água para cima por forças adesivas e coesivas. Quanto mais côncavo for o menisco, mais negativa a pressão (tensão) no filme de água. A tensão gerada pela adesão e tensão superficial diminui o potencial de água, fazendo a água subir.

A coesão entre as moléculas de água torna possível que a coluna de água suba pelos vasos de xilema sem se quebrar. Quando a força de tensão é muito alta, a coluna de água que corre pelos vasos de xilema pode se quebrar, causando a cavitação, que é o espaço preenchido por ar onde a coluna foi quebrada. O fluxo de água pelo xilema pode alcançar 75 cm min^{-1} .

- Segundo essa teoria, as moléculas de água são transportadas nos organismos vegetais através de finíssimos capilares condutores de seiva bruta (xilema), mantendo-se unidas por forças de coesão, formando uma coluna líquida contínua das raízes até as folhas.

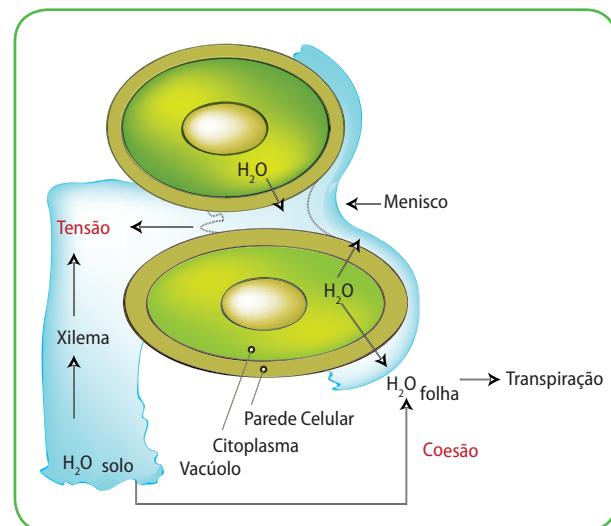


Figura 1.13 – Menisco formado na superfície da água em contato com o ar quando esta se encontra em espaços de diâmetro capilar, como o espaço entre duas células.

1.5 O processo da transpiração é estreitamente dependente da anatomia foliar

A superfície externa de uma folha típica (epiderme) é coberta por camadas de cera chamada cutícula, cujo principal componente é a cutina. Uma vez que as ceras são hidrofóbicas, elas oferecem resistências extremas à difusão tanto da água na forma líquida como na forma de vapor. Assim, a cutícula serve para restringir a evaporação da água da superfície externa das células epidérmicas da folha e protegem tanto a epiderme como as células do mesófilo da dissecção letal.

A epiderme possui células especiais que formam os **estômatos**, estruturas capazes de movimento de abrir e fechar. Quando os estômatos se abrem, formam uma abertura na epiderme, chamada ostíolo, comunicando o interior da folha (mesófilo) com o meio externo. Os estômatos são formados por duas células especializadas, chamadas células-guarda, as quais podem absorver e perder água, ficando mais túrgidas ou menos túrgidas e, com isso, controlar o tamanho da abertura do ostíolo (Figura 1.14).

Abaixo do ostíolo, algumas células do mesófilo perdem o arranjo característico e criam um espaço (câmara subestomática) interconectado com os espaços de ar intercelulares. Esse espaço pode perfazer até 70% do volume total da folha em alguns casos. Os estômatos quando abertos permitem a troca de dióxido de carbono, oxigênio e vapor-d'água entre o espaço de ar interno e a atmosfera vizinha da folha.

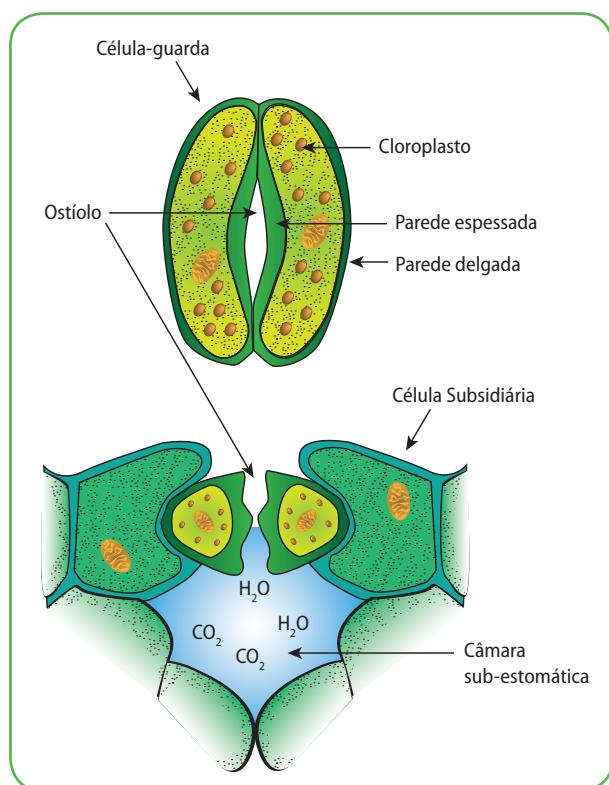


Figura 1.14 – Estômato visto de frente (acima) e em corte transversal (abaixo).

As mudanças de turgescência das células-guarda são resultado da entrada e saída de potássio e do nível de sacarose nessas células. Os estômatos se abrem quando há acúmulo de potássio e sacarose dentro das células-guarda. O fluxo de potássio está acoplado à saída de próton hidrogênio (H^+) para fora da célula-guarda. Isso resulta numa diferença de potencial eletroquímico de um lado e outro da membrana da célula-guarda, que ativa o transporte de potássio via proteína de canal. O acúmulo de sacarose está relacionado à degradação de amido, estimulada pela luz vermelha. Dessa forma, dois sinais contribuem para a abertura estomática: receptores de luz azul que estimulam a atividade da bomba de próton hidrogênio, uma enzima chamada ATPase. Um segundo estímulo é a degradação do amido à sacarose, estimulada pela luz vermelha. O estômato pode continuar a abrir e fechar no escuro obedecendo a um ritmo circadiano. Vários estresses ambientais podem causar o fechamento estomático, como falta de água, que sinaliza a produção de um hormônio vegetal, o ácido abscísico (ABA), o qual leva ao fechamento estomático.

A difusão do vapor-d'água através do ostíolo é conhecida como transpiração estomática e é responsável por 90 a 95% da água perdida nas folhas. O restante, 5 a 10%, é perdido pela transpiração cuticular. Embora a cutícula seja composta de ceras e outras substâncias que a tornam quase que impermeáveis à água, pequena quantidade de vapor d'água passa pela cutícula. A contribuição da transpiração cuticular na perda de água pela folha varia consideravelmente entre espécies. Pode variar algumas vezes em função da espessura da cutícula. Cutícula mais espessa é característica de plantas de sol ou de clima desértico, enquanto que cutícula mais fina é característica de plantas que crescem em ambiente de sombra ou clima mais úmido. A transpiração cuticular pode tornar-se mais significativa, principalmente para folhas com cutícula mais fina, sob condições de seca quando a transpiração estomática é reduzida pelo fechamento dos estômatos.

1.6 Fatores ambientais que afetam a transpiração

Umidade

A umidade é o conteúdo de água do ar, a qual, como descrita anteriormente, pode ser expressa como umidade relativa (UR). A umidade relativa é a razão da quantidade de água real do ar pela máxima quantidade de água que pode ser retida pelo ar a uma determinada temperatura. A umidade relativa é expressa normalmente como UR x 100, ou umidade relativa percentual. O potencial de água na atmosfera, que é dado pelo potencial de pressão (pressão que a atmosfera exerce sobre a entrada de mais vapor d'água nela) depende tanto da umidade relativa do ar como de sua temperatura. Dessa forma, a umidade e a temperatura influenciam a magnitude da diferença de potencial de água entre folha e atmosfera, a qual influencia a taxa de transpiração.

Temperatura

A temperatura afeta a taxa de transpiração devido ao seu efeito no potencial de pressão da atmosfera. Com o aumento da temperatura, a atmosfera se expande, diminuindo o potencial de pressão e, com isso, a pressão sobre a entrada de mais vapor d'água para a atmosfera diminui, aumentando o fluxo de saída de vapor d'água da folha para a atmosfera.

Alguns valores para o potencial hídrico (Ψ_w) em função da umidade relativa (UR):

$$100\% \text{ UR} \rightarrow \Psi_w = 0 \text{ MPa}; 95\% \text{ UR} \rightarrow \Psi_w = -6,9 \text{ MPa};$$

$$90\% \text{ UR} \rightarrow \Psi_w = -14,2 \text{ MPa}; 50\% \text{ UR} \rightarrow \Psi_w = -93,5 \text{ MPa};$$

$$20\% \text{ UR} \rightarrow \Psi_w = -217,1 \text{ MPa}.$$

Vento

A velocidade do vento tem um efeito marcante na transpiração, por modificar a velocidade da difusão das moléculas de água que deixam a folha. Isso se dá devido à camada de ar adjacente à superfície da folha, que é mais úmida que a camada de ar um pouco

mais distante da superfície da folha. Antes de alcançar o ar, as moléculas de vapor d'água que saem da folha precisam difundir-se não só através da espessa camada epidérmica, mas também através da camada adjacente de ar. O espessamento da camada de ar adjacente traz maior dificuldade para a difusão do vapor d'água e consequentemente na taxa de transpiração. Com aumento na velocidade do vento, a espessura da camada de ar adjacente decresce.

Resumo

A água é uma molécula polar, e a maioria de suas propriedades físico-químicas se deve a esse fato. A água exerce funções fisiológicas, tais como: transporte de substâncias pelo vegetal, expansão de células meristemáticas, sustentação de tecidos ou órgãos, resfriamento vegetal, isolamento térmico entre o vegetal e o ambiente, movimento de organelas, estabilização da estrutura de membranas e compostos orgânicos e participação em reações químicas. Outras propriedades da água, como **coesão**, **tensão superficial**, **força tênsil** e **adesão**, deram suporte à teoria do fluxo transpiratório de Dixon, a qual explica como a água sobe pela planta, das raízes às folhas.

Para entender esse movimento da água, é necessário, também, que se entenda o que é potencial químico da água. O potencial químico da água expressa a energia livre por mol de água. No estudo de relações hídricas, os fisiologistas vegetais criaram o conceito de **potencial de água**, que é a diferença entre o potencial químico da água num estado padrão e o potencial químico da água num estado que não é o do estado padrão. O potencial de água é dependente do **potencial de soluto** (Ψ_L), do **potencial de pressão** (Ψ_p), do **potencial mátrico** (Ψ_m) e do **potencial gravitacional** (Ψ_g), ou seja: $\Psi_w = \Psi_L + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$.

Além da influência das propriedades físico-químicas, a água possui vários caminhos a serem percorridos dentro da planta. O caminho da água a curta distância pela planta pode ser via transcelular, pelo simplasto ou através do apoplasto. O caminho a longa distância, através do xilema, pode se dar por **pressão de raiz** ou **fluxo transpiratório**. A pressão de raiz ocorre preferencialmente

à noite, quando a transpiração é muito baixa ou zero. O caminho através do fluxo transpiratório é conhecido como teoria de Dixon ou mecanismo da coesão-tensão. Por essa teoria, no xilema atua sobre a água uma pressão negativa (tensão) que movimenta a água a longa distância. A causa dessa tensão é a evaporação da água contida nos espaços intercelulares da folha. Com a evaporação, o filme de água dos espaços intercelulares se retrai nos poros existentes nas paredes celulares devido à força de adesão da água nas paredes celulares. Na superfície do filme de água em contato com o ar intracelular, forma-se uma tensão chamada tensão superficial. A adesão à parede e a tensão superficial leva a superfície do filme de água a formar um menisco, puxando a água para cima por forças adesivas e coesivas. A tensão gerada pela adesão e tensão superficial diminui o potencial de água, fazendo a água subir. A coesão entre as moléculas de água torna possível que a coluna de água suba pelos vasos de xilema sem se quebrar.

Os estômatos também estão envolvidos no movimento da água nas plantas. Os estômatos quando abertos permitem a troca de dióxido de carbono, oxigênio e vapor d'água entre o espaço de ar interno e a atmosfera vizinha da folha. Os estômatos se abrem pela entrada de água nas células-guarda devido ao abaixamento do potencial de água nessas células dado pelo acúmulo do íon potássio (K^+) e de sacarose. Vários estresses ambientais podem causar o fechamento estomático, como falta de água, que sinaliza a produção de um hormônio vegetal, o ácido abscísico (ABA), o qual leva ao fechamento estomático. Vários fatores ambientais afetam a transpiração, como a umidade relativa do ar, a temperatura e os ventos.

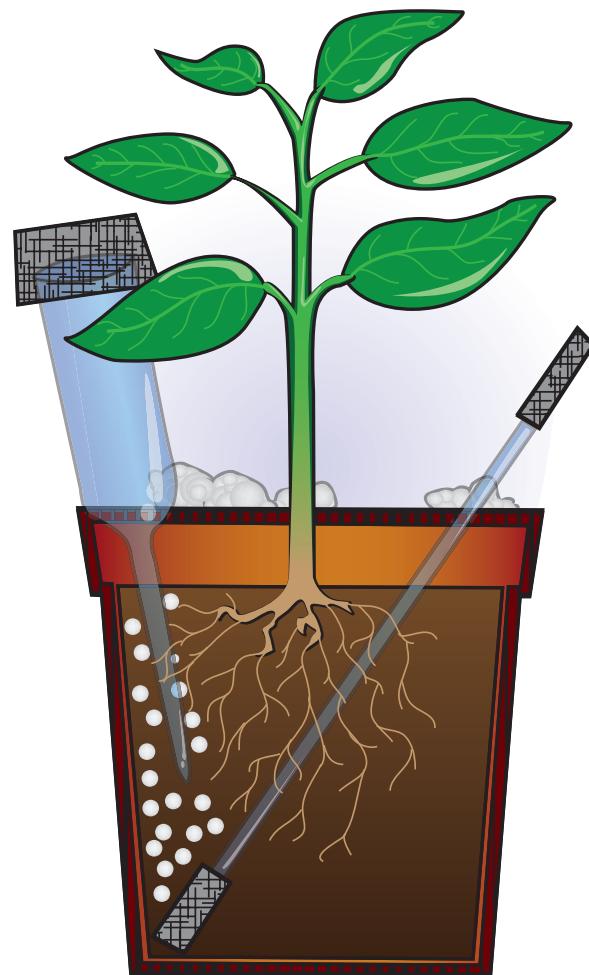
Referências

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 2



Nutrição mineral

Neste capítulo, serão fornecidas informações sobre os métodos utilizados para os estudos na área de nutrição mineral, a conceituação do que são os elementos essenciais e a descrição das funções e dos sintomas de deficiência que produzem nas plantas.

2.1 Introdução

As plantas são seres autotróficos e tiram da atmosfera o dióxido de carbono (CO_2) e do solo água e nutrientes minerais. Com esses elementos conseguem montar todas as moléculas orgânicas que necessitam para o seu crescimento e desenvolvimento.

Para estudar os requisitos nutricionais das plantas, são usados métodos de cultivo em que são utilizadas **soluções nutritivas** ou **substratos pobres em nutrientes**, como areia lavada e vermiculita. Apenas utilizando-se substratos pobres é possível manipular o fornecimento dos diferentes elementos em concentrações que podem induzir tanto a carência, no caso de estudos em que é o objetivo conhecer o que a ausência de um determinado elemento provoca na planta, até concentrações altas, no caso de estudos sobre o efeito tóxico que o elemento pode desencadear nos vegetais.

2.2 Métodos de estudo em nutrição mineral

Os principais métodos que envolvem a utilização de soluções nutritivas são conhecidos como **hidroponia** (Figura 2.1). Através dessa técnica a planta pode ser cultivada com suas raízes imersas em solução nutritiva em vasos desde que a referida solução seja aerada, por exemplo, com o auxílio de uma bomba de aquário. A **aeração** é necessária para que as células das raízes possam respirar e ter energia para absorver os nutrientes, a **anoxia** inibe a respiração e os processos de absorção ativa de íons. O vaso contendo a planta deve ser envolto em material opaco ou papel-alumínio para bloquear a entrada de luz e reduzir a multiplicação de algas que pode competir com as plantas pelos nutrientes.

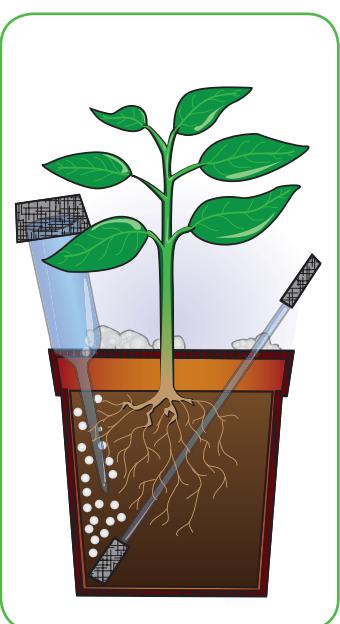


Figura 2.1 – Sistema de cultura hidropônica em vaso, em que o sistema radicular das plantas fica totalmente imerso na solução nutritiva.

Anoxia é a “ausência” de oxigênio, um agravante da hipoxia.

Em outro método de hidroponia pode ser utilizada a **técnica de nutrição por uma camada muito fina** de solução nutritiva, que escorre, pela ação da gravidade, dentro de um tubo inclinado, que permite a aeração da solução (Figura 2.2). Esse sistema é acoplado a uma bomba de pressão, que provoca a circulação da solução nutritiva do reservatório para a parte mais alta da tubulação. A solução então desce pela ação da gravidade e banha as raízes da planta continuamente, permitindo aeração constante e a absorção de nutrientes pelas raízes. É possível acoplar todo o sistema a um relógio para que a bomba seja ligada em períodos determinados, por exemplo, a cada 2-3 horas para economizar energia.

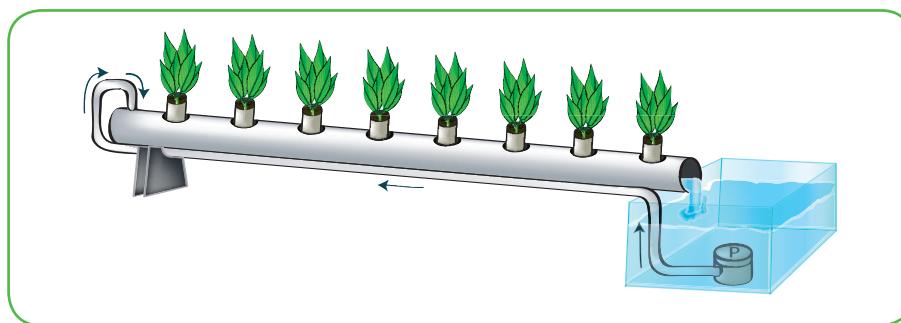


Figura 2.2 – Sistema de cultura hidropônica através da técnica de nutrição em que o sistema radicular das plantas é banhado pela solução de nutrientes em períodos determinados.

A **vantagem da hidroponia** é que a fórmula da solução nutritiva pode ser manipulada com precisão, tanto qualitativamente como quantitativamente. A **desvantagem** é que o pH da solução deve ser monitorado constantemente, pois este vai se alterando conforme as plantas vão absorvendo os elementos minerais e pode chegar a diminuir a eficiência de absorção dos íons pelas células da raiz. É importante lembrar que, para que o mecanismo de absorção ativa de íons ocorra com eficiência, é necessário que o pH do meio externo seja mantido em certa faixa ótima, que seja ligeiramente ácida para favorecer a criação do gradiente eletroquímico necessário para ativar os carregadores, como será discutido no capítulo seguinte. As soluções nutritivas devem ser repostas regularmente para manter o crescimento contínuo das plantas.

2.3 Elementos essenciais

Os elementos essenciais são aqueles que devem preencher os seguintes requisitos: a) na sua ausência a planta não completa o ciclo de vida normal ou b) fazem parte de uma molécula da planta.

Pelo primeiro critério, o elemento é essencial se uma planta não produz sementes viáveis na sua ausência. Pelo segundo critério, por exemplo, um elemento como o magnésio faz parte da molécula de clorofila ou pode ser um cofator de uma enzima. Em outros casos, por exemplo, o potássio não faz parte de nenhuma molécula, mas é imprescindível para manter o potencial osmótico das células e está envolvido no mecanismo de abertura dos estômatos (Tabela 2.1). A maioria dos elementos preenche ambos os requisitos, mas se preencher somente um deles já é considerado essencial.

Os elementos essenciais podem ser classificados como macronutrientes e micronutrientes, dependendo da quantidade em que são requeridos pelas plantas: os macronutrientes são requeridos em grandes quantidades (acima de 10 mmol/kg de massa seca) e fazem parte da estrutura das moléculas, enquanto que os micronutrientes são requeridos em quantidades pequenas (abaixo de 30 mmol/kg de massa seca) e desempenham função de ativadores de enzimas.

As concentrações de macronutrientes na planta variam de 30 a 60.000 mmol/kg de massa seca, enquanto que as de micronutrientes variam de 0,001 a 3 mmol/kg de massa seca. O carbono, o hidrogênio e o oxigênio são fornecidos pelo dióxido de carbono e água, enquanto que todos os demais são retirados pela planta do solo na forma iônica.

Tabela 2.1 – Elementos químicos considerados essenciais para as plantas.

Macronutrientes			Micronutrientes		
Elemento	Símbolo	% em matéria seca	Elemento	Símbolo	% em matéria seca
Carbono	C	45	Cloro	Cl	0,01
Oxigênio	O	45	Ferro	Fe	0,01
Hidrogênio	H	6	Manganês	Mn	0,005
Nitrogênio	N	1,5	Boro	B	0,002
Potássio	K	1,0	Zinco	Zn	0,002
Cálcio	Ca	0,5	Cobre	Cu	0,0006
Magnésio	Mg	0,2	Molibdênio	Mo	0,00001
Fósforo	P	0,2	Níquel	Ni	--
Enxofre	S	0,1			

2.4 Determinação da concentração crítica de um elemento mineral no tecido vegetal

Os elementos essenciais desempenham funções metabólicas nas plantas e quando ausentes provocam nas plantas o aparecimento de sintomas de deficiência.

A necessidade da planta por um certo elemento é determinada pela **concentração crítica**. Para se determinar a **concentração crítica de um elemento no tecido vegetal** de uma determinada planta, são feitos experimentos controlados. Nesses experimentos, são fornecidas às plantas concentrações conhecidas crescentes do elemento mineral e avaliados o crescimento (por exemplo, em altura, número de folhas, massa fresca e massa seca) que provocam nas plantas, assim como as concentrações do nutriente que a planta acumula em seus tecidos. Com os dados das concentrações do nutriente no tecido e do crescimento provocado é possível construir gráficos em que se observam: **a faixa de deficiência, a concentração crítica e a faixa adequada** (Figura 2.3).

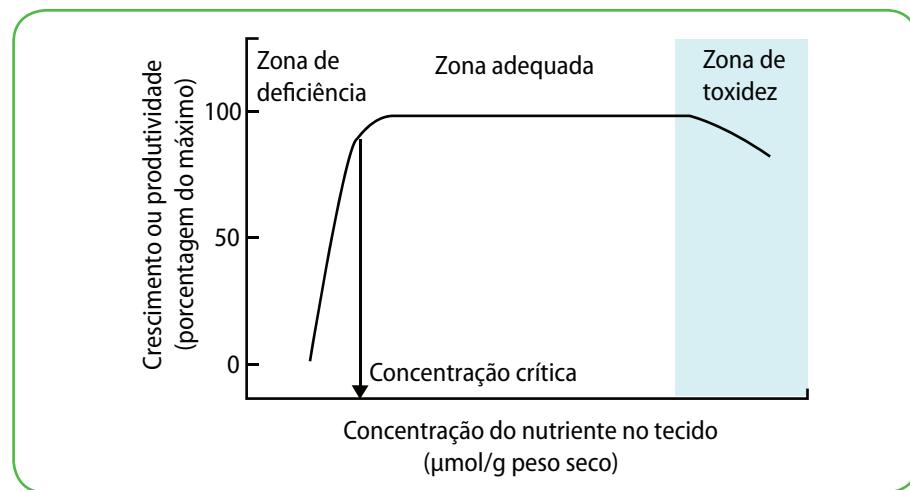


Figura 2.3 – Gráfico que relaciona a concentração do nutriente no tecido vegetal com o crescimento da planta, para a determinação da concentração crítica de um elemento no tecido.

Na **faixa de deficiência**, pequenas variações na concentração do nutriente no tecido induzem aumento significativo no crescimento. Na **faixa adequada**, o crescimento já está chegando próximo do ótimo. Nesta etapa, verifica-se que aumentos das concentrações

de nutrientes no tecido não estão correlacionados com um crescimento maior das plantas. O crescimento estabiliza e fica constante a partir de certo ponto. A partir do ponto em que o crescimento estabiliza não adianta fornecer mais nutrientes para a planta que ela não irá mais responder crescendo. A **concentração crítica** do nutriente no tecido é aquela em que o crescimento não é o ótimo ainda, mas está 10% abaixo do máximo que a planta pode atingir.

A vantagem de se conhecer a **concentração crítica** de um determinado elemento para uma espécie cultivada na agricultura é que ela indica quando ainda é possível fornecer para a planta um pouco mais de nutriente para que ela atinja seu crescimento máximo. Como essa quantidade pode ser calculada, o agricultor fornece à planta exatamente a quantidade que ela precisa para atingir 100% do crescimento e não é necessário aplicar quantidades exageradas de nutrientes no solo, que vão provocar problemas ambientais, maiores custos e até sintomas de toxicidade nas plantas.

O **nitrogênio**, por exemplo, quando aplicado em demasia, pode ser lavado do solo e carregado para lagos e rios, onde estimulará o crescimento da vegetação aquática e ocasionará um subsequente processo de eutrofização. Nesse processo, a degradação, pelos microrganismos, da grande quantidade de biomassa acumulada nos ambientes aquáticos envolve grande consumo de oxigênio, o que torna o ambiente pobre em oxigênio e inadequado para o crescimento da fauna aquática, gerando a morte de peixes, por exemplo, em larga escala. Portanto, a determinação da concentração crítica de um elemento mineral no tecido vegetal torna racional a aplicação dos nutrientes através da adubação.

2.5 Agentes quelantes

Muitas vezes, certos elementos minerais, como o ferro, tornam-se insolúveis na água. Quando o solo apresenta pH neutro ou alcalino, esses elementos minerais formam óxidos insolúveis, que não ficam disponíveis para serem absorvidos pelas plantas.

Nesse caso, a planta apresenta sintomas de deficiência em ferro, mas quando se analisa o solo o ferro está presente. Esse problema de deficiência em ferro pode ser resolvido com aplicação de **agentes quelantes** no solo ou sobre as folhas, através de pulverização.

O **agente quelante sintético** mais comum é o ácido etilenodiaminotetracético ou EDTA (Figura 2.4). Essa molécula não é específica e pode se ligar a outros cátions, como cobre, zinco, manganeze e cálcio. Os **agentes quelantes naturais** são produzidos e liberados pelas raízes das plantas superiores: os de peso molecular alto são normalmente compostos fenólicos, como o ácido cafeico, e os de peso molecular baixo, os fitosideróforos (por exemplo, os ácidos avênico e mugineico).

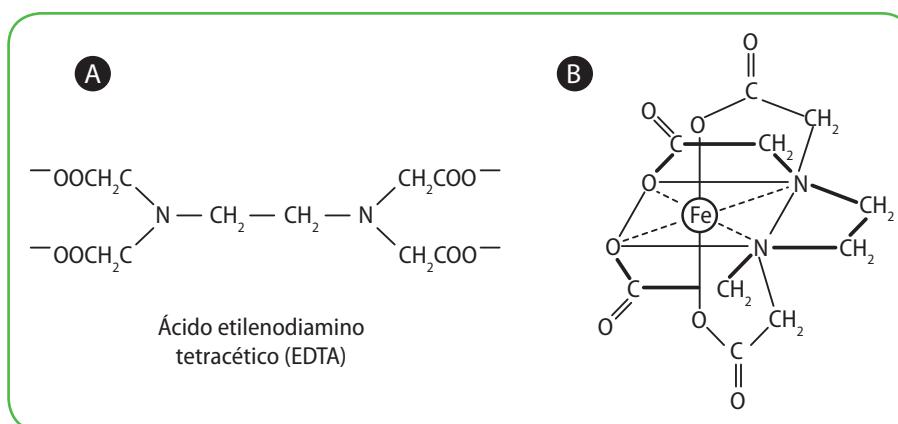


Figura 2.4 – Agente quelante sintético ácido etilenodiaminotetracético (EDTA) na fórmula original (A) e complexado com o átomo de Fe (B).

Dois modelos de solubilização e absorção do íon ferro pelas plantas podem ocorrer. No **primeiro modelo**, a deficiência em ferro faz com que a planta libere ácido cafeico pelas raízes, através da ação da ATPase, que hidrolisa o ATP em ADP, fosfato inorgânico, radicais hidroxila e prótons hidrogênio. Os prótons hidrogênio são enviados para o exterior da célula e junto com eles saem as moléculas de ácido cafeico, que se juntam ao ferro trivalente do hidróxido de ferro (composto insolúvel que as plantas não podem absorver). É formado o complexo (quelato) do cátion ferro trivalente com o referido agente quelante. O quelato é trazido até as proximidades das células da raiz, onde o cátion ferro trivalente é reduzido, por uma enzima redutase, a cátion ferro bivalente. Este é então absorvido pelas células da epiderme da raiz, e o agente

Agentes quelantes

Agentes quelantes são moléculas orgânicas que se ligam ao íon formando um complexo estável chamado **quelato**. Essa ligação diminui a possibilidade de formação de compostos insolúveis que podem se precipitar na solução do solo (água, íons e cátions). Ao mesmo tempo, o íon pode ser removido do quelato e absorvido pelas plantas. Os agentes quelantes podem ser **sintéticos** ou **naturais**.

quelante liberado volta ao solo para capturar outro cátion de ferro trivalente, presente no hidróxido de ferro insolúvel. No **segundo modelo**, o cátion ferro trivalente, presente no hidróxido de ferro insolúvel, é solubilizado pelos fitosideróforos, produzidos e eliminados pelas células da raiz e todo o complexo ferro-fitosideróforo é absorvido pelas células da raiz onde o cátion ferro será liberado. Portanto, a principal diferença entre os dois modelos é que no primeiro o quelato não penetra nas células e no segundo sim.

2.6 Função dos nutrientes e sintomas de deficiência

2.6.1 Nitrogênio

O nitrogênio faz parte de moléculas de proteínas, ácidos nucleicos, hormônios (algumas auxinas e citocininas) e clorofila. Muitas das proteínas são enzimas, moléculas imprescindíveis para que ocorram todas as reações químicas do metabolismo primário celular, como fotossíntese, via glicolítica, Ciclo de Krebs. Portanto, a **deficiência** em nitrogênio é caracterizada pela clorose (amarelecimento) geral das folhas e baixas taxas de crescimento.

Pode também estimular a floração precoce e induzir o acúmulo do pigmento antocianinas, produzindo cor avermelhada nos caules, pecíolos e folhas mais velhas da planta. Uma das possíveis explicações para o acúmulo desses pigmentos é que os esqueletos de carbono, na ausência de nitrogênio, não podem ser utilizados na montagem das moléculas de aminoácidos ou de outros compostos que necessitam do nitrogênio.

Os sintomas da deficiência em nitrogênio aparecem nas folhas mais velhas da planta, pois como é um elemento de alta mobilidade dentro do vegetal, assim que falta nitrogênio no solo, o elemento sai das folhas mais velhas. Essas folhas então entram em **senescência**, e o nitrogênio se desloca para as partes mais jovens da planta que estão em crescimento e apresentando demanda por esse nutriente. O **excesso** de nitrogênio estimula acentuado crescimento da parte aérea da planta (folhas e ramos) e retarda a floração.

Processo em que ocorre a degradação de vários compostos nitrogenados incluindo a clorofila, por isso as folhas ficam amareladas.



Figura 2.5 – Folhas amareladas pela deficiência em nitrogênio.

2.6.2 Fósforo

O fósforo está presente nas moléculas dos açúcares fosfatados que participam da fotossíntese, nas moléculas dos nucleotídeos do DNA e RNA, nos fosfolipídios presentes nas membranas, ATP, ADP, fosfato inorgânico e ácidos orgânicos fosforilados.

Uma importante característica da deficiência em fósforo é o verde intenso das folhas que podem se tornar malformadas e apresentar manchas necróticas. Em alguns casos, pode haver acúmulo de antocianinas, e as folhas ficam com aspecto verde-avermelhado. Como esse elemento é de alta mobilidade dentro da planta, ele se desloca das partes mais velhas para as mais jovens, induzindo a senescência rápida das folhas mais velhas. Os caules se apresentam curtos, e a produção de frutos e sementes é reduzida.

O excesso de fósforo estimula o crescimento mais das raízes do que da parte aérea, e em vários casos a aplicação de fertilizantes fosfatados é utilizada durante o transplante de plantas para estimular o estabelecimento de um sistema radicular forte.

2.6.3 Potássio

O potássio não parece fazer parte de nenhuma molécula no vegetal, mas é ativador de várias enzimas da fotossíntese e da respiração, e a deficiência em potássio afeta a síntese de amido e de proteínas. Está envolvido também nos mecanismos de osmorregulação, pois o movimento do potássio para dentro e para fora da célula resulta, respectivamente, na entrada de água nas células e na saída de água das células, alterando a turgescência. Assim, por exemplo, a variação na turgescência das células-guarda é que determina a abertura ou o fechamento dos estômatos e os movimentos das plantas como o das folhas da dormideira. Também influencia os movimentos de abertura e fechamento das folhas durante o amanhecer e entardecer e as mudanças diárias na orientação das folhas em relação ao Sol.

Na ausência de potássio, os estômatos não se abrem, impedindo a entrada de carbono para a fotossíntese. Da mesma forma, com os estômatos fechados, a corrente transpiratória que carrega todos os elementos minerais do solo para as partes aéreas da planta fica prejudicada, o que pode comprometer toda a nutrição mineral do vegetal.

Os sintomas da deficiência em potássio aparecem primeiro nas folhas mais velhas por ser um elemento de alta mobilidade no vegetal e são caracterizados por clorose seguida de lesões necróticas (manchas de tecido morto) nas margens das folhas. Nas monocotiledôneas, como milho, as lesões necróticas começam nas pontas das folhas mais velhas e progridem pelas margens até as células mais jovens presentes na base das folhas. As plantas crescem pouco em altura e são suscetíveis ao ataque por fungos que atacam as raízes.

2.6.4 Enxofre

O enxofre participa da estrutura dos aminoácidos cisteína e metionina constituintes de várias proteínas. Faz parte da molécula da coenzima A, importante na respiração e no metabolismo dos ácidos graxos além de ser constituinte das vitaminas tiamina e biotina.

A deficiência em enxofre produz clorose nas folhas inclusive nos tecidos em volta dos feixes vasculares. A clorose é mais devido à redução na síntese de proteínas, que interfere na produção de complexos clorofila-proteínas estáveis que ligam as moléculas de clorofila nas membranas do cloroplasto. O enxofre não se move dentro da planta, por isso os sintomas de deficiência aparecem primeiro nas folhas mais jovens da planta.

2.6.5 Cálcio

O cálcio é mensageiro secundário nos mecanismos de ação hormonal e de respostas da planta a fatores ambientais, como a luz. Além disso, é importante na divisão celular, pois está envolvido na formação do fuso mitótico que orienta a deposição da lamela média, além de fazer parte da própria lamela média como pectato de cálcio. Também é necessário para a estabilização das membranas e regula a atividade de numerosas enzimas.

Um sintoma característico da deficiência em cálcio é o aparecimento de folhas jovens deformadas (devido à divisão assimétrica das células) e necróticas e morte dos meristemas. O crescimento das raízes também é prejudicado por causa do enfraquecimento da lamela média e, como o cálcio é um elemento relativamente imóvel dentro da planta, os sintomas aparecem primeiro nas folhas mais jovens.

2.6.6 Magnésio

O magnésio desempenha várias funções importantes na planta como integrante da unidade de porfirina da molécula de clorofila e estabilizador da estrutura dos ribossomos. Também é ativador de várias enzimas, como as enzimas da fotossíntese ribulosebifosfato e a fosfoenolpiruvato carboxilase, e liga as moléculas de ATP aos sítios ativos das enzimas.

A deficiência em magnésio provoca clorose nas folhas devido à degradação de clorofila nas regiões entre as nervuras, pois os cloroplastos, nessa região, são menos sensíveis à deficiência em magnésio e retêm a clorofila por mais tempo. É um elemento bem móvel dentro da planta e se desloca das partes mais velhas para as mais novas deixando as mais velhas cloróticas.

2.6.7 Ferro

O ferro é parte do grupo catalítico de muitas enzimas que participam em reações de redução na fotossíntese, fixação do nitrogênio e respiração. Durante a transferência de elétrons, o cátion ferro trivalente é reduzido a cátion ferro divalente. Também faz parte de várias enzimas oxidases, como a catalase e a peroxidase. Parece ser importante na síntese de constituintes dos cloroplastos, especialmente das proteínas transportadoras de elétrons.

A deficiência em ferro induz perda de clorofila e degeneração do cloroplasto. A clorose aparece primeiro nas regiões entre as nervuras das folhas jovens, mas pode atingir as nervuras, e as folhas podem se tornar brancas se a deficiência for muito acentuada. O ferro apresenta baixa mobilidade dentro da planta, não saindo das folhas mais velhas.

2.6.8 Boro

De todos os nutrientes, a função fisiológica e bioquímica do boro é a menos entendida, pois não existem evidências sólidas do envolvimento do boro com enzimas específicas seja fazendo parte da estrutura ou como ativador enzimático. O maior conteúdo de borato é encontrado na parede celular, pois o borato forma ésters

estáveis com os sacarídeos que têm grupos hidroxila adjacentes. As paredes primárias de células deficientes em boro apresentam anormalidades na estrutura, indicando que o boro é requerido para manutenção da integridade da parede celular.

A deficiência em boro causa inibição da divisão e alongamento das células das raízes primária e secundária das plantas. A divisão celular no ápice dos ramos e folhas jovens também é inibida, seguida por necrose do meristema. Estimula a germinação e alongamento do tubo polínico. A deficiência em boro provoca sintomas de internos curtos, e a planta fica com aspecto de planta “em rosa-ta”. Em órgãos de reserva, como a beterraba, ocorre um apodrecimento devido à morte das células nas regiões de crescimento.

2.6.9 Cobre

Funciona como cofator de várias enzimas oxidativas, como a plastocianina (carregadora de elétrons da fotossíntese), a citocromo oxidase (a enzima oxidase final da respiração mitocondrial) e a oxidase do ácido ascórbico.

A deficiência em cobre provoca baixo crescimento das plantas além de folhas jovens deformadas e que caem precocemente, principalmente em árvores de *Citrus*.

2.6.10 Zinco

O zinco é ativador de várias enzimas incluindo a álcool desidrogenase, que catalisa a reação de acetaldeído, etanol e anidrase carbônica, que catalisa a hidratação do dióxido de carbono para formar bicarbonato. Também há evidências indicando que o zinco é requerido para a síntese do triptofano, precursor dos hormônios da classe das auxinas. Por isso, um sintoma de deficiência em zinco é o encurtamento dos internos da planta e folhas pequenas. Quando o zinco é fornecido, ocorre um aumento no nível de auxinas assim como um aumento no crescimento da planta.

2.6.11 Manganês

O manganês é requerido como cofator de numerosas enzimas, como descarboxilases e desidrogenases, as quais participam do Ciclo de Krebs, e da enzima pertencente ao complexo que quebra a molécula de água e libera oxigênio durante o processo fotossintético. A deficiência em manganês é caracterizada pelo aparecimento de manchas verde-acinzentadas nas regiões basais das folhas jovens de cereais. Pode causar clorose entre as nervuras das folhas como também deformações em sementes de leguminosas.

2.6.12 Molibdênio

É o micronutriente requerido em mais baixa quantidade pelas plantas e está relacionado com o metabolismo do nitrogênio. A enzima **dinitrogenase**, presente nos microrganismos fixadores de nitrogênio atmosférico, e a **nitrato redutase** contêm molibdênio. Quando os suprimentos de nitrogênio são adequados, a deficiência em molibdênio resulta em folhas jovens retorcidas e deformadas.

- Enzima presente nas plantas que catalisa a redução do nitrato a nitrito, primeiro passo do processo de assimilação do nitrogênio do nitrato em aminoácidos.

2.6.13 Cloro

Elemento requerido nas reações de liberação do oxigênio durante a fotossíntese, ao lado do manganês, sendo também necessário para a divisão celular de folhas e ramos. É um dos solutos que participaativamente dos processos osmóticos do vacúolo. A deficiência em cloro se expressa nas plantas através de crescimento reduzido, murcha das pontas das folhas e clorose geral. A deficiência em cloro raramente é detectada, pois a água do mar contendo os íons cloreto é carregada pelo vento, e esses íons são depositados nos solos pelas chuvas.

2.6.14 Níquel

Parte integrante da molécula da enzima urease, responsável pela degradação da ureia, que pode ser tóxica para a planta quando se acumula dentro das células. A ureia é produzida quando os ureídeos são quebrados. Os ureídeos são compostos nitrogenados, como o ácido alantoico e a citrulina, presentes nas leguminosas.

Podem também ser formados nos nódulos durante a fixação de nitrogênio ou em folhas em senescência. Após a sua formação, os ureídeos são transportados para as sementes em desenvolvimento onde são armazenados. O níquel também é requerido pelas hidrogenases, enzimas responsáveis pela captação do hidrogênio liberado durante o processo de fixação do nitrogênio pelas bactérias que se associam com as plantas. A deficiência em níquel leva ao acúmulo de ureia nas folhas, ocasionando necrose dos ápices das folhas ou uma possível redução da eficiência do processo de fixação do nitrogênio.

A Tabela 2.2 sumariza as funções e os sintomas de deficiência dos nutrientes essenciais em plantas.

Tabela 2.2 – Funções e sintomas de deficiência dos nutrientes minerais em plantas

Elemento mineral	Funções	Sintomas de deficiência
Nitrogênio	Faz parte das moléculas de proteínas, ácidos nucleicos, hormônios (algumas auxinas e citocininas) e clorofila.	Folhas ficam amareladas.
Fósforo	Faz parte das moléculas dos açúcares fosfatados, nucleotídeos do DNA e RNA, fosfolipídeos, ATP, ADP, fosfato inorgânico e ácidos orgânicos fosforilados.	Verde intenso das folhas, que podem se tornar malformadas e apresentar manchas necróticas.
Potássio	Ativador de várias enzimas da fotossíntese e da respiração; a deficiência em potássio afeta a síntese de amido e de proteínas.	Folhas mais velhas com cloroze seguida de lesões necróticas.
Enxofre	Faz parte da estrutura dos aminoácidos cisteína e metionina, constituintes de várias proteínas.	Cloroze nas folhas, inclusive nos tecidos em volta dos feixes vasculares.
Cálcio	Mensageiro secundário nos mecanismos de ação hormonal, envolvido na formação do fuso mitótico que orienta a deposição da lamela média.	Folhas jovens deformadas e necróticas, morte dos meristemas.
Magnésio	Integrante da molécula de clorofila, estabiliza a estrutura dos ribossomos, ativador de várias enzimas.	Cloroze nas folhas nas regiões entre as nervuras.
Ferro	Parte do grupo catalítico de muitas enzimas que participam em reações da fotossíntese, fixação do nitrogênio e respiração.	Cloroze nas regiões entre as nervuras das folhas jovens, as folhas podem se tornar brancas se a deficiência for muito acentuada.
Boro	Função fisiológica e bioquímica do boro é a menos entendida, alongamento das células das raízes primária e secundária, metabolismo de ácidos nucleicos.	Necrose do meristema.
Cobre	Co-fator de várias enzimas oxidativas.	Baixo crescimento das plantas, folhas jovens deformadas e que caem precocemente, principalmente em árvores de Citrus.

Zinco	Ativador de várias enzimas, requerido para a síntese do triptofano, precursor das auxinas, grupo de hormônios que controlam o crescimento das plantas.	Encurtamento dos internos da planta e folhas pequenas.
Manganês	Co-fator de numerosas enzimas como a descarboxilase e desidrogenases, faz parte do complexo liberador de oxigênio resultante da quebra de molécula da água durante a fotossíntese.	Manchas verde-acinzentadas nas regiões basais das folhas jovens de cereais, clorose entre as nervuras das folhas.

Resumo

Os principais métodos que envolvem a utilização de soluções nutritivas são conhecidos como **hidroponia**. Através dessa técnica a planta pode ser cultivada com suas raízes imersas em solução nutritiva em vasos, desde que a referida solução seja aerada, por exemplo, com o auxílio de uma bomba de aquário. As soluções nutritivas devem conter os elementos essenciais para as plantas.

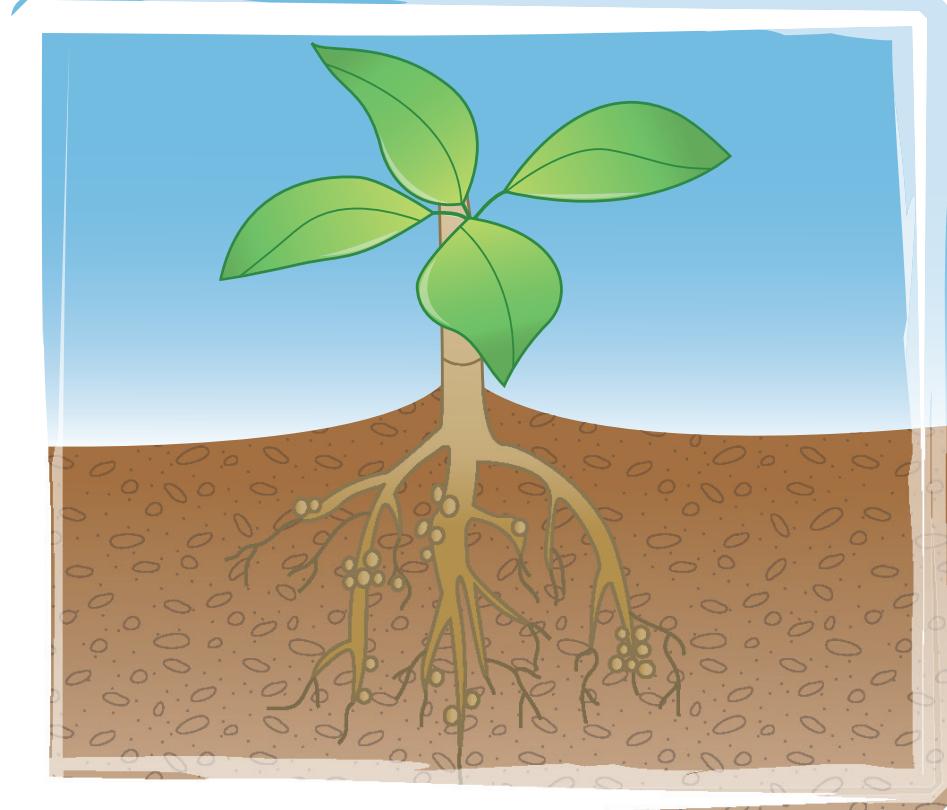
Os elementos essenciais são aqueles em que na sua ausência as plantas não completam o ciclo de vida. São agrupados em macro-nutrientes e micronutrientes, dependendo da quantidade em que são requeridos pelas plantas.

Referências

HOPKINS, W. J. **Introduction to plant physiology**. 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1999.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 3



Assimilação e fixação biológica do nitrogênio

Neste capítulo, iremos estudar a biologia e a bioquímica dos sistemas de fixação biológica do nitrogênio e as vias de assimilação dos íons amônio e nitrato pelas plantas que não fazem associação simbiótica.

3.1 Introdução

O nitrogênio é um dos macronutrientes requeridos em grandes quantidades pelas plantas para a produção de proteínas, ácidos nucleicos, hormônios, clorofila e de vários outros compostos importantes para o metabolismo celular. A atmosfera é rica (78%) em dinitrogênio (N_2), o nitrogênio que está na forma molecular, mas as plantas não possuem enzimas capazes de converter esse nitrogênio em moléculas orgânicas. Apenas os procariotos são capazes de efetuar tal processo; as plantas podem se beneficiar desse processo apenas quando estão em associação simbiótica com tais organismos. As plantas que não fazem associações simbióticas para fixar o nitrogênio absorvem o nitrogênio do solo na forma de nitrato (NO_3^-) ou de íon amônio (NH_4^+). Mas o nitrato é facilmente lixiviado do solo pelas águas da chuva e assim o nitrogênio, na maioria dos casos, apresenta-se como fator limitante para o crescimento das plantas.

3.2 Origem do nitrogênio das proteínas

O dinitrogênio presente na atmosfera pode ser incorporado ao solo na forma de amônia, através da fixação biológica, pela fixação industrial e pela fixação pela ação das descargas elétricas, na forma de nitrato.

O nitrogênio do solo é absorvido pelos vegetais na forma de nitrato e incorporado em moléculas de aminoácidos e outras moléculas. Passa para os animais que se alimentam de plantas e retorna para o solo através da decomposição dos organismos ou dos detritos. Durante o processo de decomposição da biomassa animal e vegetal por fungos e bactérias, ocorre o processo de amonificação (mineralização), sendo a amônia (NH_3) dos compostos nitrogenados liberada para o solo. A amônia através do processo de **nitrificação**, conduzido pelas bactérias nitrificantes, pode ser convertida em nitrito, pelas bactérias *Nitrosomonas* e *Nitrococcus*, e o nitrito pode ser convertido em nitrato, pela *Nitrobacter*. O nitrato, por sua vez, pode voltar à atmosfera através do processo de desnitrificação realizado por certas bactérias presentes no solo, que reduzem o nitrato a dinitrogênio, aproximadamente 93-190 milhões de toneladas por ano (Figura 3.1).

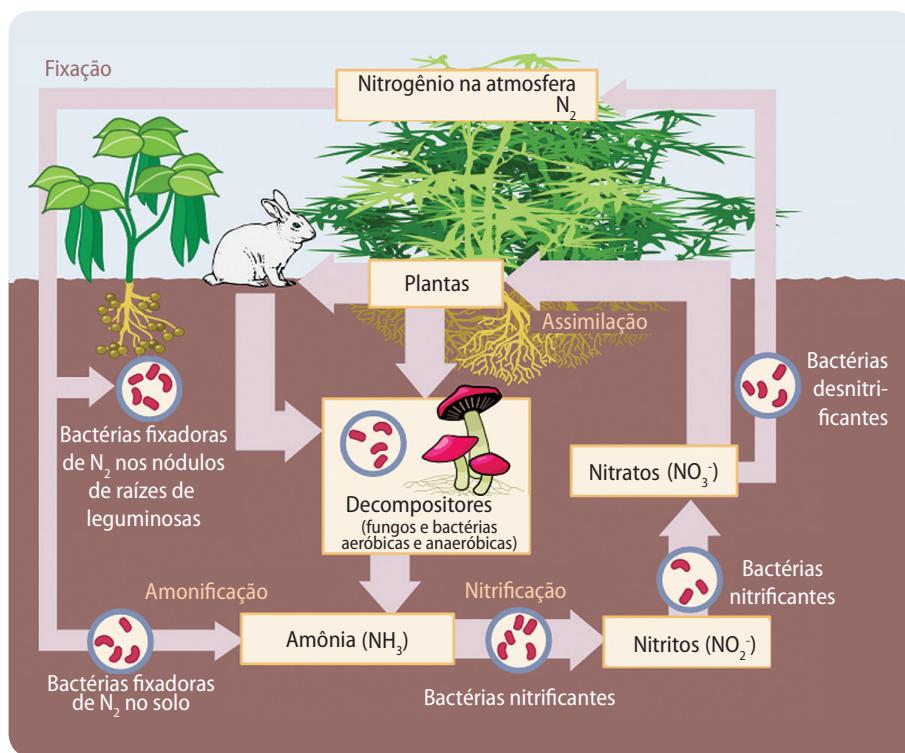


Figura 3.1 – Ciclo do Nitrogênio.

3.3 Organismos que fazem a fixação biológica do nitrogênio

Os procariotos – bactérias e cianobactérias – são os únicos organismos que contêm a enzima chamada dinitrogenase, capaz de quebrar a ligação tripla do dinitrogênio que está na atmosfera e catalisar a reação de redução do dinitrogênio para amônia.

Os procariotos fixadores de nitrogênio podem ser de vida livre ou podem fazer associações simbióticas. Exemplos de procariotos de vida livre são as bactérias fotossintetizantes e não fotossintetizantes. As cianobactérias *Anabaena* e *Nostoc* são exemplos de bactérias com vida livre que podem fixar o dinitrogênio.

Os procariotos que se associam com plantas podem pertencer a diferentes gêneros. Aqueles que se associam com diferentes tipos de leguminosas são do gênero *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* ou *Azorhizobium*. Bactérias não filamentosas do gênero *Frankia* podem se associar com plantas que não são leguminosas dos gêneros *Casuarina*, *Alnus* e *Myrica* e com membros da família *Rosaceae* e certas gramíneas tropicais. Os procariotos que se associam com plantas podem formar nódulos nas raízes, onde se dá a fixação do nitrogênio, ou podem permanecer nas células da planta sem que os nódulos sejam formados.

3.4 Fixação simbiótica do nitrogênio em leguminosas

Os nódulos em leguminosas são formados da seguinte maneira: inicialmente as bactérias fixadoras percebem a liberação, pelas raízes das plantas, de substâncias, como a **homoserina** (raízes de ervilha) ou os **flavonoides** que exercem a função de atração das bactérias para próximo das raízes. Em seguida, as bactérias se ligam à epiderme da raiz, mais precisamente aos pelos radiculares. A membrana citoplasmática das células do pelo radicular sofre invaginação e origina o **canal de infecção**, através do qual as bactérias penetram e alcançam as células do córtex da raiz.

Uma vez alojadas nas células do córtex, as bactérias induzem a produção de fito-hormônios pelas células da planta que induzem a proliferação celular e **formação do nódulo**. Uma vez dentro das células, as bactérias, que são flageladas, perdem os flagelos e se diferenciam em células especializadas na fixação de nitrogênio, funcionando como uma organela dentro da célula vegetal. Nesse estágio, são chamadas de **bacteroides**.

A diferenciação em bacterioide é marcada por certos eventos, como a síntese das enzimas e de outros fatores requeridos para a fixação do nitrogênio. À medida que o nódulo envelhece, são estabelecidas conexões vasculares com o sistema vascular da raiz para auxiliar na distribuição dos compostos nitrogenados resultantes da fixação simbiótica do nitrogênio.

3.5 Bioquímica da fixação do nitrogênio

A fixação do nitrogênio é catalisada pela enzima **dinitrogenase**. Essa enzima é formada por duas subunidades: uma ferroproteína e uma molibdênio-ferroproteína.

A reação consiste na transformação do N₂ (dinitrogênio) em amônia (NH₃). Para tal, é necessário que a ligação tripla do dinitrogênio seja quebrada e prótons hidrogênio e elétrons sejam inseridos nos dois átomos de nitrogênio resultantes, para formar as duas moléculas de amônia. Haverá, portanto, a necessidade de um doador de prótons hidrogênio e de elétrons para o processo. A reação para a redução do dinitrogênio ocorre segundo a equação a seguir. São necessários oito prótons, oito elétrons e dezesseis ATPs para formar duas moléculas de amônia, hidrogênio, dezesseis ADPs e dezesseis fosfatos inorgânicos, provenientes da quebra dos ATPs.



Os doadores de prótons hidrogênio e elétrons são as moléculas de NADH produzidas pelo Ciclo de Krebs do bacterioide, e a ferredoxina faz essa transferência para a dinitrogenase. O átomo de ferro oxidado da ferroproteína recebe os prótons e elétrons e se reduz, em seguida transfere os prótons e elétrons para os átomos de ferromolibdênio oxidados, os quais se reduzem, transferindo, na sequência, os prótons e elétrons para o dinitrogênio e produzindo as moléculas de amônia e hidrogênio.

A redução biológica do nitrogênio depende de pelos menos 16 moléculas de ATP para cada molécula de dinitrogênio reduzida (ver fórmula anterior). Todos esses ATPs são produzidos a partir de moléculas de carboidratos produzidas pela fotossíntese das plantas, que entram no bacterioide e são processadas através da glicólise e do Ciclo de Krebs, gerando NADH, que será o doador de prótons hidrogênio para a cadeia respiratória do bacterioide, geradora de ATP (Figura 3.2).

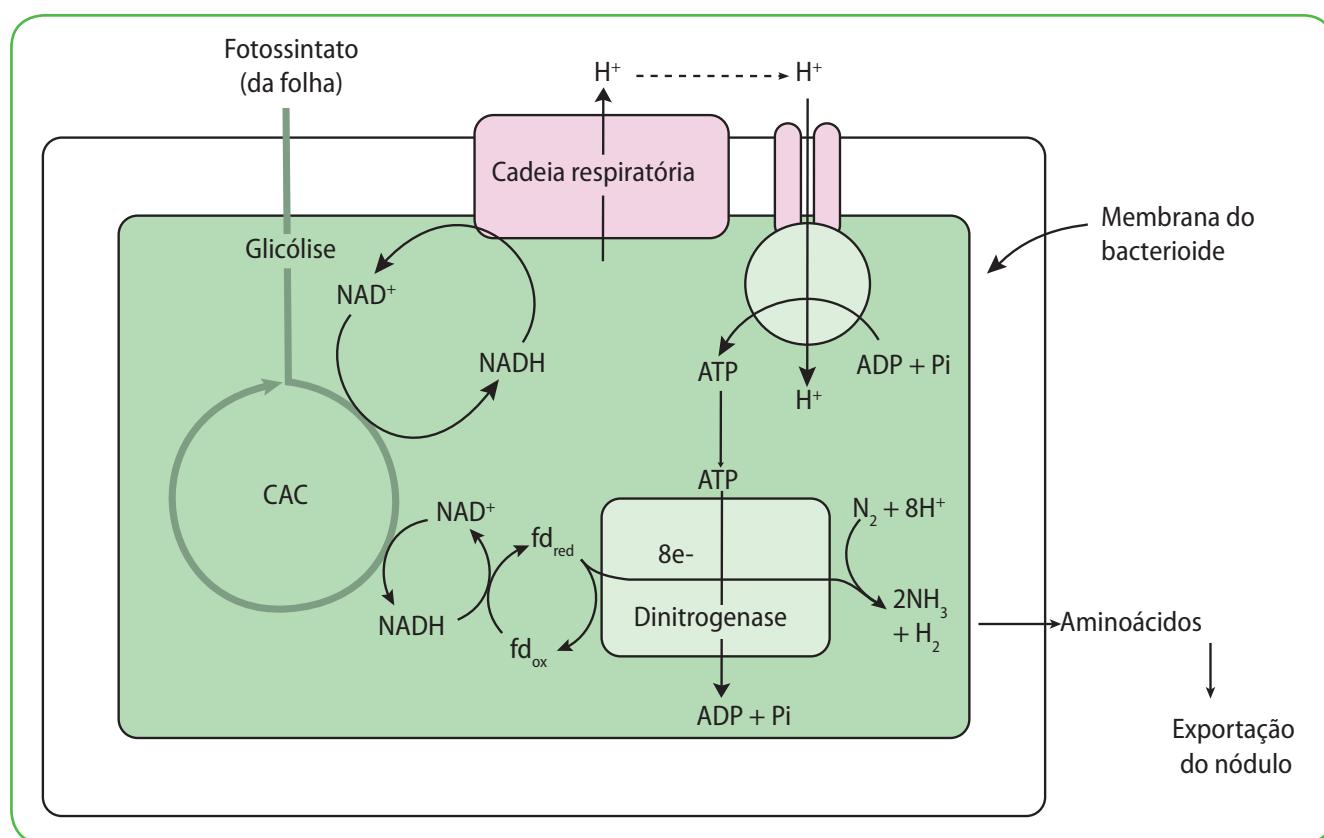


Figura 3.2 – Diagrama da fixação do nitrogênio, dentro do bacterioide, mostrando a relação com a fotossíntese da planta e com a respiração do bacterioide.

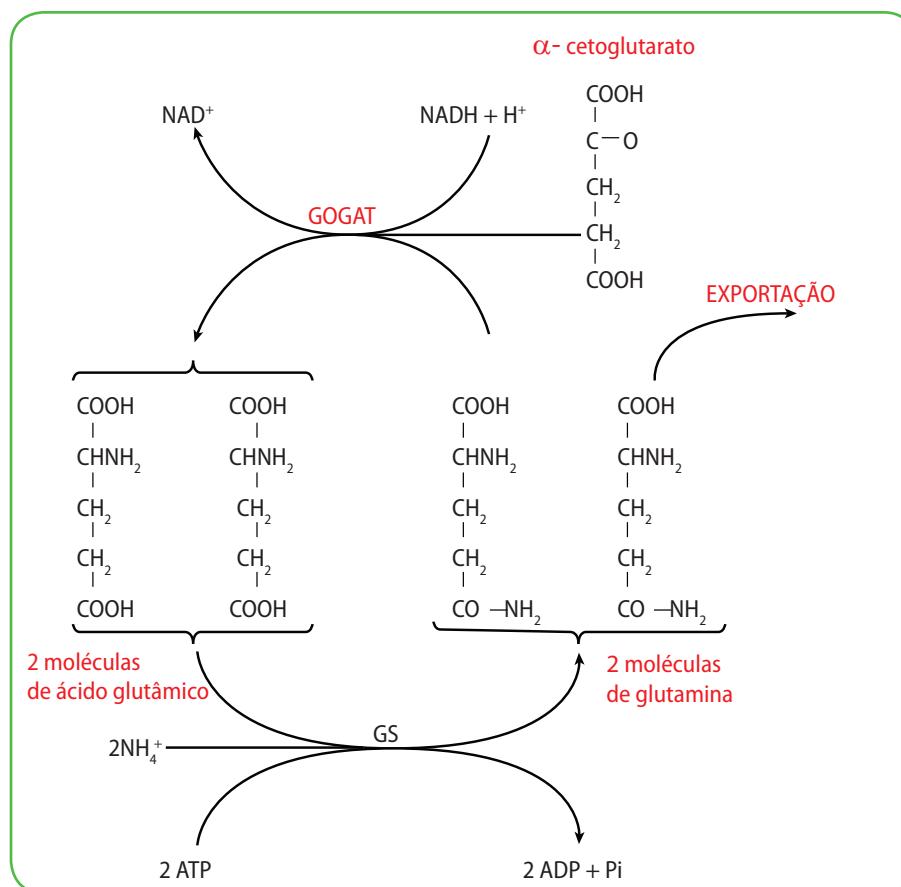
3.6 Destino da amônia formada a partir da fixação do nitrogênio

Como o pH fisiológico é ligeiramente ácido, existem prótons hidrogênio livres dentro do citoplasma da célula vegetal que se ligam à molécula de amônia formando o íon amônio (NH_4^+). Esse íon é extremamente tóxico para as plantas e precisa logo ser incorporado em uma molécula orgânica. Ocorre então a **assimilação do nitrogênio**. Existem duas enzimas que são produzidas no citoplasma das células infectadas das plantas que participam desse processo: a **glutamina sintetase (GS)** e a **glutamato sintase (GOGAT)**.

A enzima **glutamina sintetase (GS)** catalisa a reação do glutamato com o íon amônio formando a molécula de **glutamina**, utilizando para isso uma molécula de ATP. Em seguida, entra em ação a **glutamato sintase**, que regenera o glutamato a partir de outras moléculas de glutamina formadas na primeira reação. Das moléculas de glutamina que sobram – são formadas várias moléculas de glutamina – parte delas pode ser exportada pelas células e vão ser doadoras de nitrogênio para formar os aminoácidos e as proteínas das plantas.

A regeneração das moléculas de glutamato que vão servir para receber novos íons amônio necessita da **glutamato sintase**. Como citado acima, essa enzima catalisa a reação da glutamina com o alfa-cetoglutarato, originando duas moléculas de **glutamato**; essa reação requer NADH. As moléculas de alfa-cetoglutarato e NADH são geradas no Ciclo de Krebs das plantas e só podem ser produzidas se a planta estiver produzindo carboidratos pela fotossíntese. Dessa forma, apenas haverá esqueletos de carbono, em quantidade suficiente para montar as moléculas receptoras do íon amônio (glutamato), se a planta estiver fazendo fotossíntese (Figura 3.3).

Figura 3.3 – Esquema da assimilação do íon amônio em glutamina pela glutamina sintetase (GS) e regeneração do glutamato pela glutamato sintase (GOGAT)



3.7 Nitrogênio fixado nos nódulos

A **glutamina** é a principal molécula orgânica exportada, mas em leguminosas de regiões temperadas, como a ervilha, o aminoácido **asparagina** predomina. Já nas leguminosas de regiões tropicais, como a soja, são exportados predominantemente derivados da ureia, denominados de **ureídeos**. A diferença entre essas moléculas está no número de carbonos necessários para carregar os nitrogênios: a molécula de glutamina tem 5 carbonos para carregar 2 nitrogênios; a asparagina tem 4 carbonos para carregar 2 nitrogênios; os ureídeos (alantoína e ácido alantoico) têm 4 carbonos que carregam 4 nitrogênios, sendo carregadores mais eficientes (Figura 3.4).

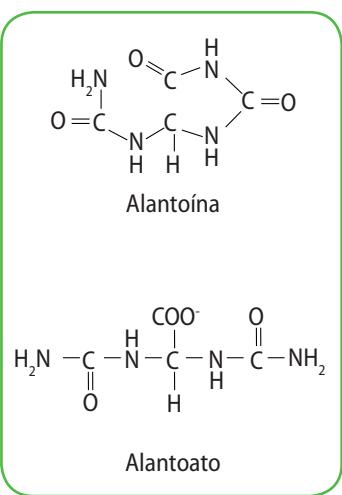


Figura 3.4 – Estruturas dos ureídeos utilizados no transporte do nitrogênio assimilado pelas espécies que fazem associação simbótica.

A **asparagina** é sintetizada através de duas etapas: na primeira, a enzima **aspartato aminotransferase** catalisa a reação do glutamato com o oxaloacetato, produzindo o alfa-cetoglutarato e aspartato. Na segunda etapa, a enzima **asparagina sintetase** catalisa

a reação da glutamina com o aspartato, produzindo asparagina e glutamato; nessa reação é usada uma molécula de ATP.

A fixação do nitrogênio em plantas noduladas corresponde a 50% do nitrogênio necessário a essas plantas. O restante do nitrogênio necessário é absorvido na forma de nitrato, e o nitrogênio é assimilado nas folhas exatamente da mesma forma que em plantas não noduladas, processo explicado no item a seguir.

3.8 Assimilação do nitrogênio em plantas que não fazem associação simbiótica

Nesse caso, as células das raízes das plantas absorvem o nitrato (NO_3^-) do solo, mas esse ânion não pode ser assimilado em molécula orgânica diretamente, sendo necessário ser transformado em nitrito (NO_2^-) através da enzima **nitrato redutase**, presente no **citoplasma das células**. Em seguida, o nitrito penetra nos **plástideos das raízes** ou nos **cloroplastos das folhas**, onde deve ser rapidamente transformado em íon amônio (NH_4^+), pois o nitrito é tóxico, através da enzima **nitrito redutase**.

As duas reações requerem doadores de prótons e elétrons para se juntar com os átomos de oxigênio presentes nos cátions nitrato e nitrito e removê-los das ligações com o átomo de nitrogênio. As ligações são então liberadas para inserir os prótons hidrogênio e elétrons para formar o íon amônio. Os principais doadores de prótons e elétrons são o NADH e o NADPH. Quando existe pouco nitrato no solo, a raiz dispõe de NADH e NADPH suficientes para fazer a assimilação do nitrato em aminoácidos ou amidas, mas quando a quantidade de nitrato no solo é muito alta, o NADH e o NADPH da raiz passam a ser limitantes. Nesse caso, o nitrato é translocado até o citoplasma das folhas, e o nitrito, uma vez formado, penetra nos cloroplastos, onde se dará a transformação em íon amônio. Essa reação é acoplada com o transporte de elétrons e prótons da fase clara da fotossíntese, tendo como principal doador a água, presente dentro do canal do tilacoide. A ferredoxina, nesse caso, é a molécula presente nos cloroplastos que faz essa transferência de prótons e elétrons para transformar o nitrito em íon amônio.

Em seguida, ocorre um processo semelhante ao que acontece nos nódulos de plantas noduladas: o íon amônio (NH_4^+) é assimilado ao glutamato, formando glutamina através da atuação das enzimas **GS** e **GOGAT**. Em plantas que não fazem associação simbiótica, a GS é encontrada no citoplasma das células das raízes e no citoplasma e nos cloroplastos das células das folhas. A GOGAT é uma enzima presente nos plastídeos das células das raízes e nos cloroplastos das células das folhas. Ela utiliza como doadores de prótons e elétrons para formar o glutamato, o **NADH**, quando presente nos plastídeos das raízes, e a **ferredoxina**, quando localizada nos cloroplastos.

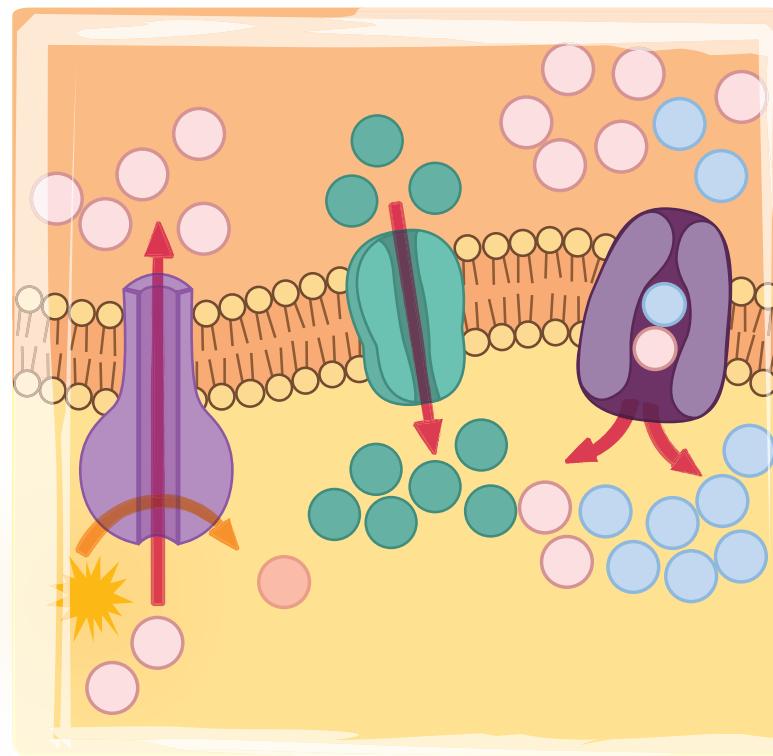
Resumo

Embora a atmosfera seja rica em nitrogênio, as plantas não podem aproveitá-lo, exceto as que fazem associação simbiótica com microrganismos. A fixação simbiótica do nitrogênio ocorre nos nódulos formados nas raízes das plantas hospedeiras através da ação da dinitrogenase, presente nas bactérias fixadoras. A função da planta é fornecer moléculas de carboidratos produzidas na fotossíntese aos bacteroides para que esses viabilizem, através do seu próprio metabolismo, a conversão do nitrogênio em íon amônio. Esse íon é rapidamente incorporado em amidas (glutamina ou asparagina), que depois são exportadas pelas células e utilizadas nas reações de formação dos aminoácidos. As plantas que não se associam geralmente absorvem o nitrogênio do solo na forma de nitrato, que então é transformado em íon amônio e depois incorporado em moléculas orgânicas.

Referências

- HOPKINS, W. J. **Introduction to plant physiology**. 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1999.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 4



Absorção de nutrientes minerais pelas raízes de plantas

Neste capítulo, veremos como os íons minerais entram em contato com as raízes, como são por elas absorvidos e quais as proteínas envolvidas neste processo.

4.1 Introdução

Para que os nutrientes presentes no solo possam alimentar a planta, é necessário que haja o contato entre os nutrientes e a raiz e que eles sejam absorvidos pelas raízes das plantas. Esse contato pode se dar por três diferentes processos, os quais ocorrem simultaneamente: **fluxo de massa**, **difusão** e **interceptação pela raiz** (Figura 4.1).

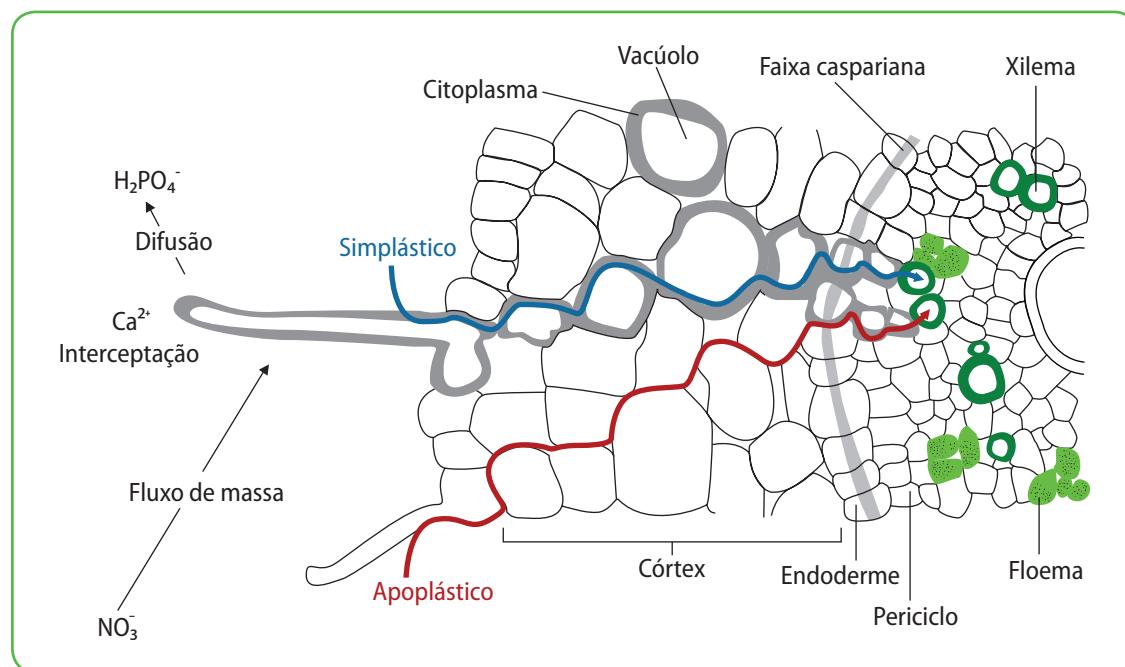


Figura 4.1 – Contato do nutriente com a raiz e vias de entrada do nutriente no xilema.

No fluxo de massa, o contato entre o nutriente e a raiz se dá quando o nutriente é carregado juntamente com a água (solução do solo), que vai de um local de maior umidade (maior potencial de água) para um local de menor potencial de água, nas proximidades das raízes. No fluxo de massa, o nutriente dissolvido na fase líquida é carregado pela massa líquida. A quantidade do nutriente que pode atingir as raízes é proporcional ao volume de água absorvido e à concentração do nutriente na solução do solo.

Na difusão, o nutriente entra em contato com a raiz ao passar de um local de maior concentração na solução do solo para outro de menor concentração do mesmo nutriente, na mesma solução do solo. A difusão é o movimento de um nutriente através da solução do solo que está parada, obedecendo a um gradiente de concentração, ou seja, movimenta-se de locais de maior para menor concentração do nutriente.

Na interceptação radicular, o contato se dá quando a raiz, ao crescer, encontra o nutriente, ou seja, é a raiz que encontra o nutriente. As **micorrizas** são como extensões do sistema radicular dos vegetais e podem aumentar o contato da solução com o sistema radicular, sendo importantes principalmente para o contato do fósforo.

As **micorrizas** são como extensões do sistema radicular dos vegetais e podem aumentar o contato da solução com o sistema radicular, sendo importantes principalmente para o contato do fósforo.

O fluxo de massa é um processo importante para o contato de N, Ca, Mg, S, B, Cu, Mn e Mo com a raiz; a difusão é importante para que o P e o K entrem em contato com as raízes. Para o Fe e Mn, os processos de fluxo de massa e difusão são igualmente importantes.

Vamos, a seguir, estudar em detalhes os mecanismos de absorção e transporte de nutrientes.

4.2 Mecanismos de absorção de nutrientes pelas raízes

Após haver o contato entre os nutrientes da solução do solo e as raízes, o nutriente precisa chegar até o xilema para ser transportado para as partes aéreas dos vegetais. Como os nutrientes estão dissolvidos na água, a movimentação para dentro da planta segue os mesmos caminhos descritos para a água. O caminho é percorrido,

em parte, por via apoplástica e, em parte, por via simplástica, como é mostrado na Figura 4.1.

Barreira presente nas paredes das células da endoderme pela deposição de suberina, substância impermeável à água.

Os elementos absorvidos inicialmente via apoplasto, para que cheguem até o xilema, precisam passar por dentro das células até atingirem a endoderme; ao ultrapassá-la, eles percorrem o caminho simplástico. Isso ocorre porque as paredes das células da endoderme possuem as *estrias de Caspary ou faixa caspariana* interrompendo o caminho apoplástico. O caminho apoplástico do nutriente se faz passivamente, isto é, sem gasto de energia, enquanto que o caminho de entrada na célula através da membrana plasmática (simplasto) necessita de energia do ATP, sendo denominado ativo.

Embora não se conheça exatamente como se dá o processo de absorção de nutrientes pelas membranas celulares em vegetais, foi proposto um modelo para esse processo, o qual é detalhado a seguir. Os nutrientes minerais atravessam a membrana plasmática (Figura 4.2), a qual tem uma constituição lipoproteica semelhante à dos animais (recordar composição da membrana plasmática no Capítulo 2, do livro *Biologia celular*).

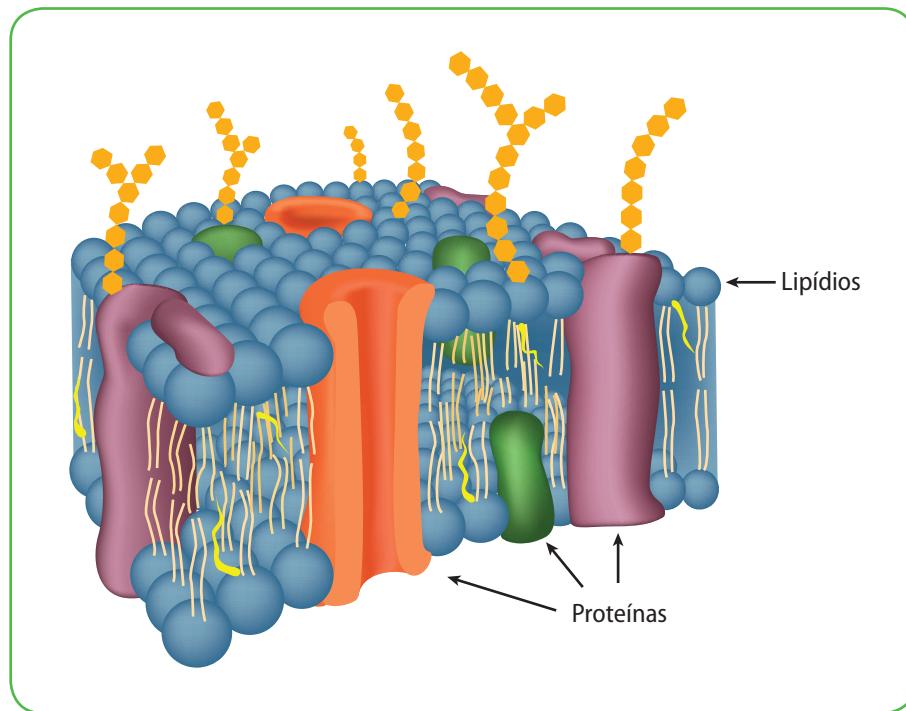


Figura 4.2 – Esquema representando a membrana celular.

As proteínas que fazem parte da membrana plasmática vegetal são de três tipos, **proteínas de canal**, **proteínas transportadoras** e **proteínas catalíticas**, estas últimas também chamadas de **bombas** (utilizam a energia do ATP para movimentar substâncias de um lado a outro da membrana plasmática).

Nos vegetais são conhecidas bombas de hidrogênio e de cálcio, sendo estas últimas localizadas principalmente na membrana dos vacúolos. Os nutrientes minerais atravessam a membrana plasmática pelas proteínas de canal ou transportadoras. Para isso ocorrer, é necessário que as proteínas catalíticas de hidrogênio bombeiem o próton hidrogênio (H^+) de dentro para fora da célula, o que cria um gradiente de potencial eletroquímico entre os dois lados da membrana e facilita a ação das proteínas de canal e transportadoras (Figura 4.3).

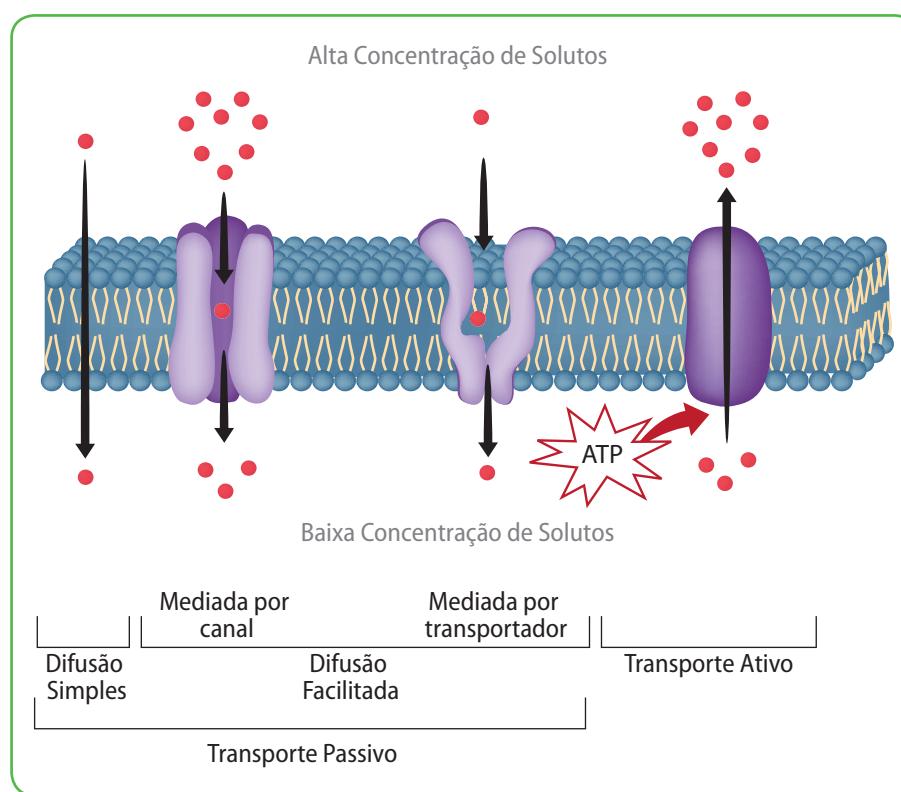


Figura 4.3 – Tipos de transporte de substâncias através da membrana plasmática.

Os determinantes da especificidade são o diâmetro do canal e as cargas elétricas presentes no canal.

As proteínas de canal são **específicas** para determinados tipos de nutrientes minerais (íons minerais). O canal pode ser aberto pelo estímulo da diferença de potencial eletroquímico criado pela bomba de prótons, embora outros estímulos, como luz, hormônios e alteração de pH, possam também estimular a abertura do canal. Uma vez aberto o canal da proteína, há a passagem de cátions, como o K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+ e Na^+ , do meio extracelular para o intracelular através da membrana. O meio intracelular costuma ser negativo devido ao bombeamento de H^+ para fora da célula, levando a um excesso de cargas negativas no citoplasma, as quais podem ser contrabalançadas pelas cargas positivas que entram. A passagem de ânions através da membrana costuma ocorrer por meio das **proteínas transportadoras**, as quais são específicas para determinados ânions, especificidade que é dada pela composição do sítio ativo da proteína. As proteínas transportadoras também podem transportar cátions quando as concentrações destes na solução do solo são muito menores que as concentrações dentro da célula.

Em alguns modelos de transporte pela membrana, o cotransporte envolve apenas simporte, enquanto é o contratransporte que envolve o antiporte.

O funcionamento da proteína transportadora é explicado da seguinte maneira: os prótons hidrogênio que foram bombeados para fora da célula pela proteína tendem a voltar espontaneamente para dentro da célula para equilibrar as cargas elétricas dentro da célula. Isso se dá pela ligação do próton hidrogênio a uma proteína transportadora. Essa ligação expõe o sítio ativo dessa proteína para a ligação com cátions ou ânions. Enquanto o H^+ vai atravessando a membrana celular, o íon acoplado ao sítio ativo da proteína também é transportado. Esse tipo de transporte é chamado de **cotransporte**, e quando o H^+ e o outro íon são transportados no mesmo sentido, tem-se um simporte, e quando o H^+ e o íon são transportados em sentidos opostos, tem-se um antiporte. (Figura 4.4). Existem fortes evidências de cotransporte nas células de raízes para os ânions cloreto, fosfato, nitrato e sulfato.

Quando os nutrientes entram na célula a favor de um gradiente de concentração.

A passagem de nutrientes pelas proteínas de canal pode receber o nome de **difusão facilitada**. A difusão é facilitada pelo funcionamento da bomba de prótons que, ao colocar H^+ para fora da célula, permite o funcionamento das proteínas de canal.

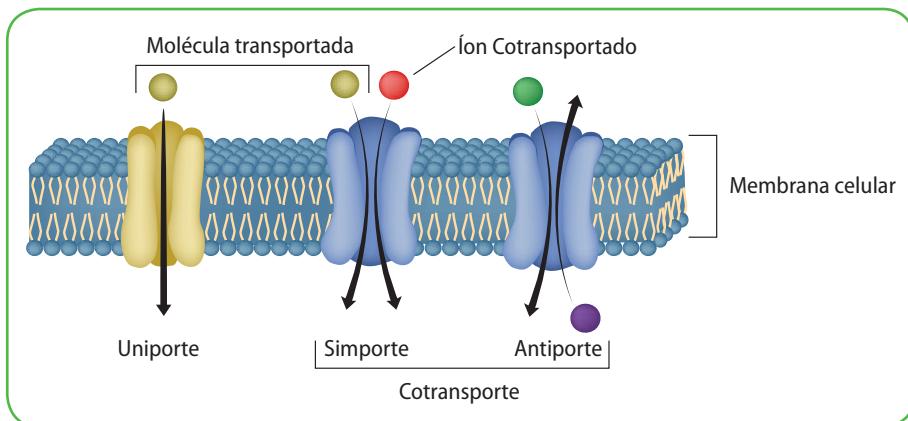


Figura 4.4 – Esquema mostrando o transportedo tipo simporte e do tipo antiporte.

4.3 Transporte e redistribuição dos nutrientes

Os íons que passam através da raiz e alcançam o xilema movem-se para cima em direção às folhas seguindo juntamente com a água. Movimentando-se para cima no xilema, os íons chegam às nervuras terminais das folhas, e a partir delas estão livres para se mover em direção aos espaços formados pelas paredes das células do mesófilo (apoplasto). Para chegar novamente ao citoplasma das células da folha, os íons necessitam outra vez passar através da membrana plasmática, da forma já descrita. Depois de penetrar em uma célula, os íons contidos no citoplasma podem passar de uma célula foliar para outra através dos **plasmodesmos**.

A solução formada pela água e sais minerais contida na luz do xilema não é homogênea desde a raiz até as folhas. As células condutoras de xilema (vasos e traqueídeos) possuem cargas negativas que podem reter cátions, tais como Ca^{2+} , Zn^{2+} e Mg^{2+} , podendo mesmo ficar aí imobilizados. Assim, existem substâncias quelantes, as quais se ligam aos íons e os tornam solúveis, possibilitando que estes sejam transportados para cima.

Há também movimento transversal de íons entre o xilema e o floema, que pode ser muito intenso, como é o caso do K que possui concentração quase similar na solução dos dois sistemas de condução. No floema, os nutrientes minerais são redistribuídos pela planta juntamente com os produtos fotossintetizados pela planta.

São canais responsáveis pela conexão citoplasmática entre células vizinhas, possibilitando a troca de moléculas de informação, funcionais, estruturais ou ainda de xenobióticos entre as células pertencentes a um mesmo grupo. Ocorrem somente em células vegetais.

Resumo

Para que os nutrientes presentes no solo possam alimentar a planta, é necessário que haja o contato entre os nutrientes e a raiz e que eles sejam absorvidos pelas raízes das plantas. Esse contato pode se dar por fluxo de massa, difusão e interceptação pela raiz.

Após haver o contato entre os nutrientes da solução do solo e as raízes, o nutriente precisa chegar até o xilema para ser transportado para a parte aérea dos vegetais. Como os nutrientes estão dissolvidos na água, a movimentação para dentro da planta segue os mesmos caminhos descritos para a água. O caminho é percorrido em parte por via apoplástica e em parte por via simplástica.

Os elementos absorvidos inicialmente via apoplasto, para que cheguem até o xilema, precisam passar por dentro das células; quando atingem a endoderme, percorrem o caminho simplástico. Isso ocorre porque as paredes das células da endoderme apresentam deposição de suberina, substância impermeável à água, a qual forma uma barreira, denominada estrias de Caspary. O caminho apoplástico do nutriente se faz passivamente, isto é, sem gasto de energia, enquanto o caminho de entrada na célula através da membrana plasmática (simplasto) necessita da energia do ATP, sendo denominado ativo.

Pelo modelo proposto para absorção de nutrientes pelas membranas celulares em vegetais, os nutrientes minerais atravessam a membrana plasmática através de proteínas de canal ou transportadoras. Para ocorrer esse transporte, é necessário que as proteínas catalíticas de hidrogênio bombeiem o próton hidrogênio (H^+) de dentro para fora da célula, o que cria um gradiente de potencial eletroquímico entre os dois lados da membrana e facilita a ação das proteínas de canal e transportadoras.

As proteínas de canal são específicas para determinados tipos de nutrientes minerais (íons minerais), e os determinantes da especificidade são o diâmetro do canal e as cargas elétricas presentes no canal. Uma vez aberto o canal da proteína, há a passagem de cátions, como o K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NH_4^+ e Na^+ , do meio extracelular para o intracelular através da membrana. O meio intracelular costuma

ser negativo devido ao bombeamento de H^+ para fora da célula, levando a um excesso de cargas negativas no citoplasma, as quais podem ser contrabalançadas pelas cargas positivas que entram. A passagem de ânions através da membrana costuma se dar através das proteínas transportadoras, as quais são específicas para determinados ânions, especificidade que é dada pela composição do sítio ativo da proteína. As proteínas transportadoras também podem transportar cátions quando as concentrações destes na solução do solo são muito menores que as concentrações dentro da célula.

A passagem de nutrientes pelas proteínas de canal pode receber o nome de difusão facilitada quando os nutrientes entram na célula a favor de um gradiente de concentração. A difusão é facilitada pelo funcionamento da bomba de prótons que, ao colocar H^+ para fora da célula, permite o funcionamento das proteínas de canal.

Os íons que passam através da raiz e alcançam o xilema movem-se em direção às folhas, seguindo juntamente com a água o caminho apoplástico. Para chegar novamente ao citoplasma das células da folha, os íons necessitam outra vez passar através da membrana plasmática, da forma já descrita. Há também movimento transversal de íons entre o xilema e o floema, que pode ser muito intenso, como é o caso do K, que possui concentração quase similar na solução dos dois sistemas de condução. No floema, os nutrientes minerais são redistribuídos pela planta juntamente com os produtos fotossintetizados pela planta.

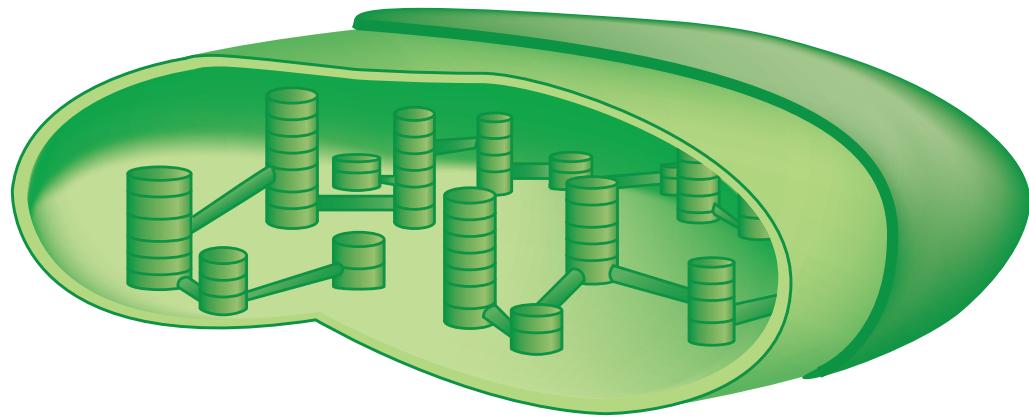
Referências

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 5



Fotossíntese

Neste capítulo, veremos como o gás carbônico juntamente com a energia da luz são transformados em energia química e utilizados para formar açúcar nos vegetais. Veremos também que fatores ambientais podem influenciar esse processo.

5.1 Introdução

A fotossíntese significa síntese pela luz e pode ser considerada como um dos processos biológicos mais importantes na Terra. Por liberar oxigênio e consumir dióxido de carbono, a fotossíntese transformou o mundo no ambiente habitável que conhecemos hoje. De uma forma direta ou indireta, a fotossíntese supre todas as nossas necessidades alimentares e nos fornece um sem-número de fibras e materiais de construção. A energia armazenada no petróleo, no gás natural, no carvão e na lenha, que são utilizados como combustíveis em várias partes do mundo vieram a partir do Sol via fotossíntese. Assim, a pesquisa científica da fotossíntese possui uma importância vital. Se o homem conseguir entender e controlar o processo fotossintético, será possível saber como aumentar a produtividade de alimentos, fibras, madeira e combustível, além de aproveitar melhor as áreas cultiváveis. Uma vez que a fotossíntese afeta a composição atmosférica, o seu entendimento é essencial para compreendermos como o Ciclo do CO₂ e outros gases, que causam o efeito estufa, afetam o clima global do planeta.

Todas as necessidades energéticas dos animais são fornecidas pelos vegetais, seja diretamente ou através do consumo de animais herbívoros. Os vegetais, por sua vez, obtêm a energia para sintetizar os alimentos via fotossíntese. Embora as plantas retirem do solo (nutrientes minerais e água) e do ar (gás carbônico) a matéria-prima necessária para a fotossíntese, a energia necessária para a realização do processo é fornecida pela luz solar. Entretanto, a luz

solar para ser utilizada deve ser convertida em outras formas de energia. É exatamente isso que ocorre na fotossíntese, as plantas convertem a energia solar em energia química, a qual pode ser armazenada e utilizada posteriormente. Isso é um grande feito, pois o homem ainda não descobriu como converter a energia solar em energia química. Um dos processos mais importantes da fotossíntese é a utilização da energia solar para converter o gás carbônico atmosférico em carboidratos, cujo subproduto é o oxigênio. Posteriormente, se a planta assim o necessitar, ela pode utilizar a energia armazenada nos carboidratos para sintetizar outras moléculas.

5.2 A energia solar

Para entender melhor o processo da fotossíntese, é necessário conhecer um pouco sobre a energia solar. O Sol emite energia na forma de radiação eletromagnética (ver quadro destaque), da qual apenas 40% chegam à superfície terrestre, sendo o restante refletido ou absorvido pelo oxigênio, ozônio, gás carbônico, água e poeira presentes acima da camada atmosférica terrestre (Figura 5.1).

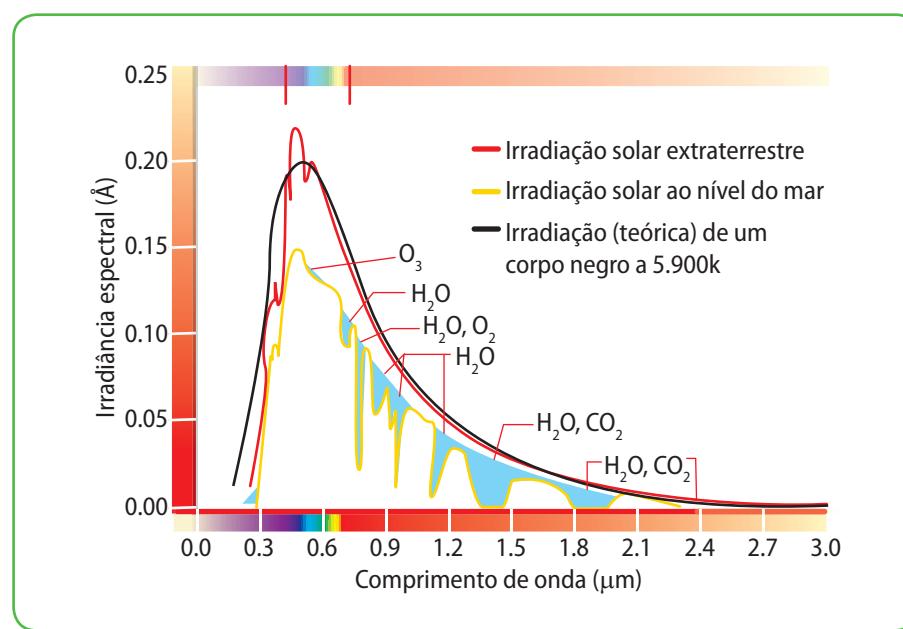


Figura 5.1 – Espectro solar. A curva acima representa a irradiância por unidade de comprimento de onda. FONTE: Ciência Hoje.

Radiação eletromagnética

Radiação eletromagnética é a definição dada às ondas que se propagam no vácuo ou no ar com velocidade de 300.000 km/s, ou seja, com a velocidade da luz (c), que também é uma radiação eletromagnética. Outra característica das ondas eletromagnéticas é a capacidade de transportar energia e informações.

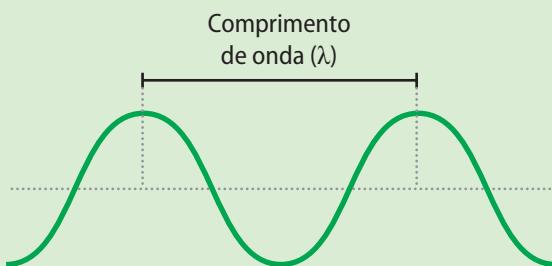
Como dito anteriormente, existem vários tipos de radiação eletromagnética, então o que as difere?

O que diferencia uma radiação eletromagnética da outra é o seu comprimento de onda. Mas o que é comprimento de onda?

Comprimento de onda (λ) é a distância entre dois pontos máximos de uma onda. Observe:

Assim, o comprimento de onda (λ) de uma onda eletromagnética é o que irá diferenciá-las. Existem ondas eletromagnéticas com grandes comprimentos de onda, tais como: as ondas de rádio (AM e FM) e TV (UHF e VHF). Por outro lado, existem radiações com comprimento de onda bem pequeno, tais como: radiação-X e radiação γ .

O fato de o comprimento de onda ser grande ou pequeno influí na sua frequência (v), que é a variação da onda por segundo, ou seja, é a “velocidade” na qual a onda se propaga. Quanto menor for o comprimento de onda (λ), maior será a frequência (v) e, quanto maior for o comprimento de onda (λ), menor será a frequência (v).



A radiação eletromagnética solar consiste de raios cósmicos em um extremo e ondas de rádio no outro extremo, entretanto, os organismos fotossintetizantes utilizam apenas uma pequena faixa de toda a radiação eletromagnética emitida pelo Sol, chamada de **radiação visível ou luz** (Figura 5.2). A luz é transmitida por ondas, na forma de pacotes discretos de energia chamados fótons. A energia contida em cada fóton varia dependendo do comprimento de onda e da velocidade da luz. Dessa forma, luz com comprimentos de onda menores tem maior energia que luz com comprimentos de onda maiores (a luz azul de 450 nm de comprimento de onda tem maior energia que a luz vermelha de 650 nm de comprimento de onda).

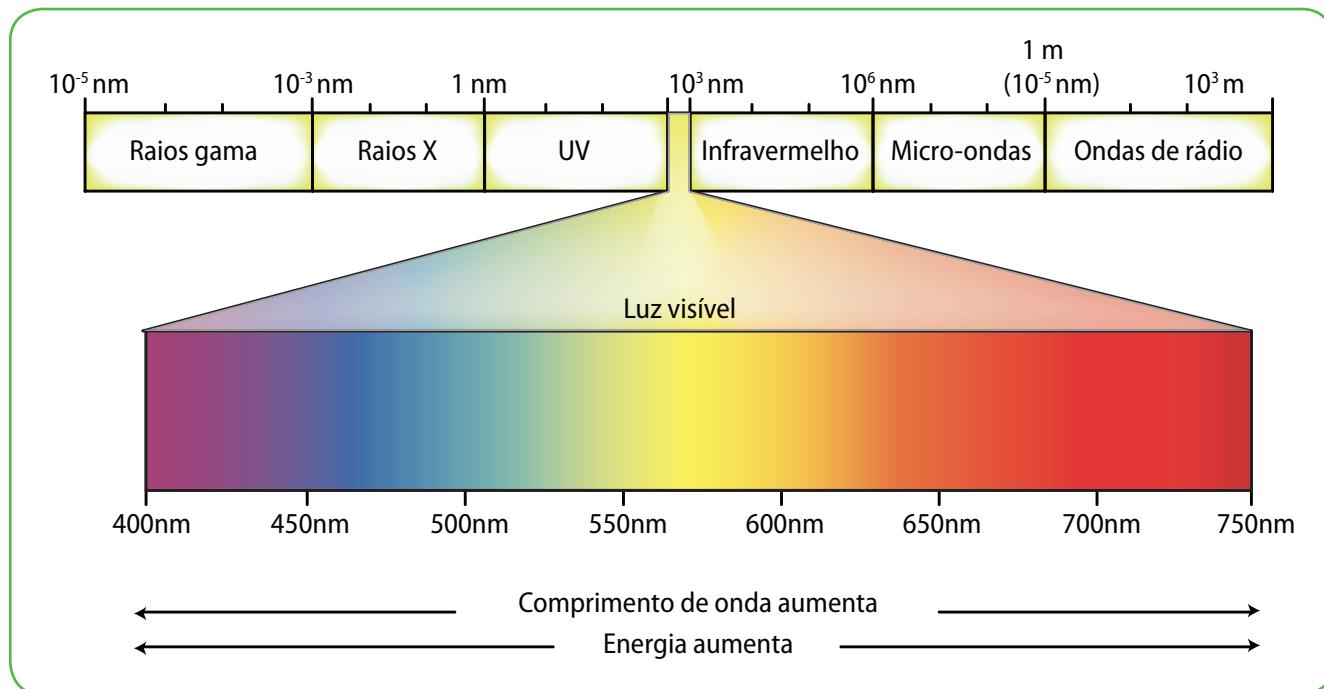


Figura 5.2 – Espectro de radiação eletromagnética emitida pelo Sol.

5.3 O mecanismo da fotossíntese

Todo o processo fotossintético ocorre numa organela chamada cloroplasto (Figura 5.3). Na fotossíntese, a planta usa a energia solar para separar a molécula de água em dois átomos de hidrogênio e um de oxigênio (fotólise da água). O oxigênio difunde-se para a atmosfera e os átomos de hidrogênio geram compostos ricos em energia, necessários à fixação do gás carbônico. A série complexa de reações que culminam na difusão do oxigênio e formação de açúcar é separada em duas fases, a etapa fotoquímica (classicamente conhecida como fase clara), que ocorre nos tilacoides dos cloroplastos, e a etapa fotoquímica (classicamente conhecida como fase escura), que ocorre no estroma dos cloroplastos. No entanto, ambas as fases ocorrem na presença de luz.

Na fase **fotoquímica**, os produtos finais são o ATP e o NADPH. O hidrogênio do NADPH vem da fotólise da água, que ocorre no lúmen dos tilacoides. Após a fotólise da água, os elétrons dos dois hidrogênios são repassados às duas clorofilas no centro de reação

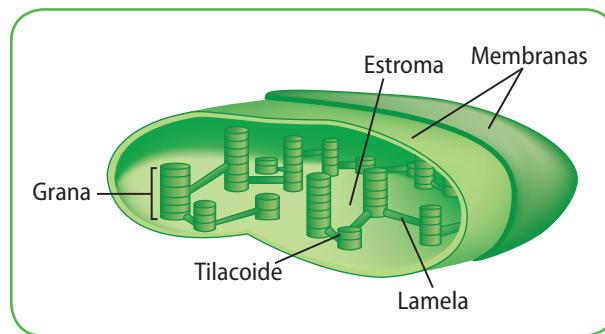


Figura 5.3 – Estrutura do cloroplasto.

*Ver detalhes no Capítulo 4
do livro Biologia celular.*

(P680) do fotossistema II, que perderam elétrons por ação da luz e caminham por uma cadeia de transportadores de elétrons (plastoquinona, citocromo bf e plastocianina) até chegar à clorofila (P700) do fotossistema I. Do fotossistema I, o elétron é repassado ao NADP com auxílio do transportador de elétrons ferredoxina e da enzima NADP redutase, formando NADP^- .

O próton hidrogênio (H^+), por sua vez, atravessa a membrana do tilacoide através de uma proteína transportadora, a ATP sintetase, indo do lúmen do tilacoide ao estroma do cloroplasto para se juntar, com auxílio da NADP redutase, ao NADP^- . Enquanto a ATP sintetase transporta H^+ , ela sintetiza ATP. A enzima ATP sintetase é ativada pela diferença de potencial eletroquímico entre o lado interno e externo da membrana do tilacoide. A diferença de potencial eletroquímico entre o estroma do cloroplasto e o lúmen do tilacoide é gerada pelo acúmulo de prótons H^+ no lúmen do tilacoide.

Parte desses prótons H^+ é produzida pela fotólise de uma molécula de água, que libera 2 H^+ dentro do lúmen do tilacoide, e dois elétrons, que percorrem os transportadores de elétrons dos fotosistemas para reduzir o NADP. A outra parte dos prótons é produzida pela reação de oxidação da plastoquinona. Essa molécula tem a função de transferir dois elétrons ao complexo de citocromos e ao mesmo tempo deposita 2 H^+ no lúmen do tilacoide.

Como consequência, o pH do lúmen do tilacoide torna-se ácido (pH 5,0) e o do estroma do cloroplasto torna-se alcalino (pH 8,0). Essa diferença é causada pela alta concentração de prótons H^+ resultantes da fotólise da água e do transporte de H^+ do estroma para o lúmen do tilacoide pela plastoquinona, que tem esta ação enquanto transporta elétrons do fotossistema II para o citocromo bf (ver detalhes na Figura 5.4).

O NADPH e o ATP são utilizados na segunda fase da fotossíntese, a fase química, em que o gás carbônico é reduzido a um açúcar, o gliceraldeído 3-fosfato, através do **Ciclo de Calvin-Benson**. As reações do Ciclo de Calvin-Benson são controladas por uma série de enzimas, algumas delas ativadas por luz. Por essa razão, embora essa fase da fotossíntese seja chamada também de fase escura da fotossíntese, ela não ocorre na ausência de luz. Uma das enzimas

Ver detalhes no Capítulo 4
do livro Biologia celular.

ativadas pela luz é a ribulose bifosfato carboxilase-oxigenase (RUBISCO), que coloca o carbono do gás carbônico numa molécula de ribulose 1,5-bifosfato.

5.4 Princípios básicos de captura de luz pelos pigmentos fotossintetizantes

A captação da luz é realizada por receptores de luz (pigmentos). Em plantas, os pigmentos fotossintéticos são clorofitas e carotenoides. As clorofitas refletem a luz verde, e os carotenoides refletem as luzes amarela e laranja. Esses pigmentos estão associados a proteínas que compõem dois dos complexos proteicos inseridos nas membranas dos tilacoides dos cloroplastos: o fotossistema I e o fotossistema II, formando uma antena coletora de luz ao redor dos fotossistemas. As clorofitas absorvem luz principalmente na faixa do azul e do vermelho, enquanto os carotenoides absorvem luz na faixa do azul.

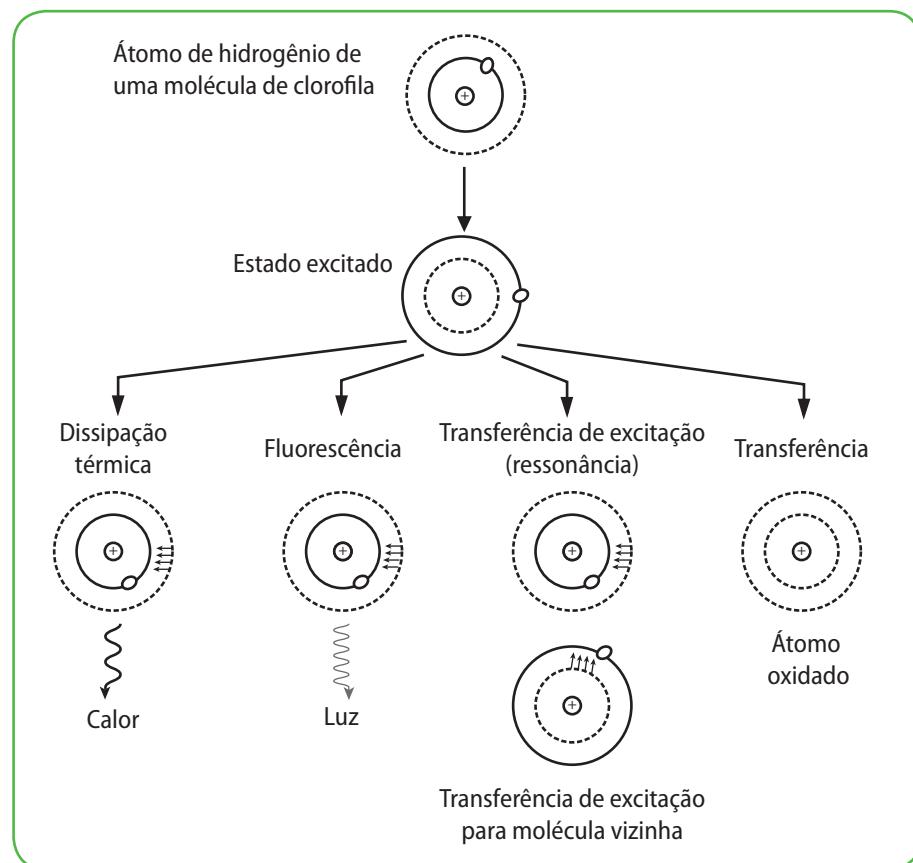
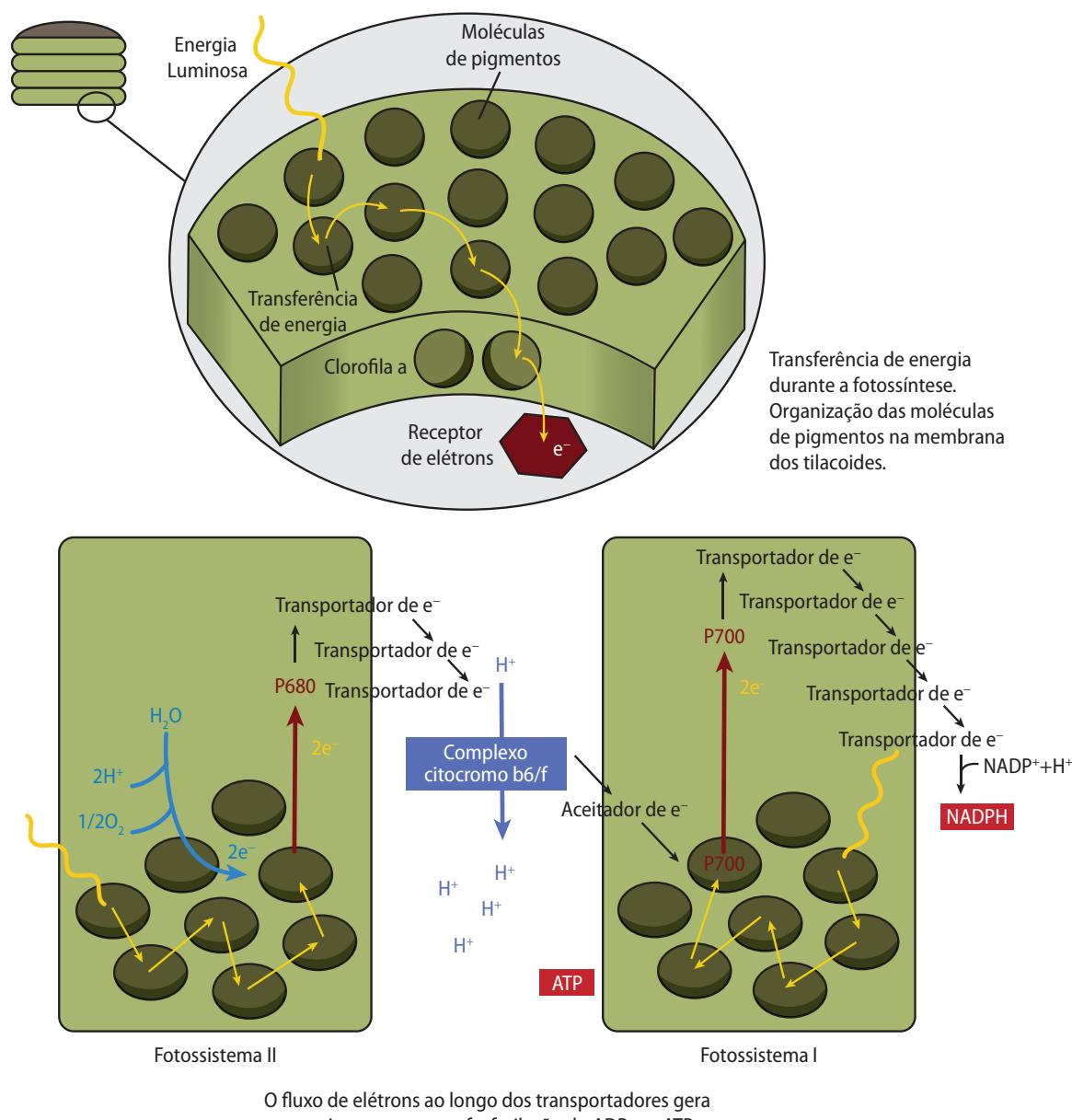


Figura 5.4 – A liberação da energia de um fóton de luz absorvida pelos pigmentos pode ocorrer das seguintes maneiras: calor, fluorescência, ressonância ou deslocamento de elétrons.

A luz chega na forma de fótons (pequenos pacotes de energia), e quando um fóton colide com um átomo, provavelmente de hidrogênio, de um pigmento da antena coletora, um elétron deste átomo é lançado a um orbital mais energético (mais distante do núcleo). O elétron lançado volta ao seu orbital de origem, podendo liberar a energia recebida de três diferentes formas: a) de calor; b) de radiação fluorescente; c) de ressonância (Figura 5.4). Nesse último processo, a perda de energia consiste na transferência dessa energia para uma molécula de pigmento adjacente, fazendo com que um elétron dessa outra molécula seja lançado para um orbital mais elevado (Figura 5.5).

Figura 5.5– Energia da ressonância de clorofila a clorofila e o fluxo de elétrons ao longo da cadeia de transportadores de elétrons, culminando na formação de ATP e NADPH.



Esse processo vai ocorrendo sucessivamente na antena de cada fotossistema até a energia chegar a uma dupla de clorofilas a especiais denominadas de P700, localizadas no fotossistema I e uma dupla de clorofilas a denominadas P680 localizadas no fotossistema II. Dessa forma, o sistema de coleta de fôtons, denominado de **antena**, canaliza a energia absorvida pelas 50 a 1.000 moléculas de clorofilas para o **centro de reação** (P700 e P680). Nesse centro, ocorre a liberação de um elétron desses pigmentos, o qual é transportado por uma cadeia de transportadores pela membrana dos tilacoides, como comentado anteriormente (Figura 5.6).

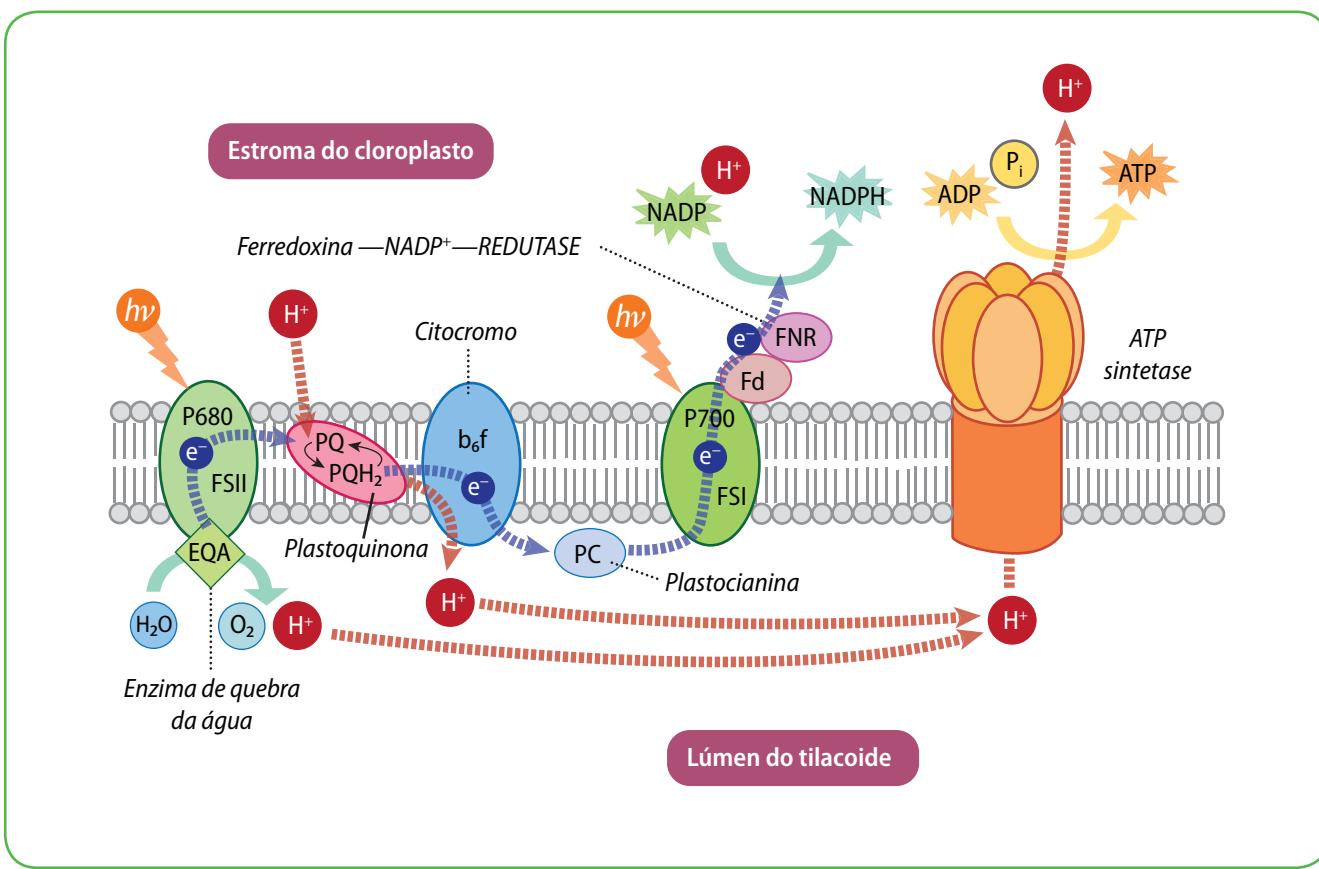


Figura 5.6 – Caminho dos elétrons do fotossistema II até o fotossistema I. Quando fôtons de luz incidem na antena coletora do fotossistema II, elétrons são ejetados pelo P680 e repassados à plastoquinona. A plastoquinona (PQ) simultaneamente aceita os íons H^+ e fica reduzida a PQH_2 , e, então, libera prótons H^+ para o interior do tilacoide (lúmen). Então, forma-se um gradiente eletroquímico e de pH de um lado e de outro da membrana do tilacoide, gerando energia para a ativação da ATP sintetase e síntese de ATP. A PQH_2 transfere os elétrons para o citocromo bf, que os transfere para a plastocianina (PC) e esta para o fotossistema I, repondo os elétrons perdidos pelo P700. O P700 perde elétrons quando fôtons de luz colidem com a antena coletora do fotossistema I e fazem o P700 ejetar elétrons que são capturados pela ferredoxina (Fd), a qual os transfere para uma enzima que reduzirá o NADP (FNR). Enquanto isso, a ATP sintetase coloca prótons H^+ no estroma, os quais formarão NADPH e simultaneamente ATP. Os elétrons perdidos pelo P680 são repostos pelo hidrogênio da água, que é quebrada em O_2 e H pela enzima de quebra de água (EQA).

5.5 Fixação do carbono atmosférico pelo processo fotossintético

Há três formas de fixação do gás carbônico atmosférico (CO_2) pelo processo fotossintético em plantas, dependendo do tipo de planta. Essas formas foram denominadas C3, C4 e CAM, e as plantas onde essas formas ocorrem foram denominadas de plantas C3, plantas C4 e plantas CAM, respectivamente.

Plantas C3

O primeiro produto estável da fase bioquímica da fotossíntese que contém o carbono do CO_2 atmosférico é um composto formado por três carbonos, o ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA). Nas plantas C3, o carbono do gás carbônico é fixado através do Ciclo de Calvin-Benson, em que o carbono de uma molécula de CO_2 , através de uma reação de carboxilação, catalizada pela enzima RUBISCO (ribulose bifosfato carboxilase-oxigenase), é colocado em uma molécula de cinco carbonos, a ribulose 1,5-bisfosfato (RUBP), formando um composto instável de seis carbonos. Esse composto é transformado em duas moléculas de três~~ácid~~ fosfoglicérico ou fosfoglicerato (APG), e em cada molécula de APG é adicionado um fósforo vindo do ATP e um hidrogênio vindo do NADPH, formando duas moléculas de gliceraldeído-3-fosfato (PGald), o primeiro açúcar da fotossíntese. Essa fase do Ciclo de Calvin-Benson é chamada de fase de redução do carbono. Através de reações de regeneração, novas moléculas de RUBP são formadas, numa fase do Ciclo de Calvin-Benson chamada de regeneração (Figura 5.7). As plantas C3 são a maioria das plantas fotossintetizantes do nosso planeta e necessitam de boa disponibilidade de água e temperaturas amenas para atingir as suas maiores taxas de fotossíntese (Tabela 5.1).

Plantas C4

As espécies C4 são aquelas cujo primeiro produto formado após a fixação de CO_2 é~~ácid~~ oxalacético (AOA) que possui quatro carbonos. As plantas C4 são principalmente gramíneas tropicais,

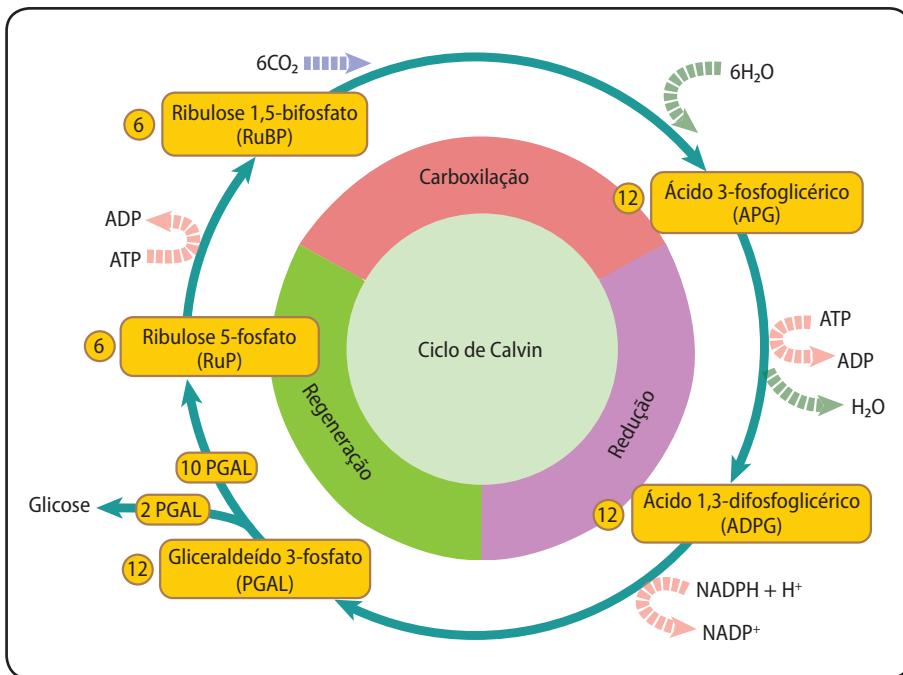


Figura 5.7 – Ciclo fotossintético em plantas C3, mostrando a incorporação do carbono do CO_2 atmosférico pela molécula de ribulose bifosfato, através da enzima RUBISCO, formando duas moléculas de ácido fosfoglicérico para cada carbono incorporado (fase de carboxilação). As moléculas de ácido fosfoglicérico são fosforiladas e reduzidas para dar origem ao gliceroldeído fosfato (fase de redução), o primeiro açúcar da fotossíntese. Assim, quando 6 CO_2 são fixados, são geradas 12 moléculas de gliceroldeído fosfato. Duas moléculas de gliceroldeído fosfato são utilizadas para gerar uma molécula de glicose, e o restante para regenerar a ribulose bifosfato (fase de regeneração).

Tabela 5.1 – Características das plantas C3, C4 e CAM

Características	C3	C4	CAM
Anatomia foliar	Bainha vascular não é distinta	Bainha kranz	Células paliçádicas e vacúulos grandes no mesófilo
Enzimas de carboxilação	RUBISCO no mesófilo	PEPcase (mesófilo) RUBISCO (Bainha V)	Noite – PEPcase Dia – RUBISCO
Taxas de fotossíntese * ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Até 20	de 30 a 40	Baixa e variável
Saturação de fotossíntese pela luz solar máxima	Sim, com $\frac{1}{2}$ a $\frac{1}{4}$ da luz solar	Não **	Sim
Inibição da assimilação de CO_2 por 21% de O_2 ***	Sim	Não	Sim, no final da tarde
Detecção de fotorrespiração	Sim	Apenas na BV	No final da tarde
Temperatura ótima para a fotossíntese	15 - 25°C	30 - 47°C	$\sim 35^\circ\text{C}$
Produção de biomassa ton/hectare/ano	22 ± 0.3	39 ± 17	Baixa e muito variável
Taxa de transpiração ($\text{Gh}_2\text{O/g aumento de massa seca}$)	450 - 950	250 - 350	180 - 125
Eficiência de uso de água	1- 3 g $\text{CO}_2/\text{kg H}_2\text{O}$	2 - 5 g $\text{CO}_2/\text{kg H}_2\text{O}$	6 - 30 g $\text{CO}_2/\text{kg H}_2\text{O}$

* A taxa de fotossíntese é dada pela concentração de CO_2 fixado por área por segundo.

** Em condições ambientais, as plantas C4 não mostram saturação das taxas de fotossíntese, que podem ser aumentadas mais um pouco se fornecermos mais luminosidade a essas plantas.

*** O O_2 atmosférico aumenta a fotorrespiração e reduz a assimilação de CO_2 .

como o capim-colonião, o ca~~elefante~~, o milho, o sorgo, a cana-de-açúcar, mas há também dicotiledôneas, como o caruru, o amendoim-bravo, a erva-de-santa-luzia e a erva-tostão.

Muitas espécies de plantas C4 possuem Anatomia Kranz ou Bainha Kranz. (Figura 5.8). Esse tipo de anatomia foliar é chamada Anatomia kranz, pois a visão da bainha vascular ao microscópio em cortes transversais dessas folhas lembra uma coroa de flores (em alemão, kranz). Essa bainha vascular parenquimática difere da bainha vascular das plantas C3, pois apresenta cloroplastos que contém RUBISCO enquanto nas C3, a bainha parenquimática não possui cloroplastos. Por outro lado, nas plantas C4, os cloroplastos das células do mesofilo foliar não possuem a RUBISCO enquanto todas as células do mesofilo das plantas C3 possuem cloroplastos com RUBISCO.

As células do mesofilo das plantas C4 possuem em seu citoplasma uma enzima denominada de enzima ácido fosfoenolpirúvico carboxilase ou PEP case, que incorpora o CO₂ em uma molécula de 3 carbonos denominada de ácido fosfoenolpíruvico (PEP) produzindo o ácido oxalacético (AOA) que a seguir é transformado em malato ou aspartato, dependendo da espécie. Esses produtos são conduzidos até os cloroplastos da bainha vascular onde sofrem descarboxilação, ou seja, perdem CO₂ e se transformam em piruvato.

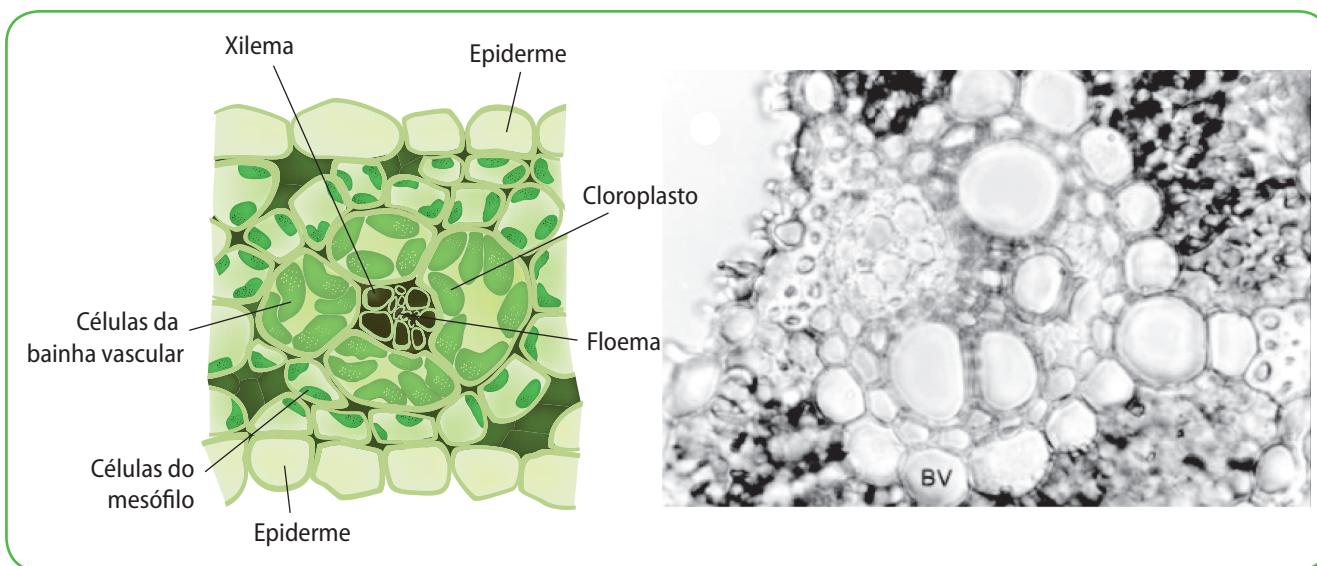


Figura 5.8 – Corte transversal de folhas de planta C4 evidenciando a bainha vascular com cloroplastos (à esquerda). Corte transversal de uma folha de planta C3, evidenciando a bainha vascular (BV) sem cloroplastos (à direita).

Esse CO₂ gerado pelas reações de descarboxilação é então fixado pela RUBISCO no Ciclo de Calvin-Benson, que ocorre somente nos cloroplastos das células da bainha vascular.

Como a primeira enzima (PEPcase) tem uma afinidade muito alta pelo CO₂ atmosférico e ocorre no citoplasma das células do mesófilo, essas plantas são mais eficientes no aproveitamento de água que as plantas C3, pois podem fixar CO₂ com os estômatos parcialmente fechados e assim economizam água. Elas apresentam maiores taxas de fotossíntese que plantas C3. A enzima PEPcase funciona em altas temperaturas e essas plantas apresentam as mais altas taxas de fotossíntese entre 30 e 47°C. Esse fato ocasiona a concentração de uma grande quantidade de CO₂ onde está localizada a RUBISCO, aumentando a afinidade desta pelo CO₂ e, assim, aumentando a formação de açúcar (Figura 5.9). Como a primeira enzima tem uma afinidade muito alta pelo CO₂ atmosférico, essas plantas são mais eficientes no aproveitamento de água que as plantas C3, pois podem fixar CO₂ com os estômatos parcialmente fechados e assim economizam água. Elas apresentam maiores taxas de fotossíntese que plantas C3. A enzima PEPcase funciona em altas temperaturas e essas plantas apresentam as mais altas taxas de fotossíntese entre 30 a 47°C (Tabela 5.1).

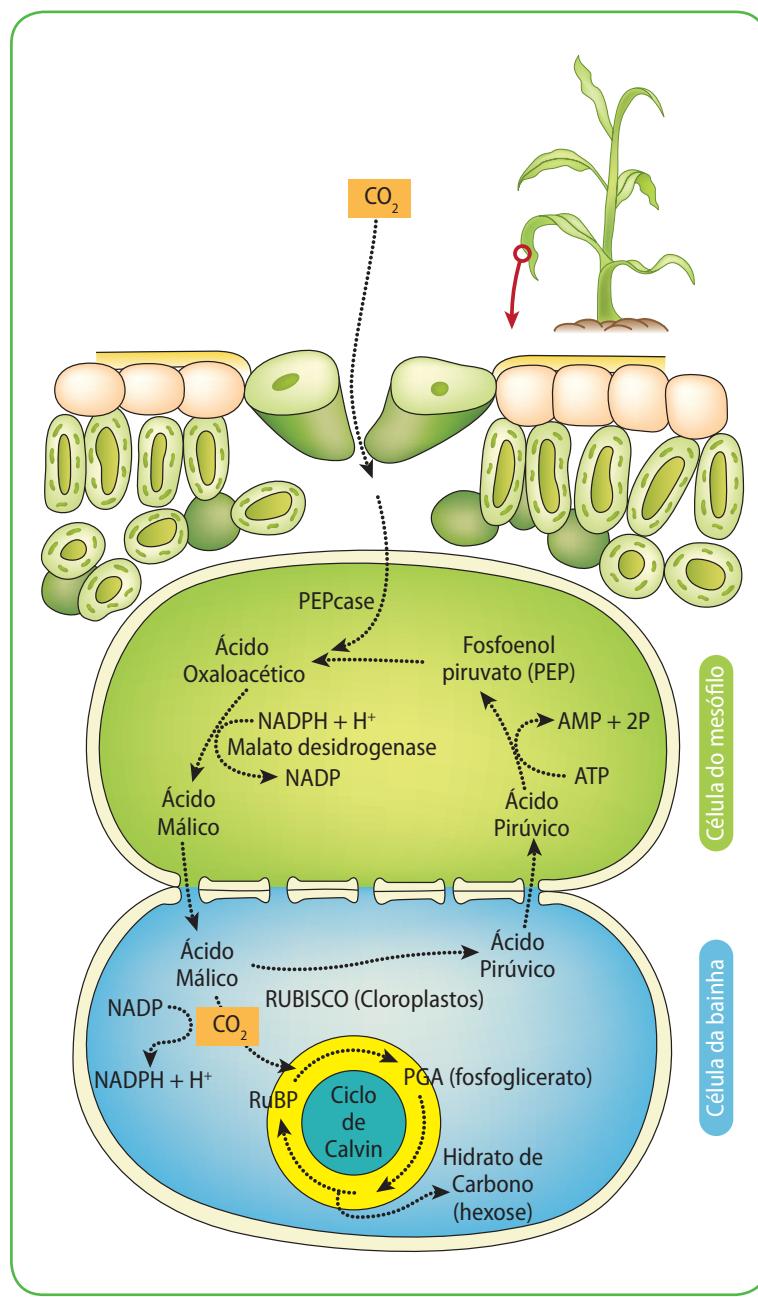


Figura 5.9 – Metabolismo de plantas C4.

Plantas CAM

Receberam esse nome por terem sido primeiros descritas nesta família de plantas.

As plantas CAM (sigla em inglês) ou **MAC** (Metabolismo Ácido das Crassuláceas, sigla em português) apresentam o metabolismo ácido das crassuláceas. Nessas plantas, o gás carbônico atmosférico, à semelhança do que ocorre em plantas C4, também é capturado pela enzima PEPcase e o carbono colocado numa molécula de ácido fosfoenol pirúvico, formando ácido oxalacético. Além das crassuláceas, espécies de outras famílias também podem apresentar metabolismo CAM. São espécies suculentas de deserto ou de habitats sujeitos a secas periódicas. As plantas do tipo CAM fecham os estômatos durante o dia e os abrem durante a noite, estocando neste período o CO₂ absorvido na forma de ácido málico. Durante o dia, o ácido málico é descarboxilado, transformando-se

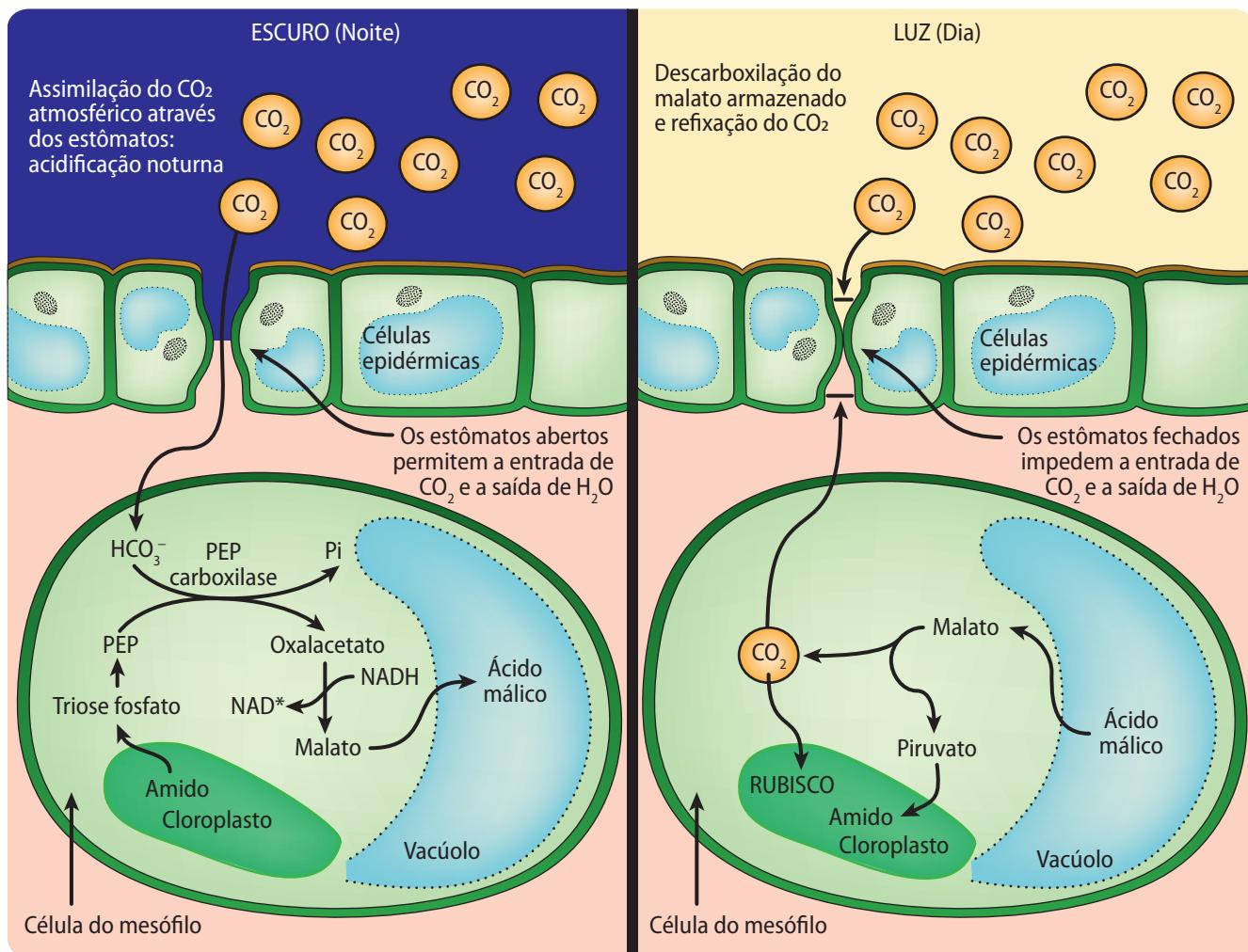


Figura 5.10 – Metabolismo de plantas CAM.

em ácido pirúvico, e o CO₂ liberado é incorporado ao Ciclo de Calvin-Benson ou Ciclo C3 pela enzima RUBISCO, que funciona somente durante o dia. Dessa forma, essas plantas não transpiram durante o dia e armazenam água, já que vivem em ambientes com limitações de água. Essas plantas são as mais eficientes no aproveitamento da água para o seu crescimento (Figura 5.10; Tabela 5.1).

5.6 Fotorrespiração

A pesquisa científica em fotossíntese mostrou-nos que o processo fotossintético é relativamente ineficiente. Por exemplo, a eficiência de ganho de carbono em um campo de milho durante a época de crescimento é apenas de 1 a 2% da energia solar incidente. Nos campos não cultivados, a eficiência é de apenas 0,2%. A cana-de-açúcar possui uma eficiência de 8%. A fotorrespiração gera redução nas taxas de fotossíntese pois no processo ocorrem perdas de CO₂.

A fotorrespiração é decorrente da função da enzima RUBISCO como oxigenase que leva à perda de CO₂. Como essa enzima só é ativa na presença da luz, essa perda de CO₂ pela fotorrespiração só ocorre durante o dia.

Na presença da luz, a RUBISCO pode funcionar como carboxilase e oxigenase. Neste último caso, ela promove a incorporação do oxigênio numa molécula de ribulose bifosfato, levando à formação de uma molécula de dois carbonos, o ácido fosfoglicólico, e uma molécula de três carbonos, o ácido fosfoglicérico. Este último é utilizado no Ciclo de Calvin-Benson, mas o ácido fosfoglicólico é rapidamente convertido em ácido glioxílico e este, em glicina. Duas moléculas de glicina se unem para formar uma molécula de serina, nas mitocôndrias, liberando um CO₂ (Figura 5.11). O CO₂ e o O₂ moleculares competem pelo sítio ativo da RUBISCO. Em condições atmosféricas normais (0,04% ou 400 ppm de CO₂ e 21% de O₂) e sob temperaturas moderadas (20-25°C), a proporção entre as funções carboxilase e oxigenase é de cerca de 3:1. A fotorrespiração pode ocasionar uma diminuição na assimilação líquida de carbono de 20 a 50% nas plantas C3; nas C4, a diminuição não

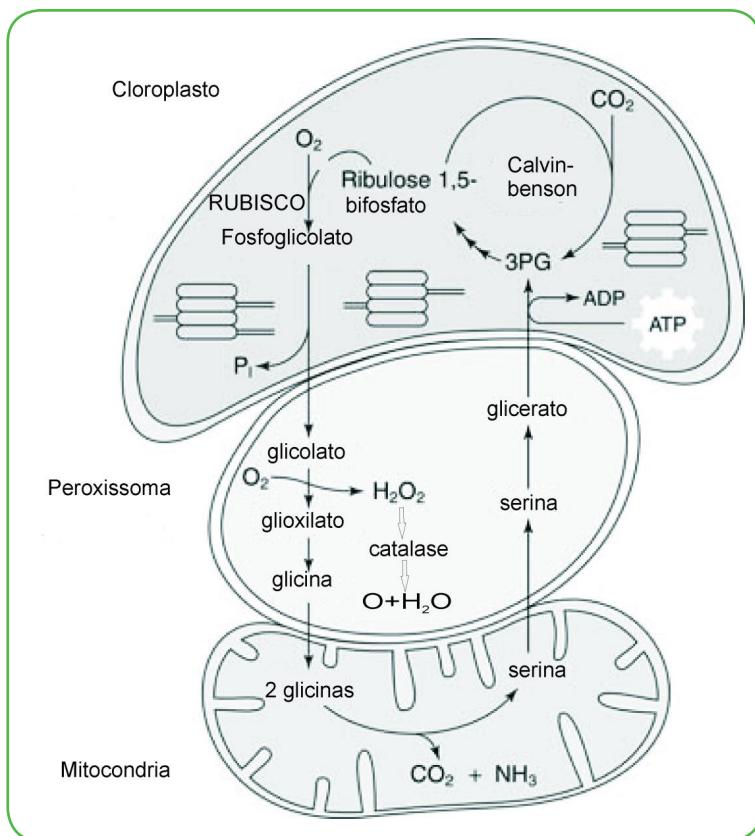


Figura 5.11 – Reações da fotorrespiração.

ocorre ou é muito baixa, pois a fotorrespiração acontece somente nas células da bainha perivascular, e o CO₂ liberado por esse processo é novamente fixado pela própria RUBISCO ou então pela PEPcase do mesófilo foliar, fato que explica as altas taxas de fotossíntese em plantas C4 que podem ser o dobro das taxas encontradas em plantas C3.

5.7 Fatores que afetam a fotossíntese

A fotossíntese é afetada por vários fatores, tais como a intensidade luminosa, a temperatura e a concentração de gás carbônico no ar. Por exemplo: em uma planta mantida

em um ambiente com temperatura e concentração de CO₂ constantes, a quantidade de fotossíntese realizada passa a depender exclusivamente da luminosidade. Entretanto, na natureza, os fatores analisados estão todos presentes ao mesmo tempo no ambiente, e os componentes limitantes podem ser dois ou mais concomitantemente. O que se procura analisar, nas condições naturais, é qual delas influi de maneira mais decisiva como fator limitante da fotossíntese.

Temperatura

Qualquer temperatura abaixo ou acima da ótima resulta em condição limitante para as reações de fotossíntese. Abaixo da **temperatura** ótima a energia cinética das moléculas reagentes (CO₂, H₂O) é insuficiente para conseguir o rendimento químico. Acima da **temperatura** ótima as enzimas vão se desnaturando, podendo até parar as reações (Figura 5.12).

Concentração de CO₂

No ar atmosférico, há uma mistura de gases composta por 78% de dinitrogênio (N₂); 21% de oxigênio (O₂) e 0,04% de dióxido de carbono (CO₂). Entretanto, como pode ser visto na Figura 5.13, a concentração ótima para a fotossíntese é de 0,2% de CO₂, já que acima dessa concentração a taxa de fotossíntese é estabilizada. Então, na natureza há menos gás carbônico do que seria possível às plantas utilizarem. Por isso, se diz que em condições naturais o gás carbônico é limitante para a fotossíntese. A construção do gráfico do efeito do gás carbônico na fotossíntese só foi possível em condições experimentais de laboratório, em que pode ser elevada a concentração de gás carbônico acima daquela que ocorre no ambiente natural.

A concentração do CO₂ no ar atmosférico exerce contribuição importante para a temperatura ambiente. Os estudiosos estimam que se essa concentração chegar em torno de 0,05% o calor será suficiente para descongelar uma parcela das calotas polares, fazendo subir o nível dos mares, o que provocaria inundações catastróficas. Entretanto a emissão de gás carbônico na atmosfera vem aumentando ano a ano devido à queima de combustíveis fósseis. Entretanto a emissão de gás carbônico na atmosfera vem aumentando ano a ano devido à queima de combustíveis fósseis.

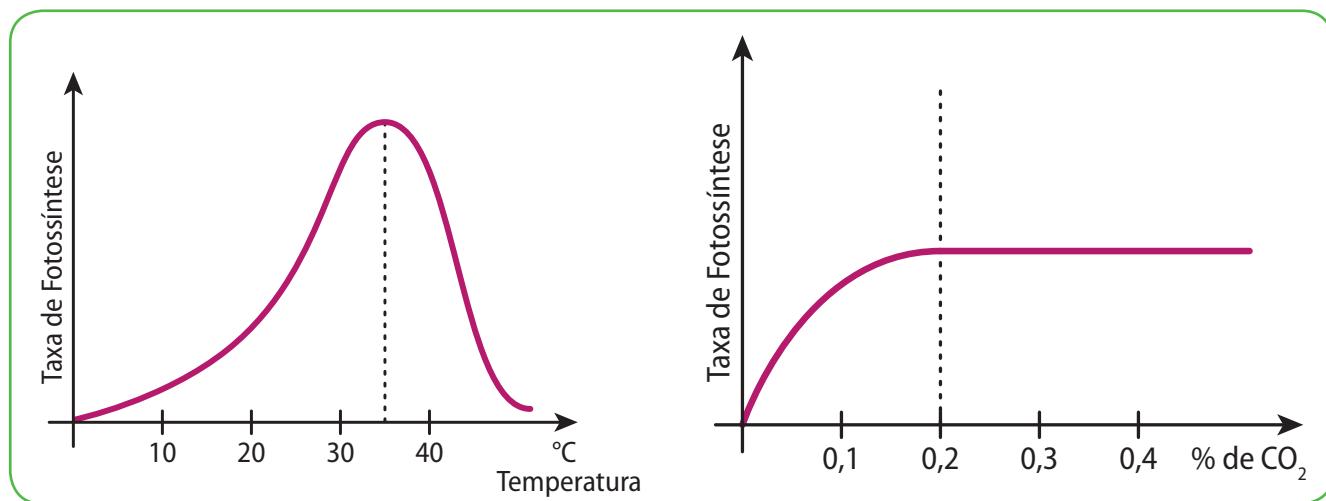


Figura 5.12 – Efeito da temperatura na taxa fotossintética.

Figura 5.13 – Efeito do gás carbônico na taxa fotossintética.

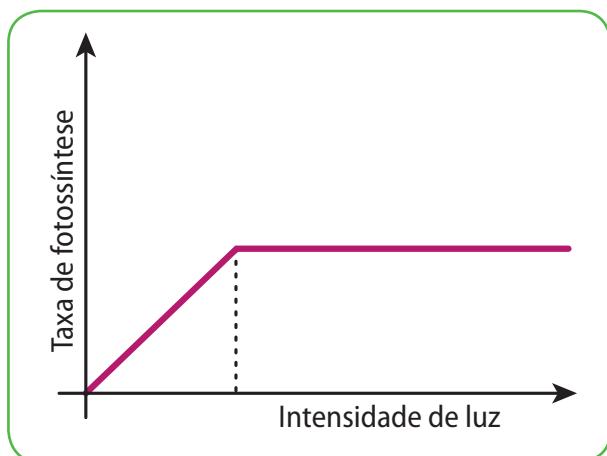


Figura 5.14 – Efeito da intensidade de luz na taxa fotossintética.

Intensidade luminosa

À medida que a intensidade de luz vai aumentando, a taxa de fotossíntese vai aumentando até atingir a estabilidade. É nesse ponto que ocorre a saturação de luz na fotossíntese (Figura. 5.14). Acima dessa **intensidade ótima** já não haverá mais melhoria na taxa de rendimento. Abaixo dessa intensidade, ou seja, do ponto de saturação de luz, a quantidade de luz é insuficiente para uma fotossíntese ótima.

Resumo

No processo fotossintético, as plantas convertem a energia solar em energia química, a qual pode ser armazenada e utilizada posteriormente. Isso ocorre nos cloroplastos em duas etapas, a fotoquímica e a bioquímica. A etapa fotoquímica ocorre nas membranas internas do cloroplasto, chamadas tilacoides. Nesses tilacoides, existem quatro complexos proteicos, o fotossistema I, o fotossistema II, o citocromo bf e a ATP sintetase. Nos fotossistemas estão as antenas coletoras de luz, compostas pelos pigmentos clorofilas e carotenoides, e no centro de cada fotossistema está o centro de reação, onde se localizam as clorofilas do tipo a, P700 (fotossistema I) e P680 (fotossistema II). Na fase fotoquímica, os produtos finais são o ATP e o NADPH. O hidrogênio do NADPH vem da fotólise da água, a qual libera prótons H^+ , elétrons e oxigênio. Os elétrons caminham por uma cadeia de transportadores de elétrons para reduzir o NADP, e o próton H^+ se junta ao NADP reduzido depois de passar do lúmen do tilacoide para o estroma do cloroplasto através da enzima transportadora ATP sintetase. Enquanto a ATP sintetase transporta o H^+ ela sintetiza um ATP. O NADPH e o ATP são utilizados na segunda fase da fotossíntese, a fase bioquímica, em que o gás carbônico é reduzido a um açúcar, o gliceraldeído 3-fosfato, através do Ciclo de Calvin-Benson. Nesse ciclo, uma molécula de CO_2 , através de uma reação de carboxilação, catalizada pela enzima RUBISCO, é colocada em uma molécula de cinco carbonos, a ribulose 1,5-bifosfato (RUBP),

formando um composto instável de seis carbonos. Esse composto é quebrado em duas moléculas de três carbonos, o ácido fosfoglicérico (APG), e em cada molécula de APG é adicionado um fósforo vindo do ATP e um hidrogênio vindo do NADPH, formando duas moléculas de gliceraldeído-3-fosfato (PGald), o primeiro açúcar da fotossíntese. Há três formas de fixação de gás carbônico atmosférico (CO_2) pelo processo fotossintético em plantas, dependendo do tipo de planta. Essas formas foram denominadas C₃, C₄ e CAM.

A enzima RUBISCO como oxigenase que leva à perda de CO_2 . Como essa enzima só é ativa na presença da luz, essa perda de CO_2 pela fotorrespiração só ocorre durante o dia.

A fotossíntese é afetada por vários fatores, tais como a intensidade luminosa, a temperatura e a concentração de gás carbônico no ar. Por exemplo: em uma planta mantida em um ambiente com temperatura e concentração de CO_2 constantes, a quantidade de fotossíntese realizada passa a depender exclusivamente da luminosidade. Entretanto, na natureza, os fatores analisados estão todos presentes ao mesmo tempo no ambiente, e os componentes limitantes podem ser dois ou mais concomitantemente. O que se procura analisar, nas condições naturais, é qual delas influi de maneira mais decisiva como fator limitante da fotossíntese.

Referências

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

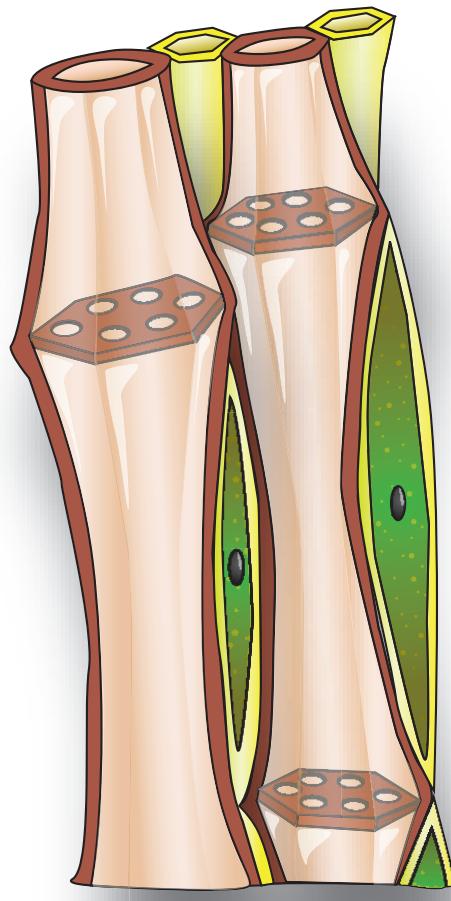
RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

SALISBURY, F.B & ROSS. C.W. 2012. Fisiologia das plantas. CENGAGE Learning, 774 p.

Taiz, L. & Zeiger, E. 2010. Plant Physiology Sinauer Associates, Inc, Publishers, 792 pp.

CAPÍTULO 6



Transporte no floema

Neste capítulo, veremos como ocorre o carregamento e o descarregamento de substâncias no floema para serem por ele transportadas e a principal teoria que explica como se dá o transporte dessas substâncias pelo floema.

6.1 Introdução

O floema transporta diversos tipos de substâncias, mas o principal soluto transportado é a sacarose. A concentração de sacarose transportada varia entre 0,3 a 0,9 M. Além da sacarose, o floema transloca outros açúcares não redutores (pois são menos reativos), tais como: rafinose (sacarose + galactose), estaquiose (sacarose + 2 galactoses) e verbascose (sacarose + 3 galactoses). Açúcares cujos grupos aldeído e cetonas foram reduzidos a álcool (manitol, sorbitol) também são translocados.

O floema também é um importante transportador de nitrogênio. O nitrogênio ocorre no floema na forma de aminoácidos (glutamato e aspartato) e aminas (glutamina, asparagina), mas nunca na forma de nitrato. Proteínas essenciais para o funcionamento celular (tiorredoxina, quinases, ubiquitina, chaperonas) também são translocadas. Além do nitrato, o floema também não transporta os íons cálcio (Ca^{2+}), sulfato (SO_4^{2-}) e férrico (Fe^{3+}), mas transporta muitos nutrientes minerais, como os íons magnésio (Mg^{2+}), fosfato (PO_4^{3-}), cloro (Cl^-) e potássio (K^+).

6.2 Carregamento no floema

A anatomia do floema é importante para entender como se dá o carregamento de substâncias a serem por ele transportadas. As principais células que compõem o floema são os elementos de tubo

crivado e as células companheiras, mas ainda existem células parenquimáticas e, em alguns casos, fibras, esclereídeos e lactíferos. Os elementos de tubo crivado sempre vêm acompanhados de uma ou mais células companheiras (Figura 6.1), e esse fato é importante para o carregamento de substâncias no floema.

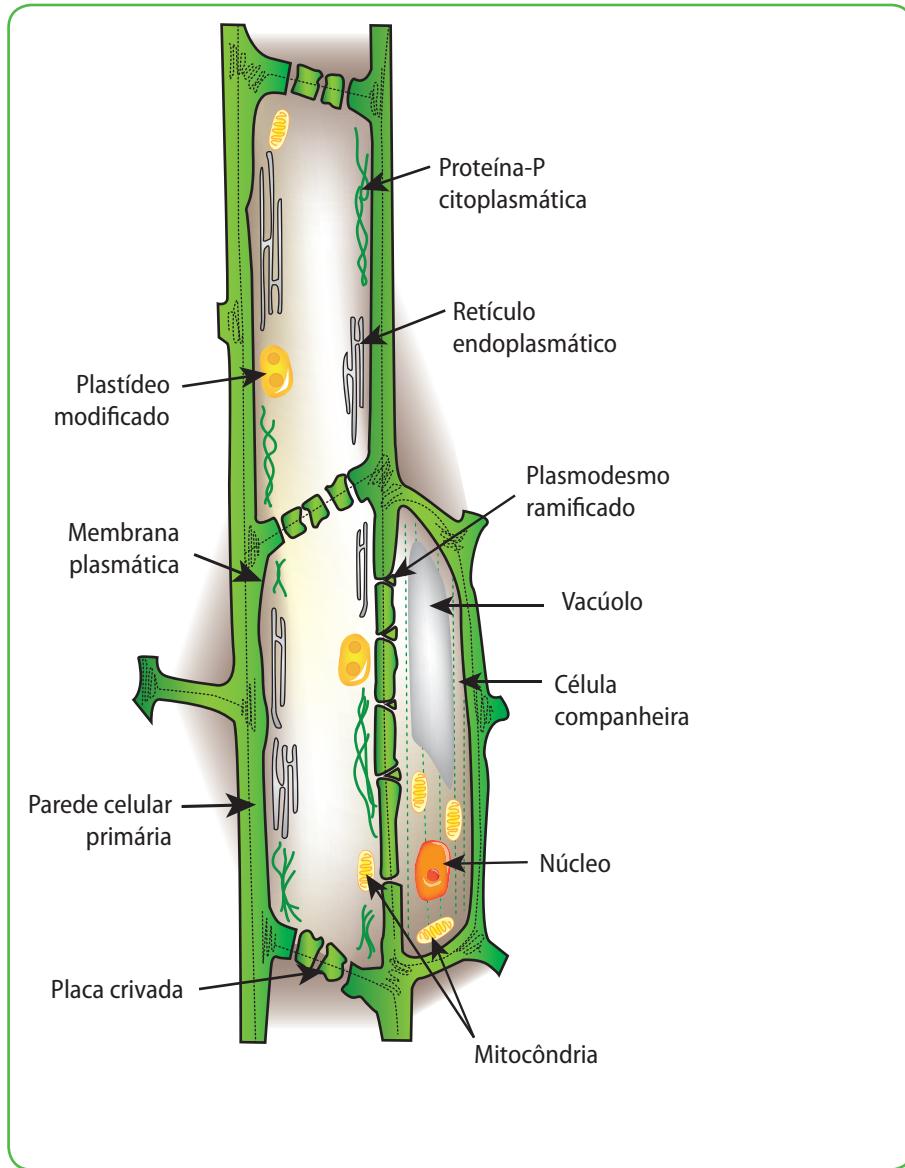


Figura 6.1 – Esquema evidenciando célula do elemento de tubo crivado e de uma célula companheira.

Os açúcares oriundos da fotossíntese devem migrar das células do mesófilo para a vizinhança dos tubos crivados, nas nervuras terminais das folhas e entrar no complexo célula companheira-tubo crivado. Para entrar nesse complexo, as substâncias podem vir caminhando célula a célula, através dos plasmodesmos, via simplástica,

ou podem vir por entre as células e quando são transportados pela via apoplástica necessitam entrar ativamente nos elementos de tubo crivado. (Figura 6.2).

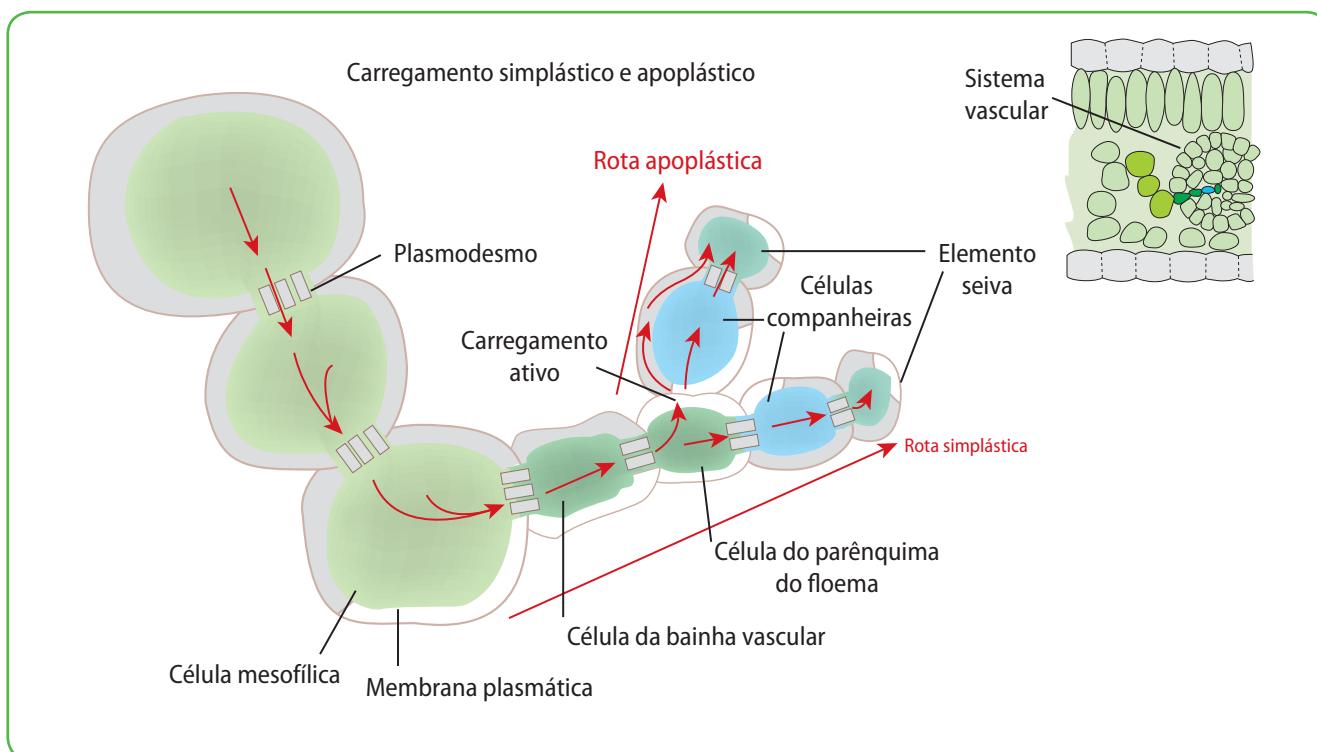


Figura 6.2 – Caminho de substâncias pela via apoplástica (substâncias caminham por fora das células) e simplástica (substâncias passam de célula a célula via plasmodesmos).

Em plantas com via apoplástica, a sacarose do apoplasto entra no complexo célula companheira-tubo crivado através de uma proteína transportadora localizada na membrana plasmática do complexo, a qual coloca sacarose para dentro enquanto faz o mesmo com prótons hidrogênio (Figura 6.3). Para isso, há a necessidade da proteína catalítica ATPase de hidrogênio para manter a atividade da proteína transportadora (ver no Capítulo 4 o transporte pela membrana do tipo simporte).

Uma questão interessante é o porquê da existência de dois tipos de carregamento (simplástico e apoplástico). Sabemos que o carregamento simplástico é mais comum em árvores e arbustos da região tropical úmida. Por outro lado, o carregamento apoplástico predomina em plantas herbáceas de regiões temperadas e zonas áridas. Uma das hipóteses para explicar a existência de tipos diferentes de carregamento seria uma adaptação à temperatura e à seca.

6.3 Descarregamento do floema

O descarregamento de compostos que ocorre nos **drenos** pode ser do tipo simplástico ou apoplástico. A ocorrência de descarregamento simplástico ou apoplástico varia de acordo com a espécie vegetal, o tipo de tecido ou órgão e a fase de desenvolvimento. No descarregamento apoplástico, pode haver necessidade de gasto de energia para que os assimilados atravessem membranas, sendo necessárias a atuação de uma proteína transportadora e a presença de ATPases para manter um gradiente de prótons hidrogênio (H^+) para que a proteína transportadora possa funcionar.

6.4 Transporte de substâncias pelo floema

O transporte pelo floema é feito sempre no sentido da fonte para o dreno, e os drenos mais “fortes” recebem mais nutrientes. As fontes normalmente são órgãos fotossintetizantes, como as folhas. Como exemplos de drenos, temos: tecidos vegetativos que estão em crescimento (ápices radiculares e folhas jovens); tecidos de armazenamento (raízes e caules) na fase em que estão importando; unidades de reprodução e dispersão (frutos e sementes). Na região da fonte, o floema é carregado com açúcares de maneira que o potencial de água no floema fica mais baixo que nas células do mesófilo ao redor. Esse fato faz com que água das células do mesófilo penetre nas células do floema devido a uma diferença de potencial de água (ver no Capítulo 1 o que determina a movimentação de água). Na região do dreno, os açúcares saem do floema, e esse fato leva a um aumento do potencial de água nessa região do floema, fazendo com que a água saia do floema para

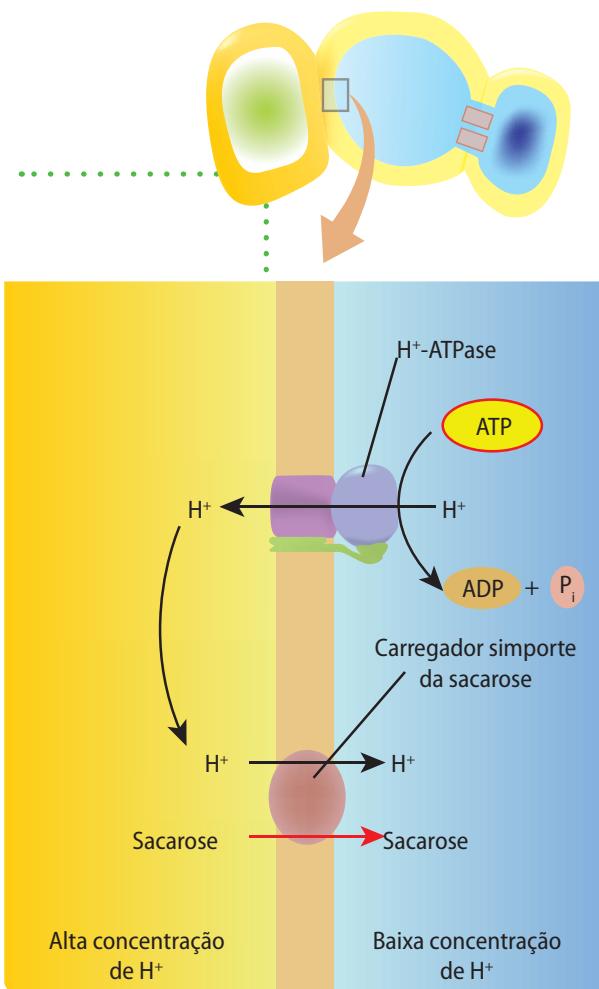


Figura 6.3 – Carregamento de sacarose das células do mesófilo para o complexo célula companheira-elemento de tubo crivado. Para o exterior do complexo a bomba de prótons (ATPase) bombeia H^+ para fora da célula. A proteína transportadora traz o H^+ para dentro do complexo e ao mesmo tempo transporta sacarose para dentro do complexo por simporte.

o mesofilo. A alteração no potencial de água da região de fonte e dreno cria um gradiente de pressão entre a região da fonte e a região do dreno do floema (Figura 6.4). Esse gradiente de pressão existente é o princípio que norteia a teoria de transporte no floema por fluxo de pressão, proposta por Münch em 1926 (Figura 6.5).

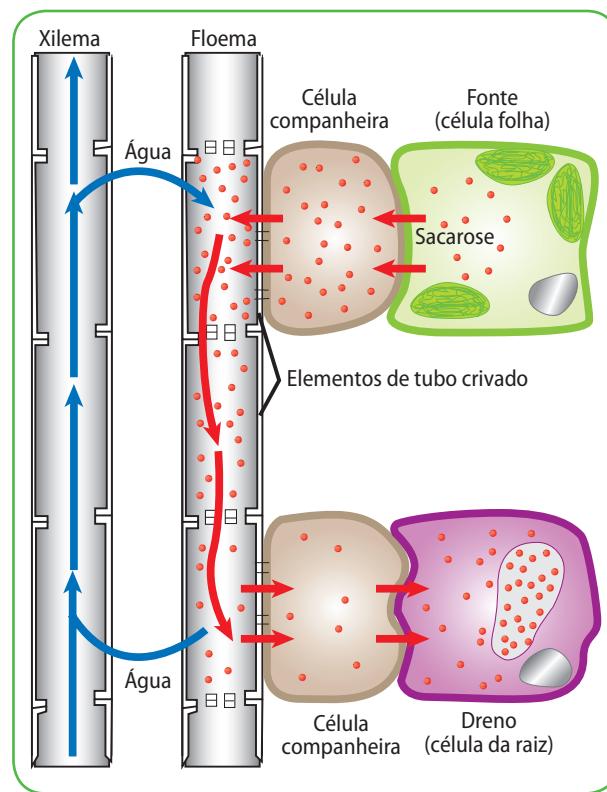


Figura 6.4 – Transporte de substâncias pelo floema. Na região da fonte, a sacarose sai do mesofilo e penetra na célula companheira e desta no elemento do tubo crivado. O aumento de sacarose no elemento de tubo crivado provoca a entrada de água nesta célula. Na região do dreno, a sacarose sai do elemento do tubo crivado, diminuindo a concentração desta e provocando a saída de água. A diferença de pressão de turgescência entre os elementos do floema na região da fonte e do dreno provoca a movimentação da água e com ela as substâncias dentro do elemento de tubo crivado.

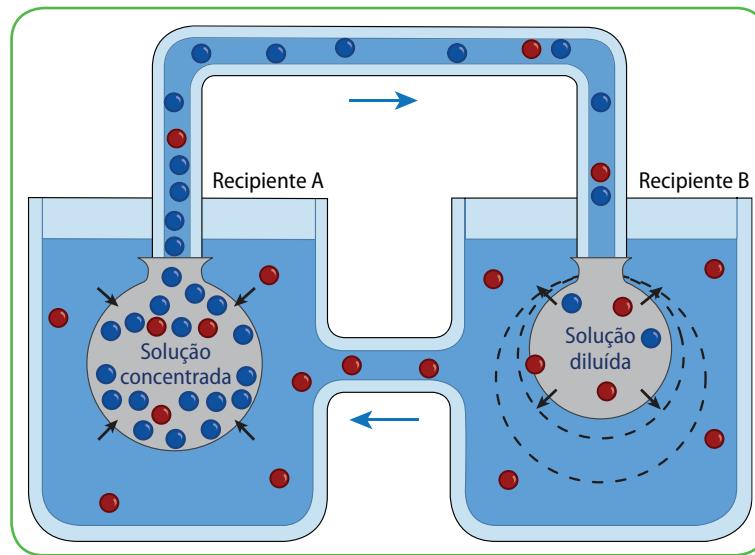


Figura 6.5 – Demonstração da teoria de Münch. O recipiente A representa a porção do floema localizada na região da fonte de síntese de produtos da fotossíntese e o recipiente B, a porção do floema localizada na região de dreno, de utilização dos compostos da fotossíntese. A água entrando na região da fonte empurra as substâncias para a região do dreno.

Os fatores que definem a força do dreno são:

- a) **Proximidade:** Normalmente as fontes translocam nutrientes para os drenos que estão mais próximos delas. Uma consequência prática disso é que folhas que sombreiam outras folhas mais próximas dos drenos de interesse devem ser eliminadas. Isso ocorre em videira, onde as folhas próximas aos cachos são as responsáveis pela qualidade dos frutos. Como critério geral, as folhas da porção superior da planta costumam translocar nutrientes para as folhas novas e caules em crescimento, e as folhas da porção basal tendem a exportar para o sistema radicular.
- b) **Desenvolvimento:** Durante a fase vegetativa, os maiores drenos são raízes e ápices caulinares. Na fase reprodutiva, os frutos se tornam dominantes.
- c) **Conexão vascular:** Fontes translocam assimilados preferencialmente para drenos com os quais elas têm conexão vascular direta.

Resumo

O floema transporta diversos tipos de substâncias, mas o principal soluto transportado é a sacarose. Outras substâncias translocadas são os açúcares rafinose, estaquiose e verbascose, açúcares álcoois, como manitol e sorbitol. O nitrogênio é transportado, na forma de aminoácidos (glutamato e aspartato), aminas (glutamina, asparagina) e proteínas essenciais para o funcionamento celular (tiorredoxina, quinases, ubiquitina, chaperonas). Muitos nutrientes minerais, como os íons magnésio (Mg^{2+}), fosfato (PO_4^{3-}), cloro (Cl^-) e potássio (K^+), também são transportados.

Os elementos de tubo crivado sempre vêm acompanhados de uma ou mais células companheiras, e esse fato é importante para o carregamento de substâncias no floema. Os açúcares devem migrar das células do mesofilo até o complexo célula companheira-tubo crivado. Para entrar nesse complexo, as substâncias podem vir caminhando célula a célula, através dos plasmodesmos (via simplástica) ou podem vir por entre as células e penetrarem no complexo por transporte ativo (via apoplástica).

Em plantas com via apoplástica, a sacarose do apoplasto entra no complexo célula companheira-tubo crivado através de uma proteína transportadora e, para isso, há a necessidade de gasto de ATP através da proteína catalítica ATPase de hidrogênio. O descarregamento dos compostos na região dos drenos pode ser do tipo simplástico ou apoplástico, à semelhança do que ocorre no carregamento do floema.

O transporte pelo floema é feito sempre no sentido da fonte para o dreno. O transporte de materiais no floema tem sido explicado pela teoria do fluxo de massa, proposta por Münch em 1926. Essa teoria considera que os movimentos se devem à existência de um gradiente de concentração de sacarose, ou seja, uma diferença de concentração de sacarose que se estabelece entre um órgão produtor de açúcar, onde o seu nível é alto, e um local de consumo desse mesmo açúcar, onde sua utilização é alta. A glicose elaborada nos órgãos fotossintetizantes, como as folhas, é convertida em sacarose e transferida do mesofilo para os elementos dos tubos crivados (ou crivosos) por transporte ativo, com a ajuda das células companheiras e parenquimatosas. O aumento de concentração de açúcar no floema causa a entrada de água, vinda do xilema e das células vizinhas, o que causa o transporte da seiva elaborada através das placas crivas (ou crivadas), para uma região de pressão menor. Nos locais de consumo, a sacarose é retirada. A saída dos açúcares aumenta o potencial de água dos elementos de tubo crivado dos drenos e a água tem a tendência a sair para os células vizinhas onde a concentração de solutos é maior.

Referências

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biología vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 7



Regulação do crescimento e do desenvolvimento

Neste capítulo, estudaremos os principais mecanismos de ação e as principais funções dos hormônios vegetais, os messageiros químicos primários, no controle das respostas de crescimento e desenvolvimento das plantas.

7.1 Introdução

As sementes contêm as futuras plantas. O embrião é considerado uma planta em miniatura. Vamos considerar que o primeiro processo da vida de uma planta seja a germinação da semente. Esta vai inicialmente originar uma planta jovem ou plântula. Essa plântula que recém emergiu segue seu destino, ou seja, crescerá, produzirá flores e sementes, suas folhas entrarão em senescência e finalmente morrerá. Há espécies que podem viver durante séculos e outras que morrem após florescerem. Essas são as etapas de crescimento e desenvolvimento que constituem o ciclo de vida da planta.

O ciclo completo de vida de uma planta envolve uma série de eventos, geneticamente programados, mas altamente controlados por fatores ambientais ou exógenos e fatores intrínsecos ou endógenos. Por sua vez, os próprios fatores exógenos podem alterar a síntese e os níveis de fatores endógenos.

Durante o ciclo de vida da planta, seus meristemas sofrerão divisão celular e produzirão novas células: estas sofrerão processos de alongamento e diferenciação celular. Esses eventos ocorrem devido à expressão de determinados genes, síntese de enzimas específicas e sua ativação e estão sempre ocorrendo na organogênese (formação de órgãos vegetais), no crescimento dos órgãos vegetais, na sua senescência (envelhecimento) e na sua morte.

Os principais fatores exógenos que controlam o ciclo de vida de uma planta são: luz, temperaturas, água e nutrição mineral. Os

fatores endógenos que regulam o ciclo de vida de uma planta são os hormônios vegetais ou fitormônios, também conhecidos como mensageiros primários.

Hormônios vegetais ou fitormônios são substâncias produzidas pelas plantas, que geralmente em baixas concentrações causam respostas fisiológicas. Já os reguladores de crescimento são substâncias sintéticas que atuam como um hormônio.

São efetivos em quantidades extremamente pequenas. São compostos orgânicos produzidos em uma parte da planta podendo agir no próprio local de síntese ou podendo ser transportados para outra, onde irão induzir respostas fisiológicas. Em concentrações baixas, promovem, inibem ou modificam qualitativamente o crescimento. Seu estudo é muito complexo, pois seus efeitos se sobrepõem, podendo ser antagônicos, sinergísticos e variáveis conforme a concentração do hormônio. Atualmente, os estudos sobre a ação dos hormônios vegetais utilizam técnicas de biologia celular e molecular, bem como o uso de plantas mutantes. A planta que tem sido mais usada como planta modelo para a pesquisa em Biologia Vegetal é a *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, apresentada na capa deste capítulo. É uma dicotiledônea anual que pertence à família *Brassicaceae* e se encontra distribuída por vários continentes, principalmente nas regiões temperadas do Hemisfério Norte.

7.2 Mecanismo de ação dos hormônios

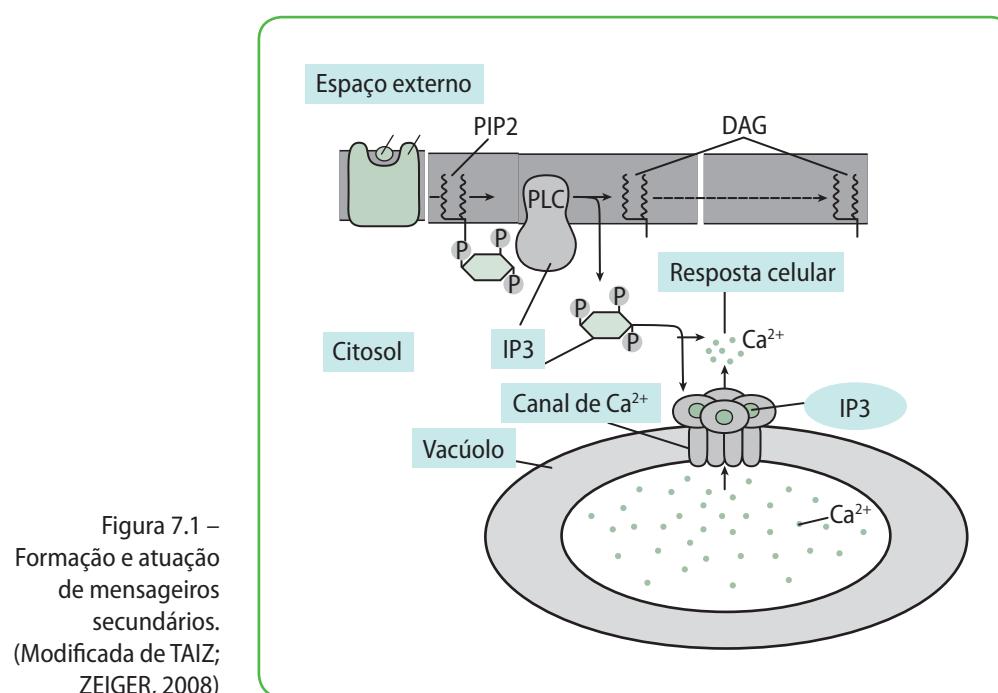
Os hormônios são considerados sinais endógenos. Os sinais precisam ser percebidos e transformados nas células pela seguinte sequência de eventos:

- a) O hormônio deve estar presente em quantidades suficientes nas células;
- b) Deve ser reconhecido e ligado firmemente aos receptores proteicos presentes na membrana plasmática das células alvos, que são as que respondem ao hormônio;
- c) Após a formação do complexo hormônio-proteína receptora, ocorrerá amplificação da mensagem do hormônio.

A amplificação ocorre pela formação, liberação ou ativação de diversas substâncias conhecidas como mensageiros secundários. Um dos efeitos de amplificação é a ativação de determinados genes, por exemplo, a ativação do gene que codifica a enzima α -amilase, responsável pela hidrólise de amido na camada de aleurona de cereais. Outra função importante dos hormônios vegetais é a ativação do ciclo celular através da expressão de genes que codificam enzimas imprescindíveis para a mudança das fases do ciclo celular.

Os principais mensageiros secundários são: AMP cíclico (cAMP), diacilglicerol (DAG), inositol fosfato (IP₃) e o íon Ca²⁺ (Figura 7.1). Sua síntese ou liberação segue os seguintes eventos:

- a) Complexo hormônio-receptor ativa a enzima fosfolipase C (PLC);
- b) PLC hidrolisa o fosfolipídio de membrana celular, fosfatidil inositol-bifosfato (PIP₂), que produz inositol-trifosfato (IP₃) e diacilglicerol (DAG);
- c) O IP₃ é solúvel em água e estimula a liberação de Ca²⁺ vacuolar;
- d) Aumentos de Ca²⁺ no citosol ativam várias enzimas.



7.3 A descoberta dos cinco primeiros grupos de hormônios vegetais

Os cinco grupos de hormônios primeiramente descobertos foram: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico (Figura 7.2).

Atualmente, sabemos que existem outras substâncias que também atuam no controle do desenvolvimento e do crescimento vegetal, mas que não serão abordadas neste capítulo.

7.3.1 Auxinas

O grupo das auxinas foi o primeiro grupo de hormônios vegetais a ser descoberto. No final do século XIX, Charles Darwin observou respostas de fotomorfogênese em coleóptilos de plântulas de gramíneas em resposta à iluminação lateral. Essas estruturas se curvavam em direção à luz. Estudos mostraram que havia uma substância produzida pelos ápices de coleóptilos que se difundia em blocos de ágar (Figura 7.3).

A substância recebeu o nome de auxina, por Fritz Went (1926, Holanda), e é originada de uma palavra de origem grega *auxein*, que significa “crescer” ou “aumentar”. Em 1946, foi isolado e caracterizado quimicamente o ácido indolil-3-acético (AIA), a auxina natural mais ativa de plantas cujo precursor é o aminoácido triptofano. Existem também muitas auxinas sintéticas, por exemplo: AIB – ácido indol-butírico; ANA – ácido naftaleno acético; 2,4-D – ácido 2,4 diclorofenóxi-acético.

7.3.2 Giberelinas

Na década de 20 do século XX, pesquisadores japoneses estavam intrigados com uma doença que ocorria nos arrozais. Essa doença causava um crescimento anormal das plantas que tomavam na água, e havia perda dos grãos. A doença era chamada de “doença da planta boba” ou *bakanae*. Eles descobriram que as plantas estavam infectadas pelo fungo *Giberella fujikuroi*, que produzia substâncias capazes de estimular o crescimento das plantas.

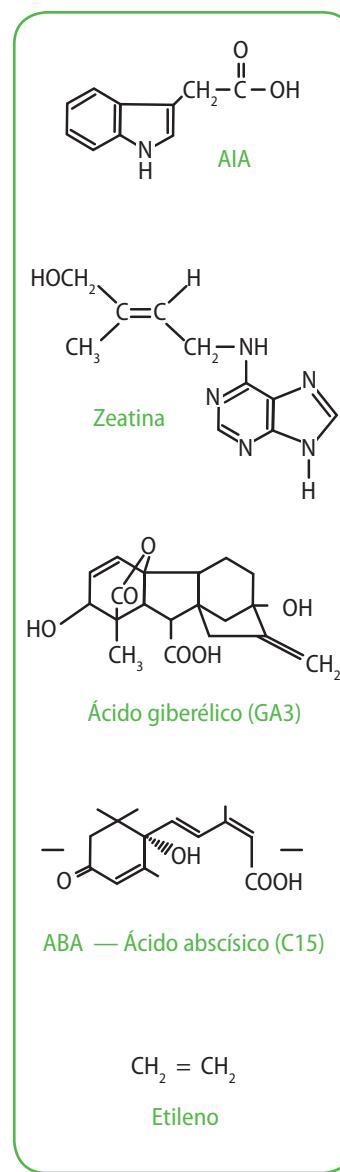


Figura 7.2 – Estruturas químicas dos principais hormônios vegetais.

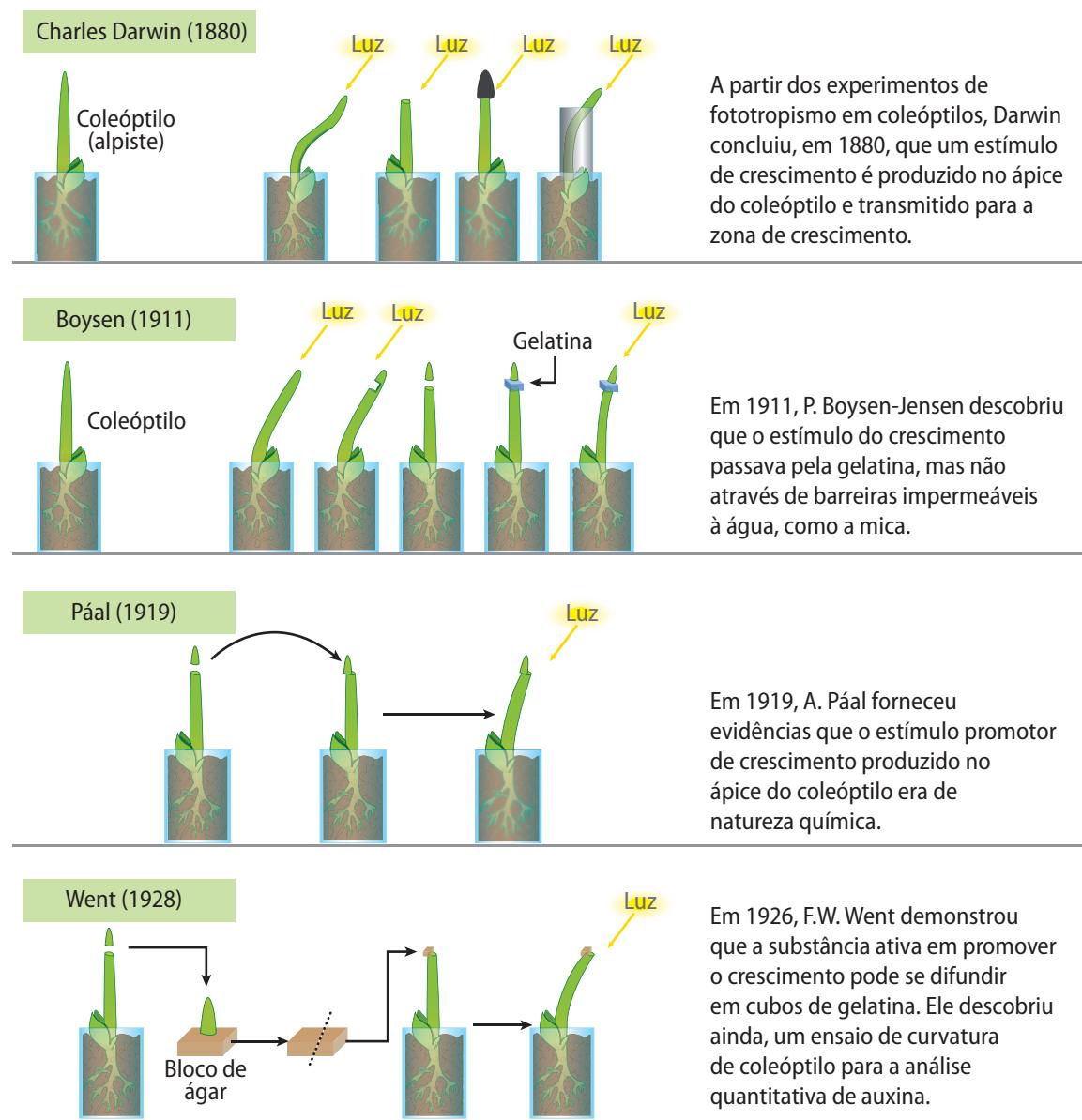


Figura 7.3 – Fototropismo em coleóptilos.

Essas substâncias foram chamadas de giberelinas. Na década de 30 do mesmo século, foram extraídos cristais impuros de substâncias, que foram chamadas de giberelinas A e B. Nos anos 50, dois laboratórios independentes, no Reino Unido e nos EUA, isolaram o ácido giberélico (GA_3). Há mais de 125 giberelinas já isoladas. Estas recebem a denominação de GA e um número que segue a ordem cronológica de sua descoberta. As giberelinas são moléculas que têm uma estrutura básica chamada de ent-giberelano. Elas podem ter 19 ou 20 carbonos, e a mais ativa nas plantas é GA_1 .

7.3.3 Citocininas

Na década de 50 do século passado, um grupo de pesquisadores liderados pelo Dr. Folke Skoog, da Universidade de Winsconsin (EUA), trabalhava com métodos de propagação vegetativa de plantas. Eles procuravam substâncias que fossem capazes de promover a divisão celular em células de medula caulinar de fumo. Um pouco antes, na década de 40, J. van Overbeek observou que o endosperma líquido de coco é rico em substâncias que promovem a divisão celular. Skoog e seus colaboradores verificaram e confirmaram os resultados de Haberlandt, que observou que células de medula de fumo cresciam mais rapidamente quando se colocava um pedaço de tecido vascular sobre a medula. Em 1955, Carlos Miller, um colaborador de Skoog, conseguiu isolar uma substância, que foi chamada de cinetina, a partir de bases nitrogenadas do esperma do peixe arenque. Essa substância foi identificada como 6-furfurilaminopurina (primeira citocinina sintética a ser produzida). Usando meio básico de cultura (sacarose, íons, vitaminas e aminoácidos) acrescido de diferentes substâncias, observaram que DNA envelhecido acrescido de AIA apresentava a melhor resposta na indução da divisão celular. Eles concluíram que um produto de degradação do DNA deveria ser o fator que promovia a divisão celular.

Na década de 60, essas substâncias foram denominadas de citocininas por Skoog e colaboradores. Letham, em 1973, isolou de sementes jovens de milho a zeatina (primeira citocinina natural) e demonstrou, em 1974, que ela era também encontrada em endosperma de coco.

Quimicamente, as citocininas naturais são sintetizadas a partir da base púrica adenina, que ocorre nas moléculas de DNA. Cinetina (6-furfurilaminopurina), 6-benziladenina (6-BA) e derivados da ureia são citocininas sintéticas.

7.3.4 Etileno

O etileno é um hormônio gasoso. É um hidrocarboneto gasoso insaturado. No início da civilização egípcia, o povo fazia incisões em figos e verificava que esse procedimento acelerava sua maturação.

Em 1858, na Filadélfia (EUA), os pesquisadores verificaram que o gás utilizado para os lampiões de iluminação causava senescência e abscisão de folhas de árvores da vizinhança. No Arquipélago de Açores, em 1893, os pesquisadores verificaram que a fumaça produzida pela queima da serragem causava floração em abacaxizeiro e mangueiras. E, em 1935, na Inglaterra, o cientista Gane conseguiu provar quimicamente que plantas produziam etileno.

O etileno é notoriamente conhecido como sendo a substância produzida pelos frutos que induz seu amadurecimento. Também é produzido quando as plantas são submetidas a situações de estresse.

7.3.5 Ácido abscísico

Nos anos 60 do século XX, pesquisadores norte-americanos liderados por Addicott estudavam as causas da queda (abscisão) de frutos de algodão e cristalizaram uma substância que chamaram de abscisina II, que causava abscisão desses frutos.

Na mesma época, Wareing e colaboradores extraíram uma substância, que denominaram de dormina, em gemas de bordo (*Acer pseudoplatanus*) mantidas em condições fotoperiódicas de dias curtos que apresentavam dormência (ausência de crescimento) em resposta à sazonalidade.

As pesquisas posteriores indicaram que abscisina II e dormina eram a mesma substância que, em 1967, durante a 6^a Conferência Internacional de Substâncias de Crescimento Vegetal, realizada em Otawa, no Canadá, recebeu o nome de ácido abscísico (ABA).

Na época de sua descoberta, as funções desse hormônio estavam mais relacionadas aos processos de abscisão e dormência de gemas, mas atualmente sabemos que a abscisão é muito mais influenciada pelos aumentos nos níveis de etileno e que o ABA pode apresentar um papel de coadjuvante nesse processo. Quimicamente o ABA é um ácido de 15 carbonos.

7.4 Locais de síntese e transporte de hormônios

Auxinas

As auxinas são sintetizadas em meristemas apicais, folhas jovens, embriões de sementes, frutos jovens e muito pouco em ápices de raízes. Um dos precursores é o aminoácido triptofano. O transporte de auxinas pode ser de célula a célula e também via floema. Parece ser predominantemente **basípeto**, mas através de células parenquimáticas adjacentes às bainhas vasculares (Figura 7.4).

O transporte de auxinas é predominantemente basípeto, ou seja, ocorre dos meristemas apicais para as regiões mais basais dos coleóptilos e caules da planta.

Giberelinas

As giberelinas são sintetizadas em tecidos jovens da parte aérea das plantas e também em sementes em desenvolvimento. O precursor de sua síntese é o ácido mevalônico e o isoptentenil difosfato. Podem ser transportadas tanto pelo xilema como pelo floema.

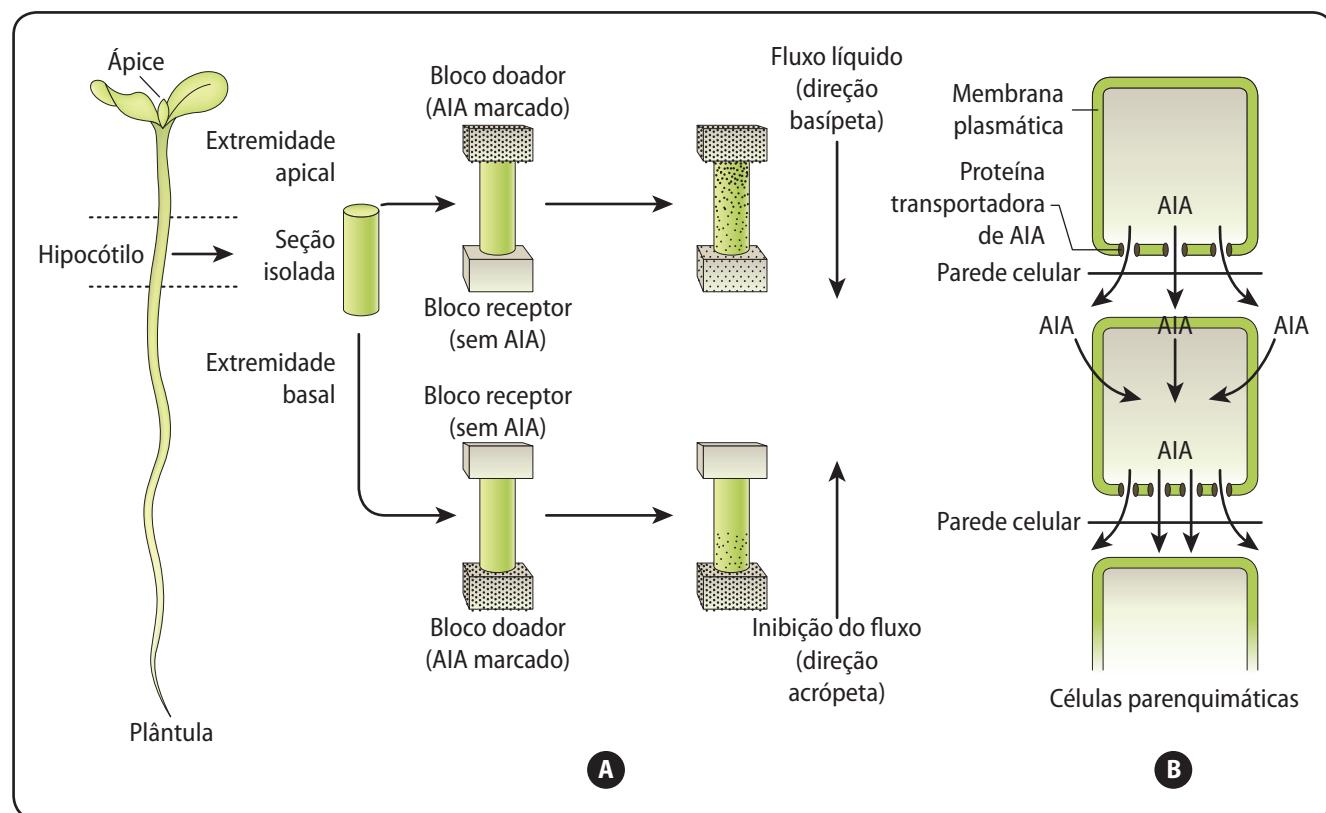


Figura 7.4 – O transporte basípeto de auxinas. O AIA é transportado dos ápices para as bases de coleóptilos e caules, por difusão, na parte apical da célula e com o auxílio de proteínas transportadoras, na parte basal da célula. (Extraída RAVEN; EVERET; EICHORN, 2007)

Citocininas

As citocininas são sintetizadas principalmente em ápices de raízes, embriões de sementes em desenvolvimento, ápices caulinares e folhas jovens e são derivadas de ATP ou ADP e de isopentenil difosfato. Seu transporte na planta é feito via xilema, no sentido raiz-parte aérea e de folhas velhas, senescentes. As citocininas são transportadas para as partes jovens e em crescimento pelo floema.

Etileno

O etileno pode ser produzido em todas as partes da planta, mas os mais altos níveis são produzidos em tecidos meristemáticos e regiões nodais. Seu precursor é o aminoácido metionina. Determinadas etapas da vida da planta, como a queda de folhas, processo conhecido como abscisão foliar, produzem altos níveis de etileno. Os processos de senescência de folhas, flores e o amadurecimento de frutos estão intimamente relacionados com altos níveis de etileno. Há uma grande interação entre auxinas e etileno. A síntese de etileno é promovida pelas auxinas. O transporte de etileno é feito por difusão, a partir do local de síntese.

Ácido abscísico

O ácido abscísico (ABA) é sintetizado a partir do metabolismo do carotenoide zeaxantina. É um hormônio cuja síntese aumenta muito em plantas submetidas ao estresse hídrico. Todas as células vivas, desde o ápice caulinar ao ápice radicular, são capazes de sintetizar esse ácido em determinadas circunstâncias. Ele pode ser detectado em seivas de xilema, floema e em nectários. Em plantas crescendo em condições de boa disponibilidade de água no ambiente, os níveis de ABA nos tecidos vegetais são baixos, podendo haver poucos nanogramas por grama de tecido fresco. Porém, quando plantas e sementes em desenvolvimento são submetidas ao estresse hídrico, os níveis sobem para microgramas por grama de tecido fresco. O ABA é a única forma natural e ativa, não existem moléculas análogas sintéticas. Seu transporte é feito das folhas para as raízes via floema; de raízes à parte aérea via xilema; entre células parenquimáticas.

7.5 Principais efeitos fisiológicos de auxinas

Alongamento celular

As auxinas estimulam o alongamento celular (crescimento em altura). Causam diminuição do pH do lado externo das paredes pela ativação de H⁺ATPases da membrana celular ou síntese de novas H⁺ATPases. Esta é chamada de **hipótese do crescimento ácido**. O baixo pH nas paredes celulares ativa hidrolases de polissacarídeos de parede celular, como celulases, hemicelulases, glucanases e pectinases, que causam o amolecimento de polissacarídeos que compõem a parede celular. Os polímeros de polissacarídeos se desprendem e deslizam uns sobre os outros. O pH ácido ativa também proteínas expansinas, que quebram pontes de H⁺ entre microfibrilas de celulose e hemicelulose, tornando as paredes celulares mais maleáveis e flexíveis. O pH ácido induz o aumento de absorção de água e de solutos, principalmente K⁺ (Figuras 7.5 e 7.6).

Ativação de divisão celular

Estimulam a divisão celular nos meristemas apicais e no câmbio vascular. Induzem a diferenciação de tecidos vasculares junto às citocininas. As auxinas, giberelinas e citocininas ativam a expressão e síntese de proteínas quinases dependentes de proteínas ciclinas necessárias para mudanças de fases do ciclo celular (Figura 7.7).

Enraizamento de estacas e diferenciação de raízes em cultura de tecidos

Estimulam o enraizamento de estacas caulinares e foliares e a diferenciação de raízes em experimentos de cultura de tecidos (ver efeito de citocininas).

Dominância apical

Outro processo controlado pelas auxinas é a dominância apical de caules e ramos, em que a síntese intensa de auxinas no meristema apical caulinar impede o crescimento das gemas axilares. Quanto mais distantes as gemas axilares estiverem do ápice, menor é sua inibição. Ocorre um bloqueio da divisão celular e alongamento celular nas gemas axilares (Figura 7.8).

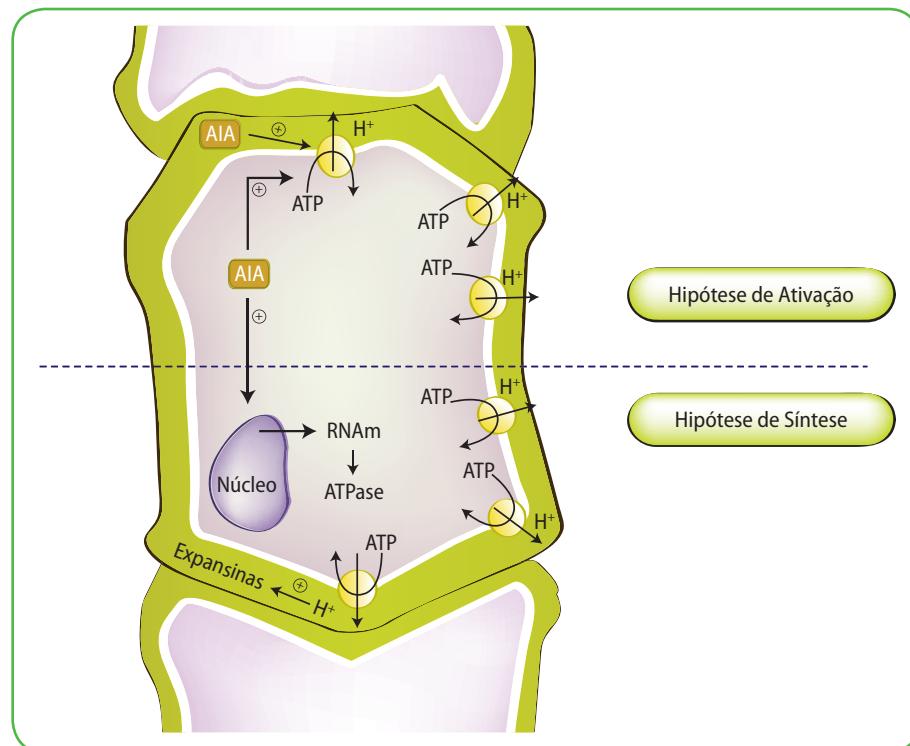


Figura 7.5 – Hipótese da ativação de ATPases de membranas e de síntese de novas ATPases. (Extraída de KERBAUY, 2004 e RAVEN; EVERET; EICHHORN, 2007)

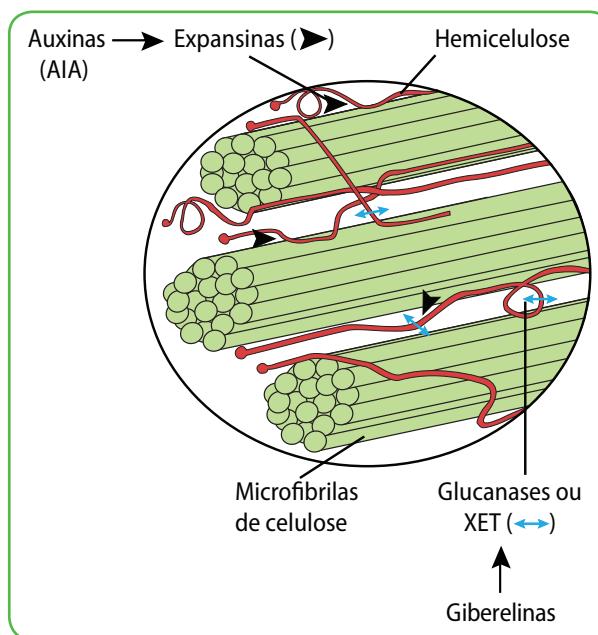


Figura 7.6 – Atuação de auxinas e giberelinas no afrouxamento das paredes celulares e no alongamento celular. (Extraída de KERBAUY, 2004)

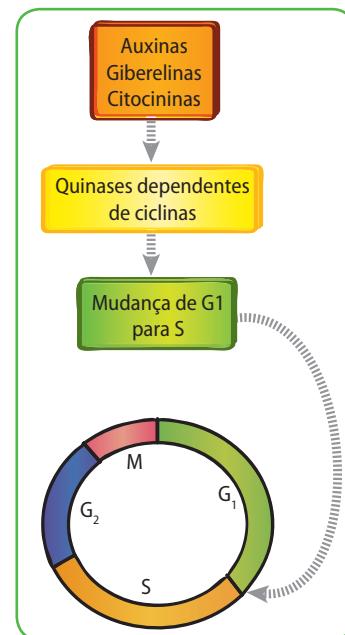


Figura 7.7 – A função das auxinas, giberelinas e citocininas na ativação do ciclo celular.

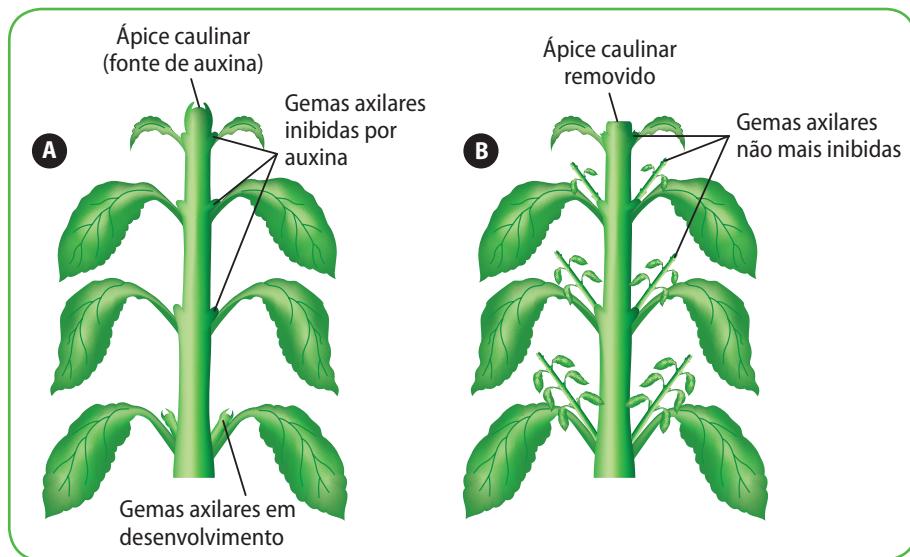


Figura 7.8 – Dominância apical em *Coleus*. (Extraída de RAVEN; EVERET; EICHHORN, 2007)

Fototropismo e geotropismo

As auxinas são responsáveis pelas respostas de fototropismo, curvatura de coleóptilos e caules causada quando esses órgãos recebem luz aplicada lateralmente (ver Figura 7.2). Os ápices absorvem a luz por meio de receptores denominados de fototropinas. Esses receptores alteram o transporte de auxinas de modo a concentrá-las em maior quantidade no lado mais sombreado, onde desencadearão maior crescimento celular e consequentemente a curvatura do órgão em direção à luz.

As auxinas estão também envolvidas nas respostas de geotropismo ou gravitropismo. Nessas respostas, quando as raízes são colocadas na posição vertical, após algumas horas, se curvam em direção ao solo. A gravidade é percebida pela coifa da raiz, que contém células especiais denominadas estatocitos. Essas células contêm amiloplastos móveis, os estatolitos. A sedimentação dos estatolitos em direção ao solo produz um aumento da concentração de AIA onde há sedimentação dos estatolitos devido à pressão mecânica sobre o retículo endoplasmático das células. Nesse caso, ao contrário do que ocorre em coleóptilos e caules, aumentos nos níveis de AIA causam redução de crescimento nas células das raízes que apresentam sensibilidade aos maiores níveis de AIA (Figura 7.9).

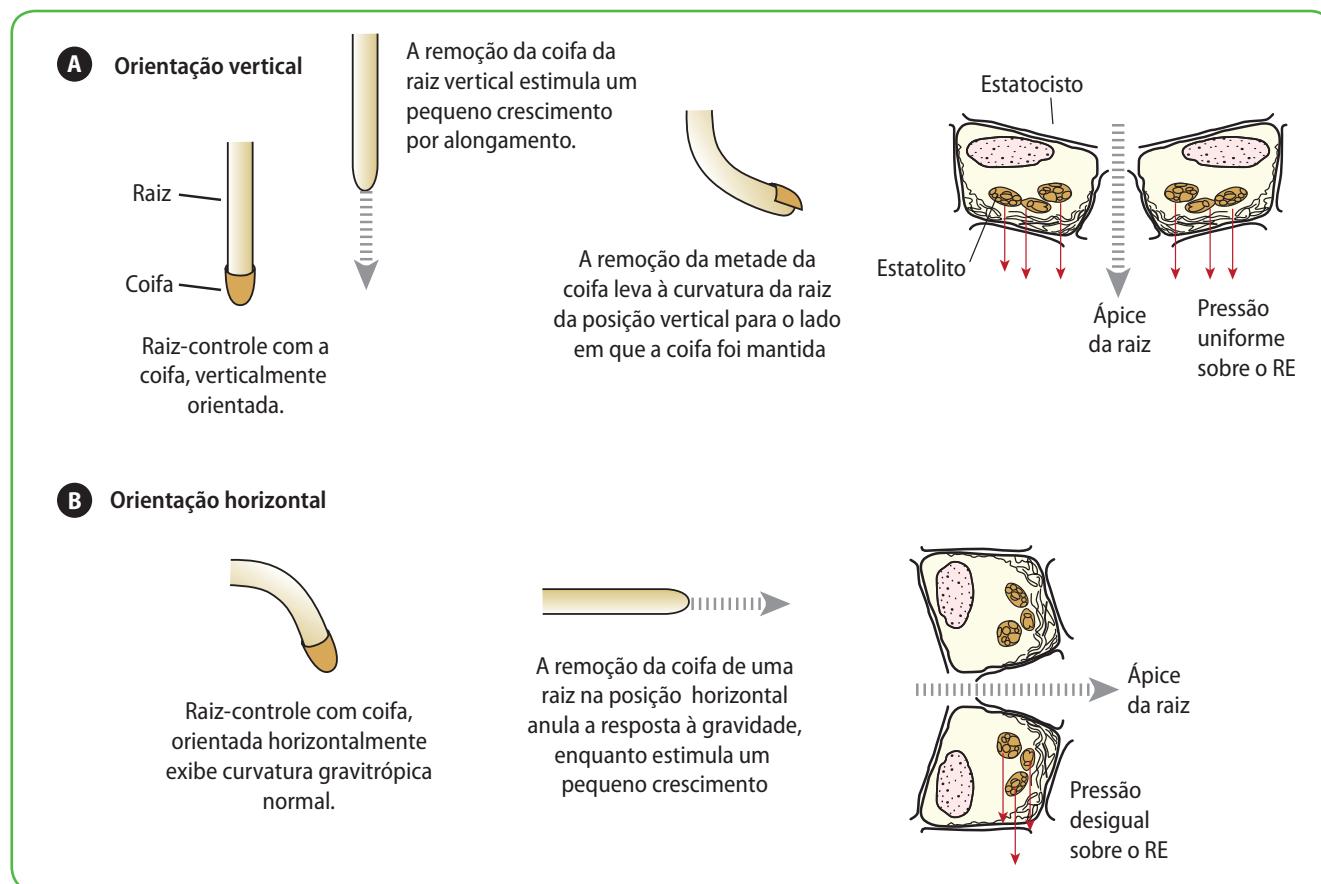


Figura 7.9 – A importância da coifa no geotropismo. (Extraída de TAIZ; ZEIGER, 2008)

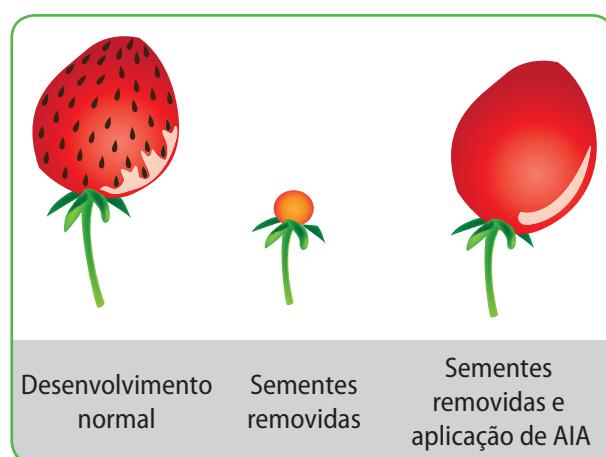


Figura 7.10 – Os aquêniros de morango produzem AIA, que induz o crescimento do pseudofruto. (Extraída de TAIZ; ZEIGER, 2008)

Crescimento de frutos

As auxinas promovem o desenvolvimento do receptáculo floral dos frutos do morango. Os aquêniros de morango, que são os frutos verda-deiros, são fontes de auxinas, assim como o grão de pólen durante a polinização fornece auxinas para o desenvolvimento de frutos. Se todos os aquêniros forem removidos, o receptáculo não se desenvolve (Figura 7.10).

7.6 Principais efeitos fisiológicos de giberelinas

Alongamento celular

As giberelinas agem juntamente com as auxinas no alongamento celular ativando a enzima XET (xiloglucano endo-transglicosilase), uma das responsáveis pela hidrólise de xiloglucano, um tipo de hemicelulose de paredes celulares. Isso permite que novas terminações de polissacarídeos se unam aos já existentes para aumentar seu comprimento e facilitar o deslizamento dos polissacarídeos de parede (ver Figura 7.5).

Ativação de divisão celular e crescimento de caules na floração

As giberelinas promovem aumento da mitose nos meristemas subapicais de plantas em roseta, cujo caule não se desenvolve na fase vegetativa da planta, por exemplo, o repolho, a alface. Quando essas plantas são expostas a fotoperíodos longos ou dias longos, também ocorre ativação da divisão celular nos meristemas subapicais dessas plantas, surgindo um caule floral também conhecido como escapo floral. As giberelinas ativam o ciclo celular pelo aumento da expressão de genes que codificam proteínas ciclinas mitóticas e proteínas quinases dependentes de ciclinas (ver Figura 7.6).

Crescimento de frutos

Giberelinas produzidas nas sementes induzem o crescimento de frutos, como uvas e maçãs.

Mobilização de amido e germinação

As giberelinas participam da mobilização de substâncias de reservas em endospermas de cereais e dessa forma atuam no processo de germinação de sementes. As cariopses de cereais apresentam uma camada especial de células que reveste o endosperma constituído principalmente de amido. Essas células sintetizam enzimas hidrolíticas, que migram para o endosperma para hidrolisar o amido. Os embriões dessas cariopses produzem as giberelinas, que durante a entrada de água na cariopse (embebição) migram para a camada de aleurona e induzem a expressão de gene da α -amilase. A α -amilase hidrolisa cadeias de amido em oligossacarídeos (Figura 7.11).

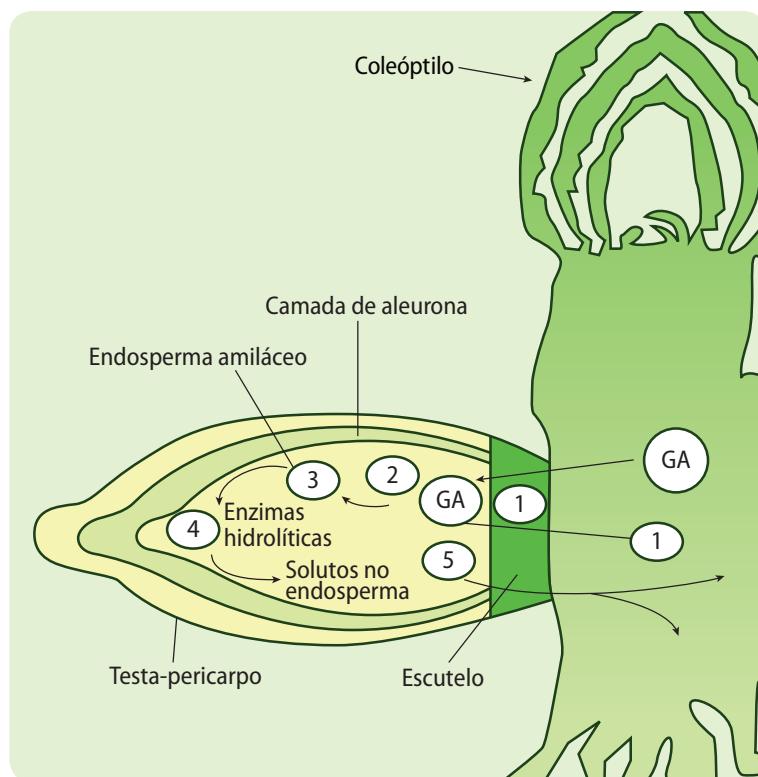


Figura 7.11 – Síntese de enzimas hidrolíticas induzidas pelas giberelinas em cariopsis de cereais. (Extraída de KERBAUY, 2004)

7.7 Principais efeitos fisiológicos de citocininas

Ativação de divisão celular

Em métodos de propagação vegetativa por meio de cultura de tecidos, as citocininas são necessárias, juntamente com as auxinas, para ativar o ciclo celular. Essa ativação permite a formação de um calo, que é uma estrutura esbranquiçada formada por células não diferenciadas. Em *Arabidopsis thaliana*, citocininas estimulam a expressão do gene de uma ciclina D3 ou $\delta 3$, importante para mudar o ciclo celular da fase G1 para S (ver Figura 7.6).

Diferenciação de gemas foliares em cultura de tecido

As citocininas induzem a formação de gemas foliares em calos obtidos em cultura de tecido (Figura 7.12).

O balanço adequado entre os níveis de auxinas e citocininas permite a formação de plântulas a partir dos calos formados. Quando a relação auxina/citocinina é alta, prevalece a formação de raízes. As

concentrações usadas para as duas classes de hormônios são diferentes. Nas plantas, as citocininas produzidas nas raízes são conduzidas até a parte aérea pelo xilema e induzem crescimento e diferenciação de ramos. Já as auxinas produzidas pelas folhas jovens são conduzidas até as raízes, onde induzem seu crescimento e ramificação.

Retardamento de senescência de folhas

As citocininas retardam o processo de envelhecimento foliar, conhecido como senescência foliar. Quando folhas ou partes de folhas são tratadas com citocininas, permanecem verdes por mais tempo, pois esses hormônios retardam os processos de degradação das clorofilas e também de enzimas fotossintéticas, bem como de DNA e RNA, o que faz a folha permanecer verde por mais tempo. As citocininas também drenam substâncias de reserva para o local tratado, mantendo o vigor da folha (Figura 7.13). Citocininas (retardam) e etileno (promovem) são antagonistas nesse processo.

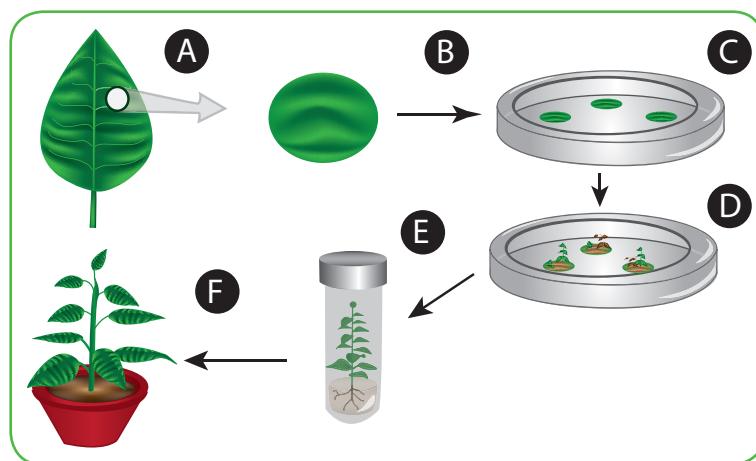
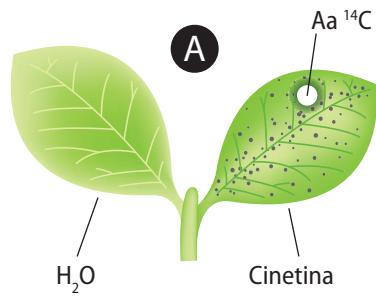


Figura 7.12 – Modelo de cultura de tecidos vegetais. a) explante foliar; b) disco foliar; c) cultivo de discos foliares em meio de cultura; d) indução da formação de calos e plântulas em meio de cultura; e) transferência de plântulas para recipientes isolados; f) aclimatação das plântulas em vasos com solo.

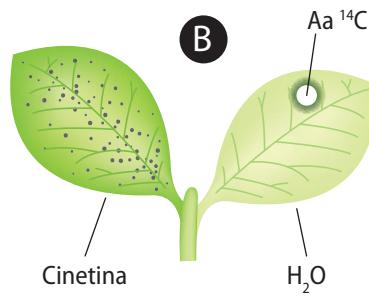
PLÂNTULA A

- Esquerdo tratado com água.
- Direito tratado com aminoácido ^{14}C e cinetina.
- Radioatividade concentrada no lado direito (pontilhado preto).



PLÂNTULA B

- Esquerdo tratado com cinetina.
- Direito tratado com aminoácido ^{14}C e água.
- Esquerdo concentrou radioatividade e tornou-se dreno.



PLÂNTULA C

- Esquerdo não tratado.
- Direito tratado com aminoácido ^{14}C e cinetina.
- Radioatividade concentrada no lado direito (pontilhado preto).

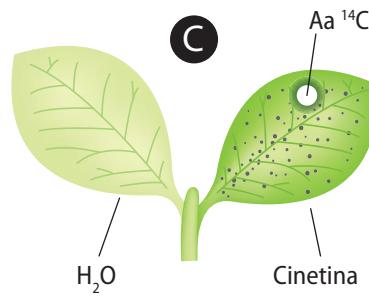


Figura 7.13 – Efeito de cinetina (citocinina sintética 50 mM) no movimento de aminoácidos em plântulas de pepino. (Extraída de TAIZ; ZEIGER, 2008)

Quebra de dominância apical

As citocininas têm papel oposto ao das auxinas e induzem o brotamento de gemas axilares quando aplicadas exogenamente ou quando é feita uma poda mecânica nas plantas, por exemplo, nas lavouras de fumo e de erva-mate.

Crescimento de frutos

As citocininas também participam do crescimento de alguns frutos, por exemplo, a maçã. A aplicação de mistura de citocininas com giberelinas ([®]PROMALIN) pode aumentar o tamanho do fruto e também alongar o fruto.

7.8 Principais efeitos fisiológicos do etileno

Resposta tríplice em plântulas

Uma resposta típica que ocorre em plântulas crescendo quando recebem etileno é a chamada **resposta tríplice**. Nessas plantas, que crescem no escuro e na presença de etileno, é possível observar: redução de alongamento de caule, pois o etileno inibe o alongamento celular; crescimento lateral e intumescimento de caules ou hipocótilos, pois o etileno promove o crescimento celular lateral; gancho plumular (ver item 7.8.2). O crescimento horizontal é anormal, reforçando as paredes celulares, e as plantas tornam-se curtas e largas.

Formação de gancho plumular

Plântulas de dicotiledôneas que germinaram no escuro apresentam um gancho plumular. O gancho plumular é uma curvatura do hipocótilo, formada para proteger a plâmula (primeiras folhas) contra o atrito das partículas do solo. Há um crescimento assimétrico induzido por etileno. No escuro, o AIA se acumula no lado inferior e promove síntese de etileno, que causa inibição de crescimento no lado inferior. O lado superior cresce mais, pois o etileno inibe o alongamento celular (Figura 7.14).

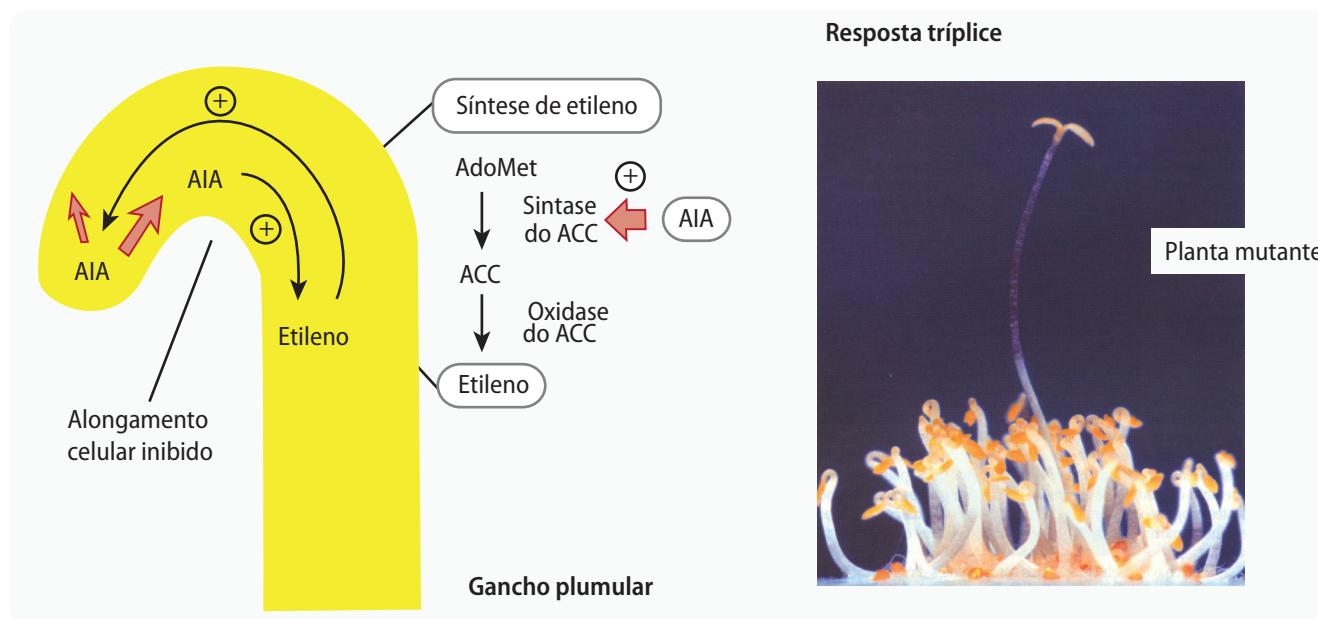


Figura 7.14 – Formação de ganho plumular induzida pelo etileno. AdoMet = adenosil metionina; ACC = ácido 1-aminociclopropano 1-carboxílico, precursor de etileno. Resposta tríplice de plantas de *Arabidopsis thaliana* crescendo no escuro na presença de etileno (10 partes por milhão). É possível observar redução de alongamento de caule, crescimento lateral, intumescimento de caules ou hipocótilos e ganho plumular. O crescimento horizontal é anormal, reforçando as paredes celulares, e as plantas tornam-se curtas e largas. (Adaptada de KERBAUY, 2004 e TAIZ; ZEIGER, 2008)

Abscisão e senescência foliar

Uma folha adulta é mantida viva na planta quando seus níveis de auxinas estão altos. Essa é chamada de fase de manutenção. Na fase de indução da abscisão, o nível de auxinas foliares diminui e o de etileno aumenta. O etileno induz a expressão de genes de enzimas hidrolíticas de paredes celulares que irão hidrolisá-las, causando seu amolecimento, separação foliar e abscisão (queda) da folha. Antes da abscisão, o etileno induz a síntese de enzimas que degradam clorofitas, proteínas, RNA e DNA foliares. As últimas organelas a serem degradadas são o núcleo e os vacúolos, além da membrana plasmática. O etileno também induz a senescência de flores (Figura 7.15).

Amadurecimento de frutos

É um tipo especial de senescência que se caracteriza por uma série de transformações sofridas pelo fruto. Primeiramente, o fruto comece a produzir mais etileno e, a seguir, nos chamados frutos climatéricos, haverá um abrupto aumento da respiração do fruto (Tabela 7.1).

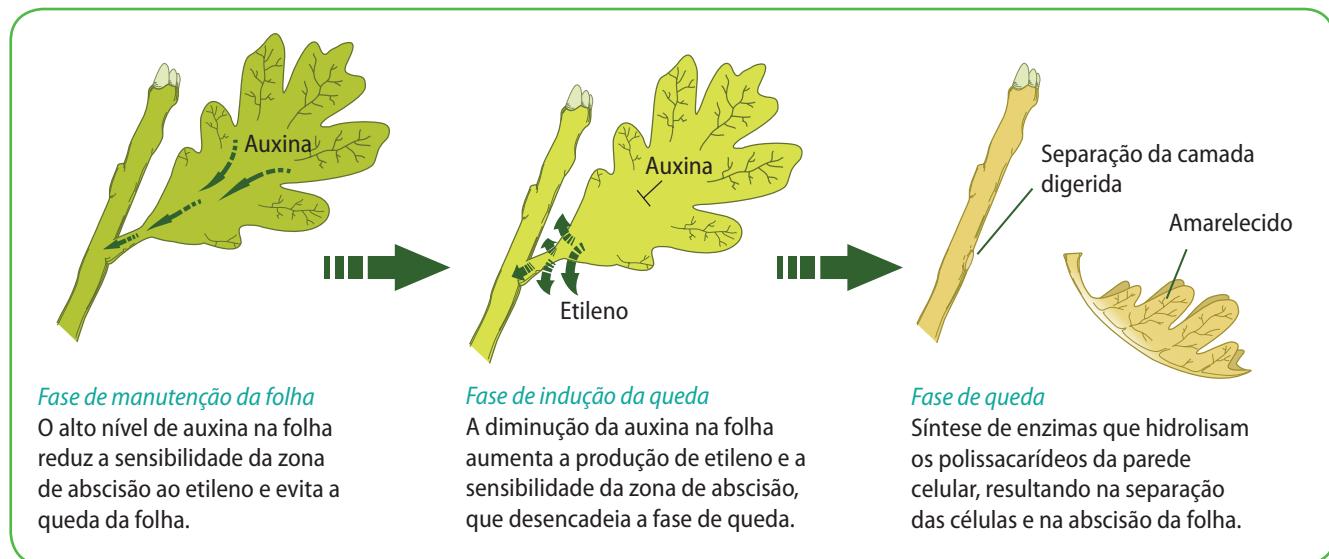


Figura 7.15 – Funções do etileno e das auxinas na abscisão e senescência foliar. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

Tabela 7.1 – Tipos de frutos quanto à presença de picos de produção de CO₂ (climatério respiratório)

Não climatéricos	Climatéricos
Abacaxi	Abacate
Cereja	Ameixa
Citros	Azeitona
Feijão-de-corda	Banana
Melancia	Caqui
Morango	Figo
Pimenta-doce	Maçã
Uva	Manga
	Melão
	Pera
	Pêssego
	Querimólia
	Tomate

O etileno induz a síntese de diversas enzimas hidrolíticas que destroem clorofila, degradam paredes celulares e hidrolisam amido. Ocorre a síntese de antocianinas e carotenoides e a diminuição de ácidos orgânicos e compostos fenólicos. O fruto muda de cor, fica mais macio, mais aromático e mais doce, pois haverá aumento

da síntese de açúcares solúveis. Em tomates longa vida, a expressão de genes de ACC oxidase (ver biosíntese na Figura 7.14) foi bloqueada pela versão antisenso de seu mRNA e, portanto, esses tomates não produzem etileno, mas podem amadurecer se expostos a outros frutos que produzem etileno.

7.9 Principais efeitos fisiológicos do ácido abscísico

Fechamento de estômatos durante estresse hídrico

Os estômatos têm sua abertura controlada pela luz, que ativa as enzimas ATPases de membranas celulares de células-guarda, permitindo assim o transporte de íons para dentro dessas células. O aumento dos íons K^+ e Cl^- causa uma redução do potencial hídrico das células-guarda, a entrada de água pela osmose e a abertura do poro estomático. Quando há escassez de água no ambiente, as raízes sinalizam e haverá aumento de ABA foliar. O potencial hídrico diminui com a perda de água no solo, e a resistência estomática aumenta, tornando os estômatos mais fechados (Figura 7.16).

Os estômatos fecham pela ativação de canais de entrada ou influxo de íons Ca^{2+} e pela liberação de íons K^+ e Cl^- para fora das células-guarda, pois ocorre ativação de canais de efluxo, ou saída desses íons. A perda de solutos pelas células-guarda gera um aumento do seu potencial hídrico e a saída de água em direção às células adjacentes ou subsidiárias.

Desenvolvimento e dormência de sementes

O ABA participa do desenvolvimento de sementes, pois induz a síntese de proteínas de reserva em sementes durante o seu desenvolvimento. Nas sementes, ocorrem picos de ABA ao final de embriogênese e início da maturação. O ABA presente nas sementes no final da embriogênese evita que elas germinem dentro dos frutos, fenômeno conhecido como viviparidade. Esse fenômeno é indesejável tanto sob aspecto ecológico como econômico, já que as sementes precisam ser dispersas antes da germinação. Nesse caso, as sementes exibirão uma dormência, que é um bloqueio da sua germinação.

Em sementes dormentes, a saída da dormência está associada à redução da taxa ABA/GA, o que ocorre no ambiente (Figura 7.17).

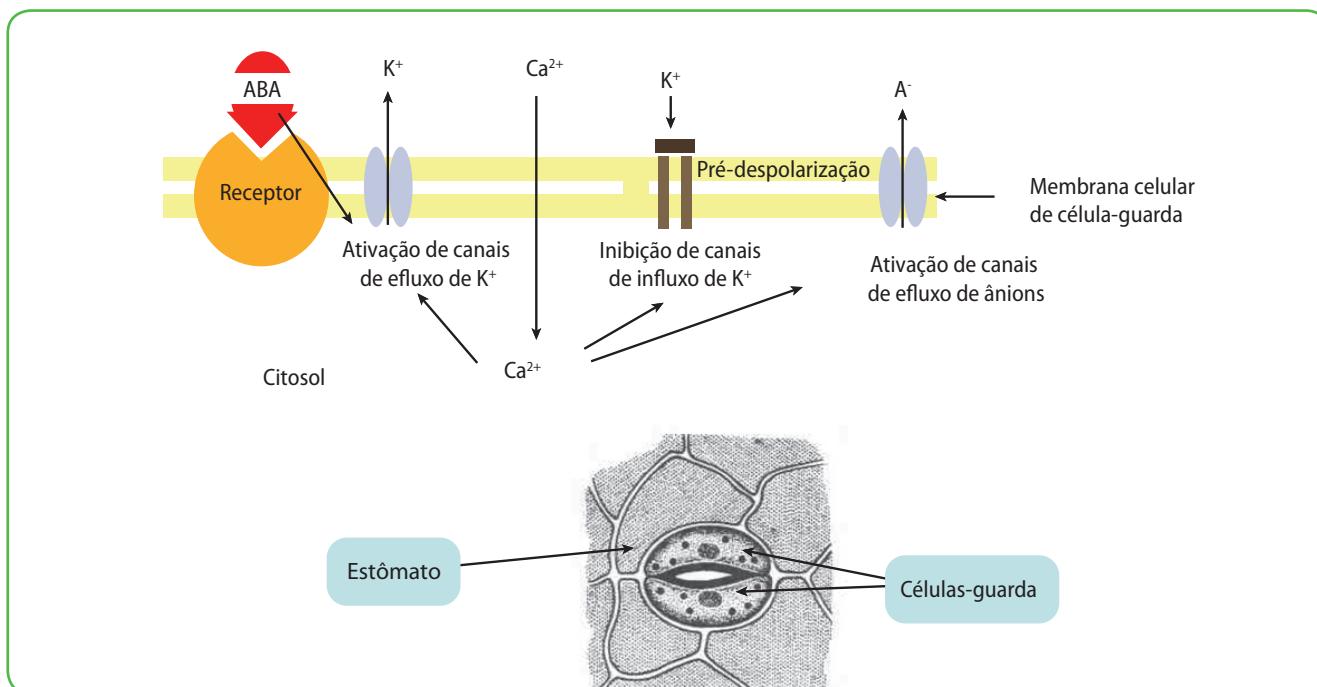


Figura 7.16 – Modo de ação do ABA em células-guarda de estômatos de folhas submetidas a estresse hídrico. (Adaptada de KERBAUY, 2004)

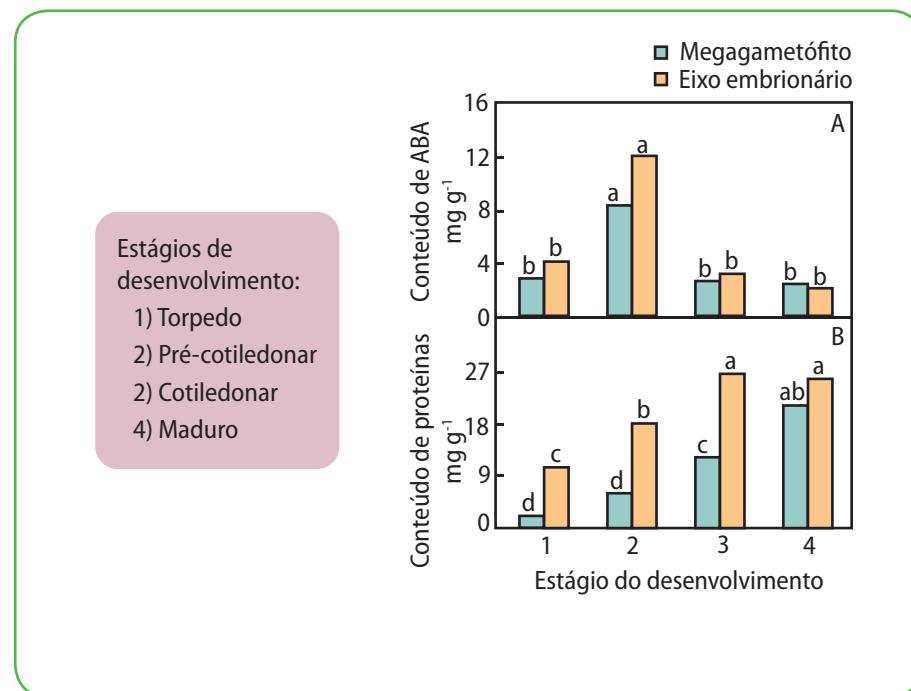


Figura 7.17 – Síntese de ABA e proteínas em sementes de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (*Araucariaceae*) em desenvolvimento. (Adaptada de SILVEIRA et al., 2008)

Resumo

O ciclo de vida de uma planta compreende a germinação da semente, o crescimento vegetativo, a floração, a frutificação, a senescência de órgãos ou de toda a planta e a morte de órgãos ou de toda a planta. Esses processos são controlados pelos hormônios vegetais, os mensageiros primários. Os primeiros hormônios a serem descobertos foram as auxinas, as giberelinas, as citocininas, o etileno e o ácido abscísico. Para atuar, um hormônio geralmente é produzido em células meristemáticas e pode ser conduzido a outras partes da planta, de célula a célula, via xilema ou floema. No local de ação, o hormônio liga-se a uma proteína receptora e induz a formação e liberação de substâncias chamadas de mensageiros secundários. A Tabela 7.2 apresenta um resumo das principais funções dos hormônios vegetais.

Tabela 7.2 – Principais efeitos dos hormônios vegetais

Efeitos	Auxinas	Giberelinas	Citocininas	Etileno	Ácido abscísico
Abscisão foliar	inibem			promove	
Alongamento celular	promovem	promovem		inibe	
Amadurecimento de frutos				promove	
Ativação da divisão celular	promovem	promovem	promovem		
Crescimento de frutos	promovem	promovem	promovem		
Diferenciação de gemas caulinares			promovem		
Diferenciação de raízes	promovem			promove	
Diferenciação de tecidos vasculares	promovem		promovem		
Dominância apical	promovem		inibem		
Dormência de sementes					promove
Enraizamento de estacas	promovem			promove	
Geotropismo	promovem				
Germinação de sementes		promovem			inibe

Tabela 7.2 – Principais efeitos dos hormônios vegetais					
Efeitos	Auxinas	Giberelinas	Citocininas	Etileno	Ácido abscísico
Fechamento estomático por estresse hídrico					promove
Floração		Promovem em algumas plantas em roseta			
Formação de calos em cultura de tecido	promovem				
Fototropismo	promovem				
Senescência foliar			inibem	promove	
Síntese de proteínas de reserva em sementes					promove

Referências

- ARTECA, R. N. **Plant growth substances**: principles and applications. Chapman & Hall. 1995. 332 p.
- BEWLEY, J. D.; BLACK, M. **Seeds**: physiology of development and germination. Plenum Press, 1994. 445 p.
- DAVIES, J. P. **Plant hormones**: physiology, biochemistry and molecular biology. 2. ed. Kluwer Academic Publishers, 1995. 833 p.
- FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323 p.
- FOSKETT, D. E. **Plant growth and development**: a molecular approach. Academic, 1994. 580p.
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.
- LANG, G. A. **Plant dormancy**: physiology, biochemistry and molecular biology. CAB International, 1996. 386 p.
- RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

SILVEIRA, V. et al. Endogenous abscisic acid and protein contents during seed development of *Araucaria angustifolia*. **Biologia Plantarum**, Praga, v. 52, p. 202-104, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

Bibliografia recomendada

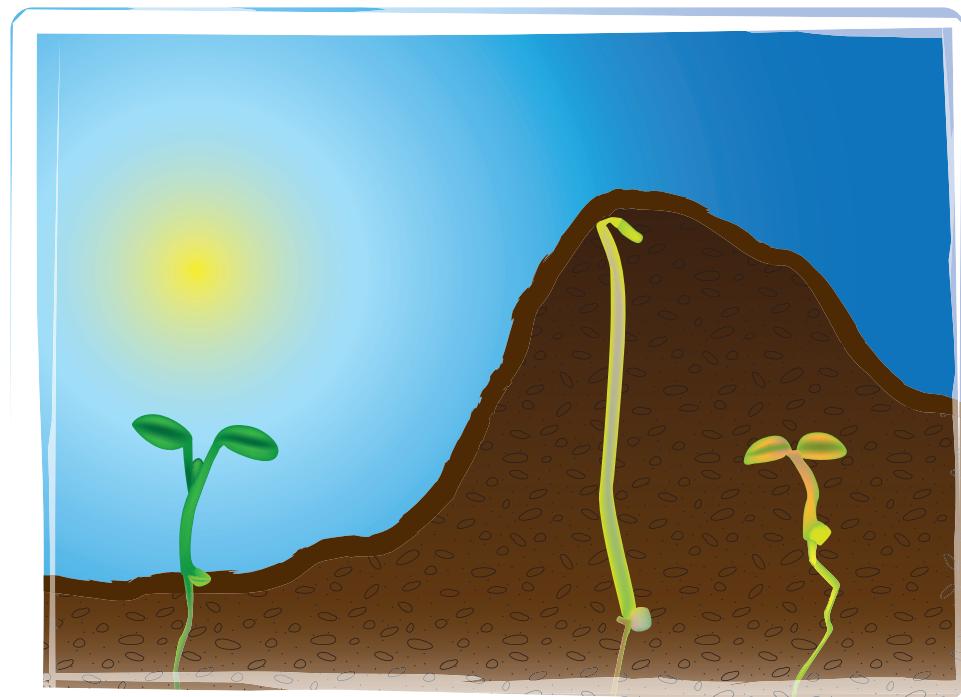
FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323 p.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 8



Fotomorfogênese

Neste capítulo, estudaremos os efeitos das luzes azul, vermelha e vermelho longo, a sua percepção pelos receptores criptocromos, fototropinas, zeaxantinas e fitocromos, bem como a percepção do ambiente pela planta e as suas respostas a essas qualidades de luz.

8.1 Introdução

A luz é um sinal ambiental que induz mudanças de forma em plântulas que cresceram no escuro e que são depois iluminadas. As respostas induzidas pela luz são chamadas de respostas de fotomorfogênese. A luz induz alterações nos padrões de expressão gênica que causam alterações de forma, altura e coloração das plantas.

Por exemplo, plântulas de feijão e milho cujas sementes germinaram no escuro são estioladas, ou seja, são alongadas, não exibem clorofilas nem antocianinas, as folhas não se expandem e, no caso das plântulas de feijão, o hipocótilo forma o gancho plumular. Quando as sementes germinam na luz, as plântulas são mais curtas, as folhas se expandem, ocorre síntese de clorofila e antocianinas e, no caso do feijão, o gancho plumular já desenrolou (Figura 8.1).

Quando plântulas que cresceram no escuro são transferidas para a luz, ocorre o processo de desestiolamento, que se caracteriza: pela redução do crescimento de seus caules em altura; pela ativação da síntese de clorofilas e antocianinas; pela ativação da síntese de enzimas da fotossíntese, como a RUBISCO; pela expansão e pelo crescimento foliar.

Essas respostas dependem da qualidade da luz, da intensidade e duração da luminosidade. Outro exemplo é a floração, que pode ser controlada pelo comprimento do dia ou fotoperíodo.

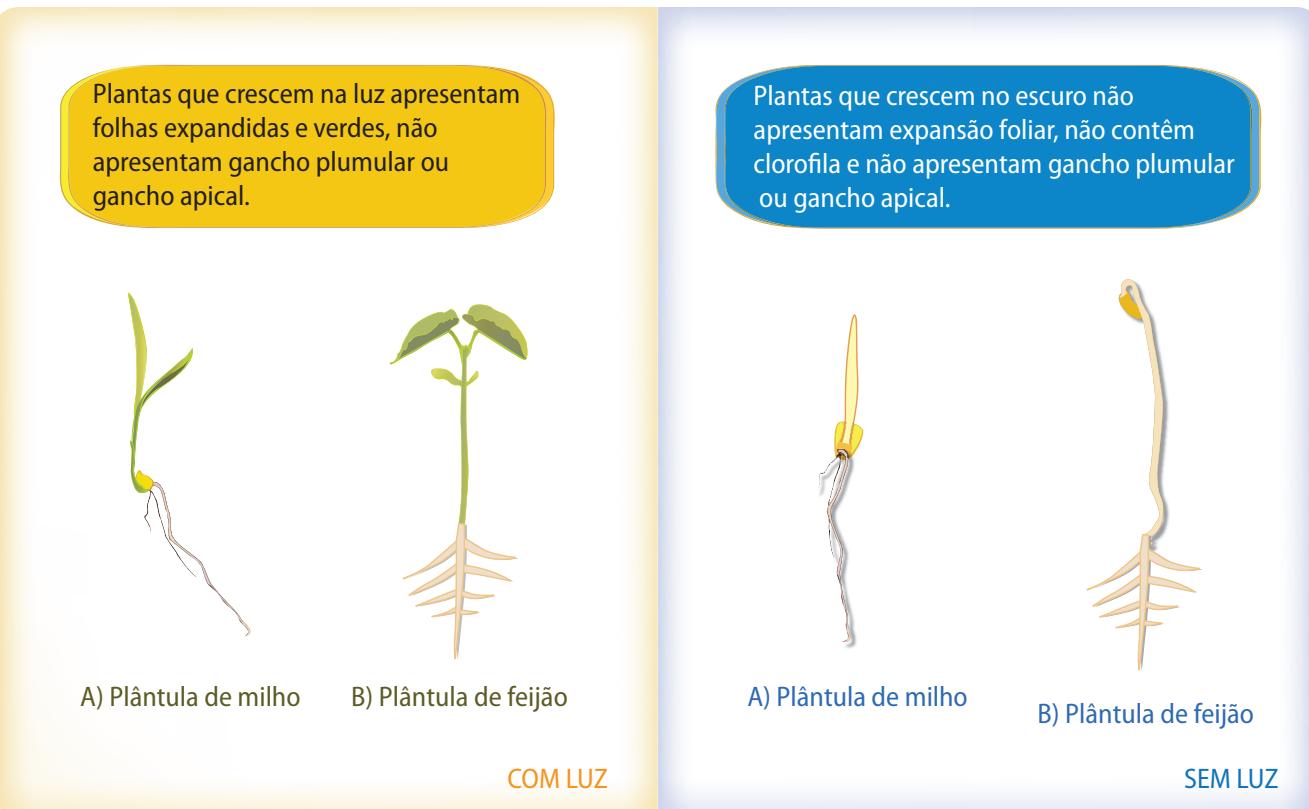


Figura 8.1 – Respostas de fotomorfogênese em plantas de milho e feijão.

Essas respostas são mediadas pelos pigmentos fitocromos, fototropinas e criptocromos, que absorvem luz azul e vermelha. As plantas são capazes de perceber variações sazonais, comprimento do dia, quantidade e qualidade da luz pela absorção luminosa através desses pigmentos.

8.2 Os principais fotorreceptores

8.2.1 Os fitocromos

Nos anos 30 do século XX, o pesquisador norte-americano Flint e seus colaboradores observaram que sementes de alface apresentavam alto percentual de germinação quando irradiadas com luz vermelha (V – 650 a 680 nm), mas não germinavam ou germinavam muito pouco quando mantidas no escuro ou irradiadas com vermelho longo, vermelho distante ou vermelho extremo. (VE – 710 a 740 nm) (Figura 8.2).

Observaram também que o efeito positivo da luz vermelha sobre a germinação das sementes de alface era anulado pela exposição subsequente ao vermelho longo. Mais tarde, Borthwick e seus colaboradores confirmaram esses resultados (Tabela 8.1).

Irradiação	Germinação (%)
V	70
V,VE	6
V,VE,V	74
V,VE,V,VE	6
V,VE,V,VE,V	76
V,VE,V,VE,V,VE	7

Tabela 8.1 – Fotorreversibilidade V-VE da germinação de sementes de alface em temperatura de 20°C. (BORTHWICK *et al.*, 1954)

A luz influencia também as respostas de alongamento (estiolamento) e inibição de alongamento (desestiolamento) de caules, floração de plantas sensíveis ao comprimento do dia (fotoperíodo), expansão de folhas, síntese de clorofilas e de antocianinas.

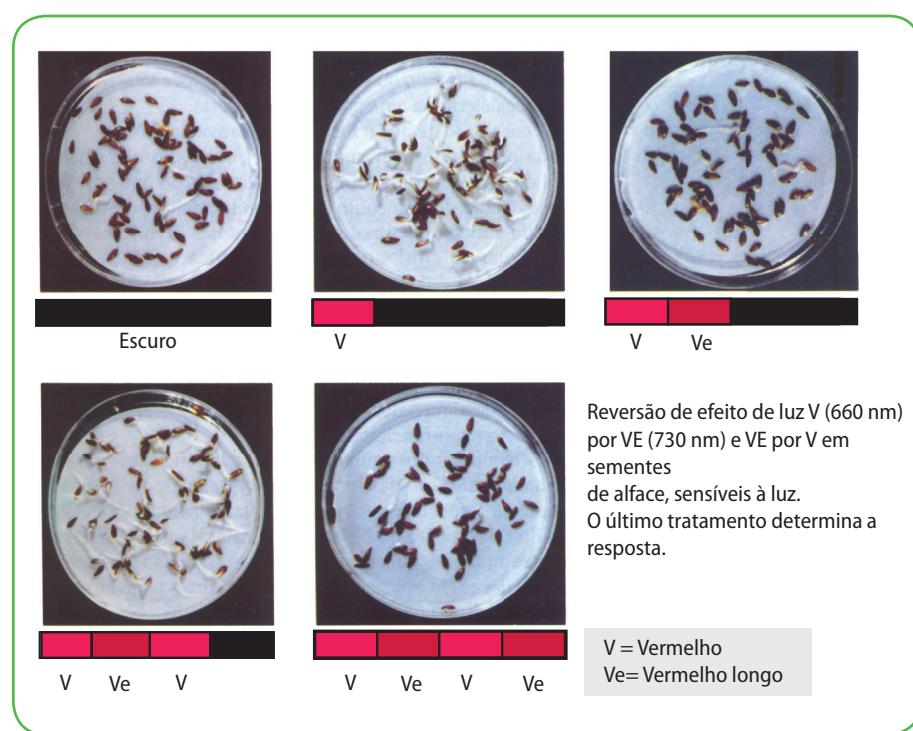


Figura 8.2 – Efeito de luz vermelha e comprimento de onda vermelho longo na germinação de sementes de alface. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

A luz vermelha e o comprimento de onda vermelho longo são absorvidos pelos fitocromos. Bioquimicamente, os fitocromos são cromoproteínas de cor azul, portanto, pigmentos ligados às proteínas. Os fitocromos também são capazes de absorver a luz azul, mas em proporção menor do que a absorção de luz vermelha e de vermelho longo.

Os fitocromos são compostos pelo cromóforo, que absorve luz, e por uma proteína. O cromóforo é um tetrapirrol linear de cadeia aberta, que sofre uma isomerização cis-trans quando absorve luz vermelha (650-680 nm) e que retorna à forma cis quando absorve vermelho longo (710-740 nm). A proteína tem ação enzimática, e sabemos que os fitocromos penetram nos núcleos celulares e induzem a expressão de genes.

As formas do fitocromo em função de sua absorção luminosa são: Fv ou Pr = fitocromo vermelho, cuja máxima absorção de luz é 660 nm; Fve ou Pfr = fitocromo vermelho longo ou extremo, cuja máxima absorção é 730 nm (Figura 8.3). No entanto, as duas formas dos fitocromos absorvem luz vermelha e vermelho longo, que tem uma importante função principalmente para plantas que crescem no sub-bosque. Então esses dois comprimentos de onda são fisiologicamente ativos nos processos mediados pelos fitocromos.

Os fitocromos são sintetizados no escuro, na forma Fv. Essa forma absorve maiores quantidades de fôtons de luz V (650-680 nm) e sofre uma isomerização, transformando-se na forma Fve, que absorve maiores quantidades de fôtons de VE (710-740 nm) e transforma-se novamente em Fv.

A forma fisiologicamente ativa dos fitocromos é a forma Fve, responsável pelas respostas fisiológicas (Figura 8.4).

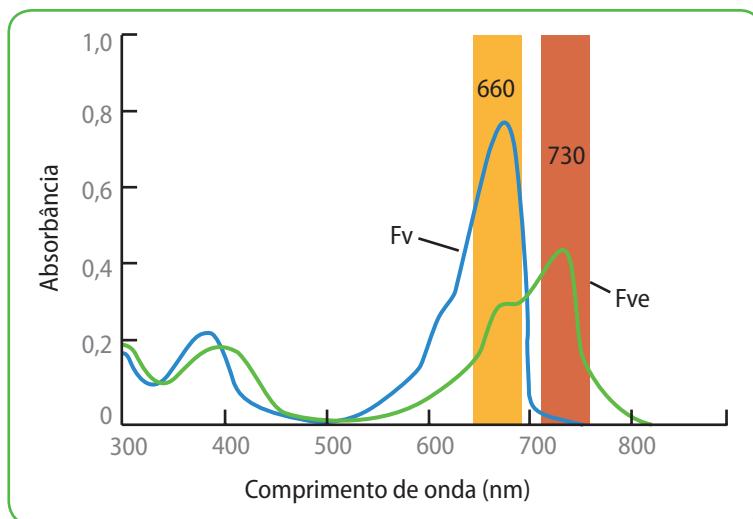


Figura 8.3 – Absorção de luz pelo fitocromo vermelho (Fv) e pelo fitocromo vermelho longo (Fve).

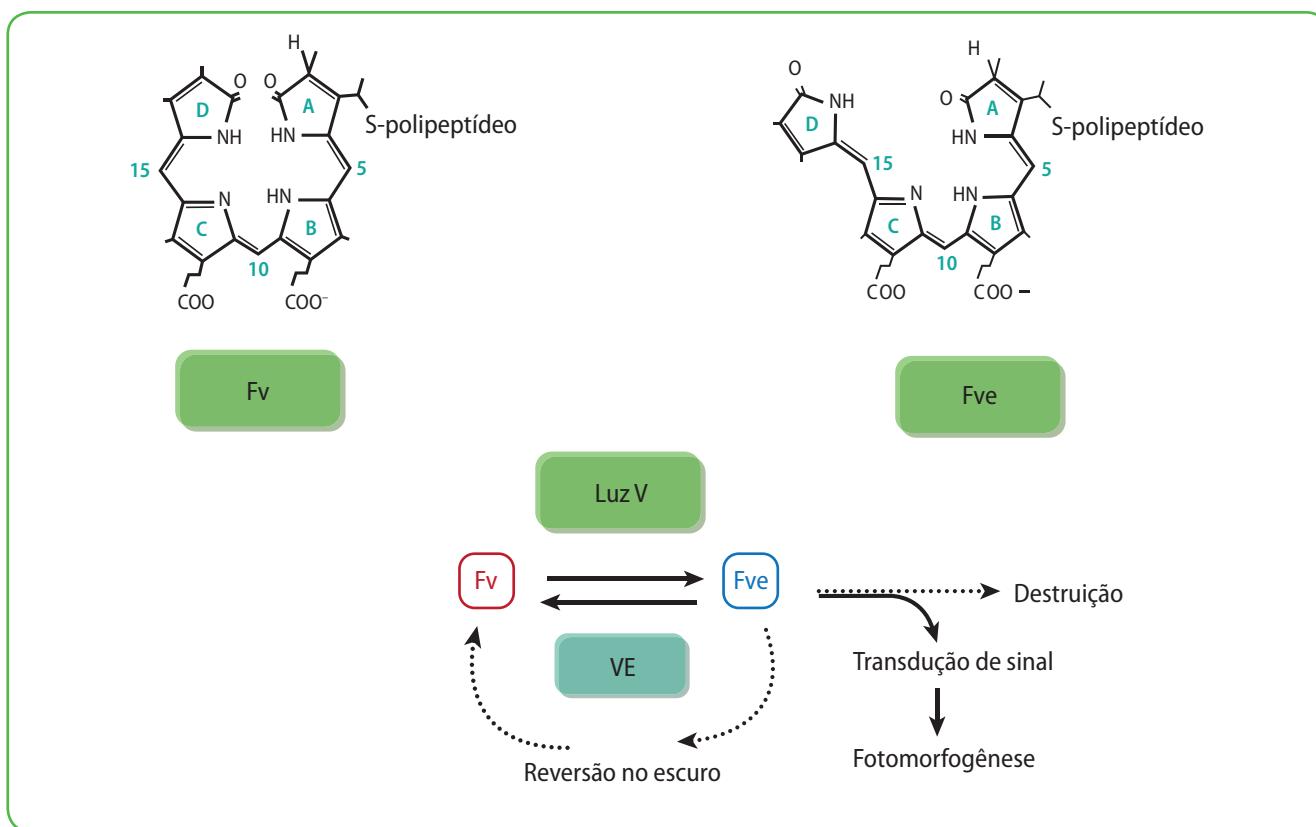


Figura 8.4 – As formas do fitocromo e a reversão do fitocromo pela luz V e pelo VE.

A maioria dessas respostas é mediada pela expressão de genes específicos. Durante a noite, ocorre uma lenta transformação da forma Fve para a forma Fv dos fitocromos. A molécula de Fve, que é estável, pode ser destruída durante a noite.

Há dois tipos de fitocromos nas plantas: **I ou A; II ou B, C, D, E**. Suas proteínas apresentam características estruturais diferentes, mas o cromóforo é sempre igual. Esses fitocromos respondem aos níveis diferentes de luz, principalmente ao amanhecer e ao anoitecer, mas também aos níveis de luz do sub-bosque de florestas. Portanto, por meio desses pigmentos, as plantas podem perceber o horário do dia e o local onde se encontram.

O Fve A é instável na luz vermelha de média ou alta intensidade. Atua em processos em que há grande sombreamento, como o solo do sub-bosque de florestas ou nas primeiras horas do dia, quando os níveis de luz são bastante baixos. Fve B, C, D, E são estáveis na luz vermelha e atuam em processos em que há menor sombreamento, lampejos de luz solar ou luz solar direta (Figura 8.5).

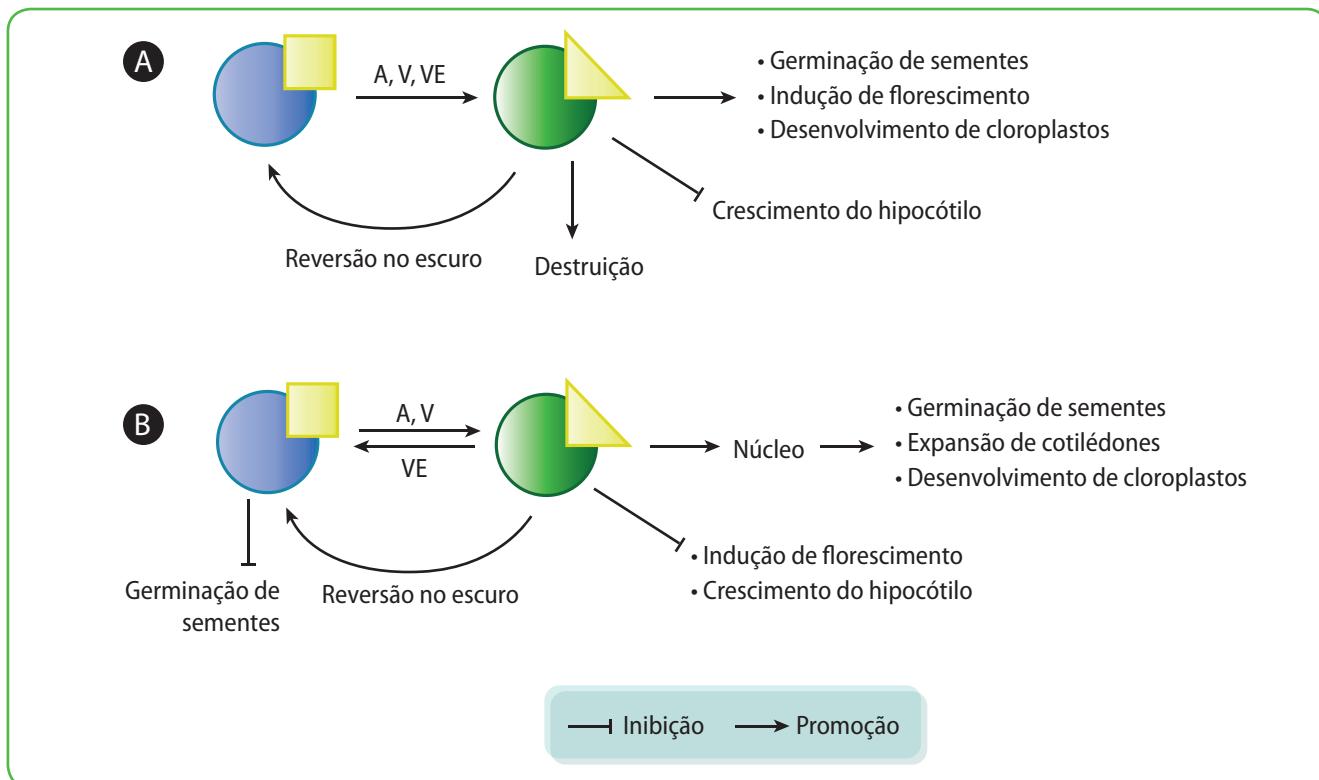


Figura 8.5 – Principais funções dos tipos A e B (C, D, E) dos fitocromos. (Adaptada de KERBAUY, 2004)

Um exemplo típico de resposta mediada pela luz é a germinação de sementes fotoblásticas positivas (ver Figura 8.2). Essas sementes necessitam da luz solar para germinar. A luz solar (branca) é composta por todos os comprimentos de onda. Os fitocromos nessas sementes são sintetizados na forma Fv durante o desenvolvimento. Ao serem embebidas em água, na presença de luz, as moléculas de fitocromos se hidratam e absorvem principalmente a luz V, que vai transformar algumas moléculas de Fv em Fve, induzindo o processo de germinação. Em condições experimentais de laboratório, quando as sementes são embebidas em água e irradiadas com luz V, ocorre a mesma reação. Quando irradiadas com VE, o Fv não se transforma em níveis suficientes de Fve e, por isso, não ocorre germinação. Quando mantidas no escuro, também não ocorrerá transformação de Fv em Fve, e a germinação não ocorrerá.

As sementes fotoblásticas negativas são aquelas que germinam na ausência de luz ou sob luz de baixa intensidade. Essas sementes durante seu desenvolvimento já produzem certa quantia de moléculas de Fve, sendo capazes de germinar na ausência de luz.

Quando imersas em água, na presença de luz solar ou luz branca, as moléculas de Fve absorvem preferencialmente o VE, que as transforma em Fv e inibe a germinação das sementes.

Por outro lado, sementes imersas em água e irradiadas com luz vermelha manterão os níveis adequados de Fve já existentes nas sementes e elas germinarão. Quando irradiadas com vermelho extremo, os fitocromos Fve existentes reverterão para Fv e não ocorrerá a germinação.

Não é necessário que todas as moléculas de fitocromo Fv mudem para a forma Fve para induzir as respostas de germinação, pois isso não é possível na natureza. Basta que um percentual das moléculas esteja na forma ativa Fve.

8.2.2 Pigmentos que absorvem luz azul

Os criptocromos são pigmentos que absorvem as radiações UV-A (320 a 400 nm) e azul (400 a 500 nm) e que participam de resposta de desestiolamento e de floração (ver Capítulo 9) (Figura 8.6).

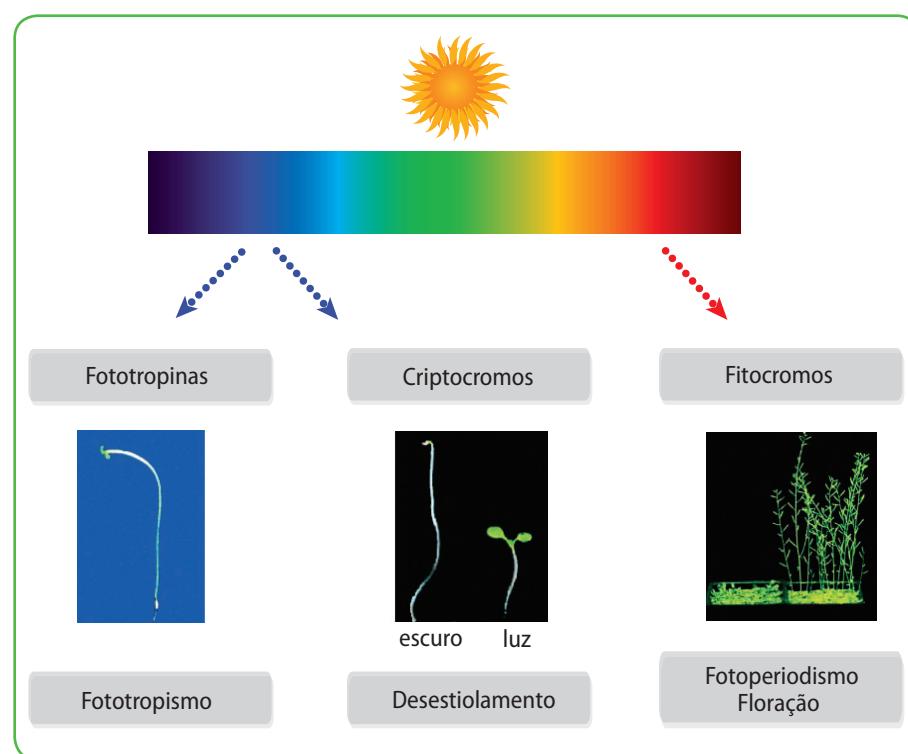


Figura 8.6 – As principais funções de fototropinas, criptocromos e fitocromos.
(Adaptada de LIN, 2002)

Os criptocromos são flavoproteínas formadas por proteínas ligadas à FAD (flavina adenina dinucleotídeo) e são conhecidos como CRY. Podem ser de dois tipos: CRY I e CRY II.

As fototropinas são flavoproteínas com atividade de enzima quinase ligadas a FMN (mononucleotídeos de flavina) e participam principalmente das respostas de fototropismo mediadas pelas auxinas.

A zeaxantina é um carotenoide do sistema de antenas dos cloroplastos das células-guarda de estômatos que tem atuação na absorção da luz azul no movimento estomático junto aos criptocromos e fototropinas (Figuras 8.7 e 8.8).

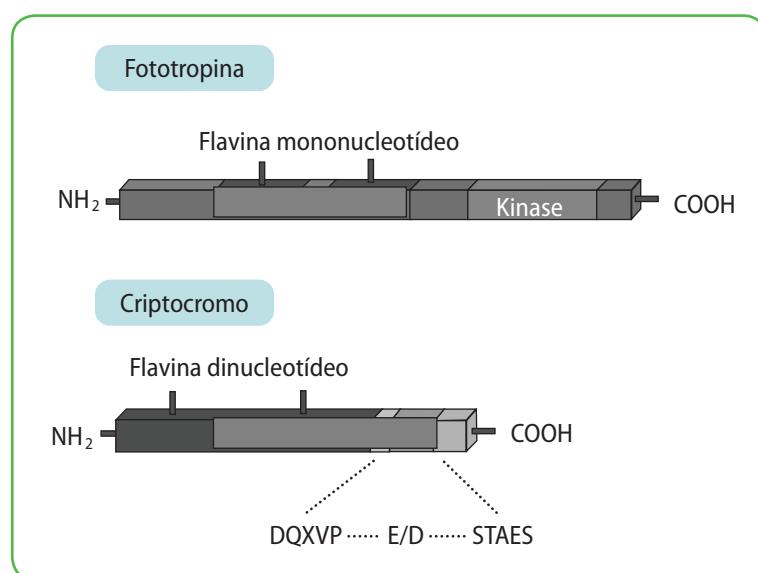


Figura 8.7 – Características das moléculas de fototropinas e criptocromos.
(Adaptada de LIN, 2002)

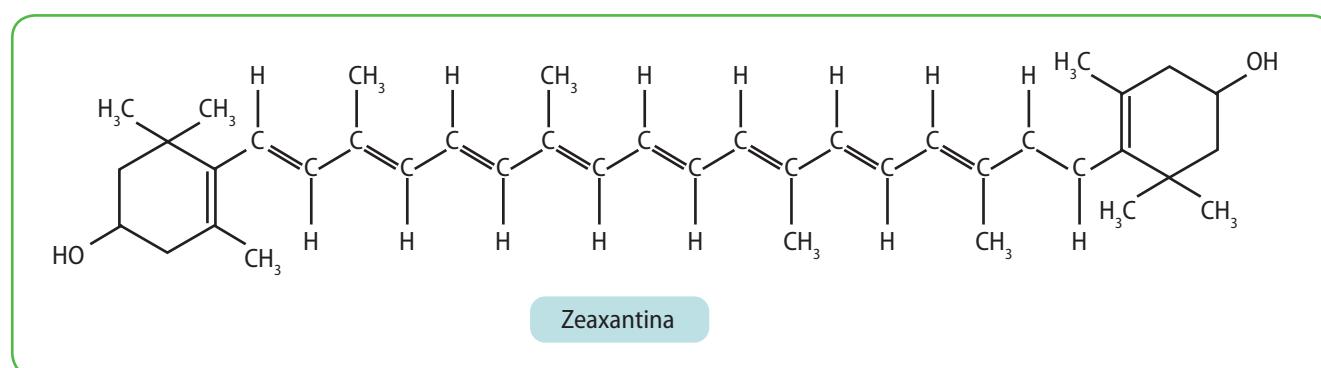


Figura 8.8 – Estrutura da zeaxantina, um carotenoide do grupo das xantofilas. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

No fototropismo, a absorção de luz azul por um dos lados da planta causa sua curvatura lateral, pois ocorre um transporte lateral de AIA (auxina), causando maior crescimento do lado mais sombreado. As fototropinas são os pigmentos que absorvem a luz azul nesse processo e que induzem o transporte lateral de AIA (ver Capítulo 7) (Figura 8.9).

- Luz azul causa curvatura lateral.
- Curvatura causada por transporte lateral de auxinas.
- Fototropinas são receptores de luz azul.

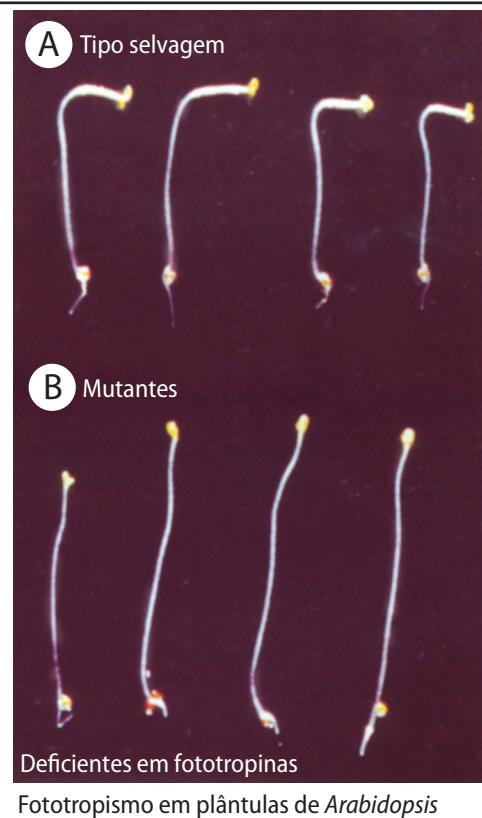
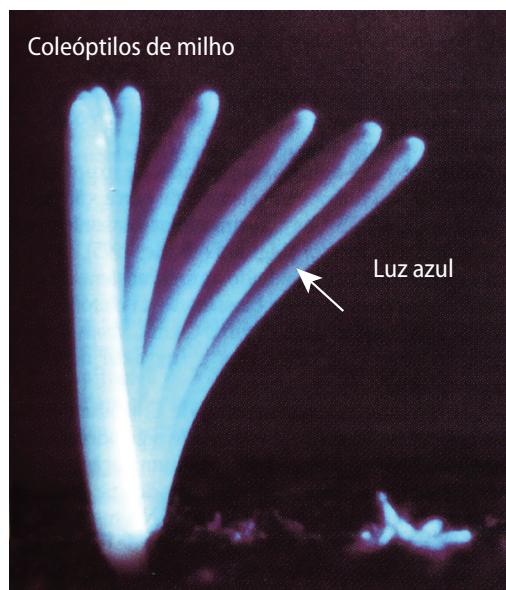


Figura 8.9 – Fototropismo em milho e em *Arabidopsis*. Mutantes de *Arabidopsis* deficientes em fototropinas não apresentam fototropismo. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

O desestiolamento ocorre quando plântulas que germinaram no escuro passam a receber luz solar. Luz vermelha, vermelho longo e azul desencadeiam essas respostas. Exposições prolongadas ao VE, durante muitas horas permitem a transformação de pequena porcentagem de Fv em Fve, capaz de desencadear as respostas. As plântulas que eram estioladas passam a ter redução do crescimento do caule em altura, expansão de lâmina foliar, síntese de clorofila e enzimas necessárias à fotossíntese (Figura 8.10).

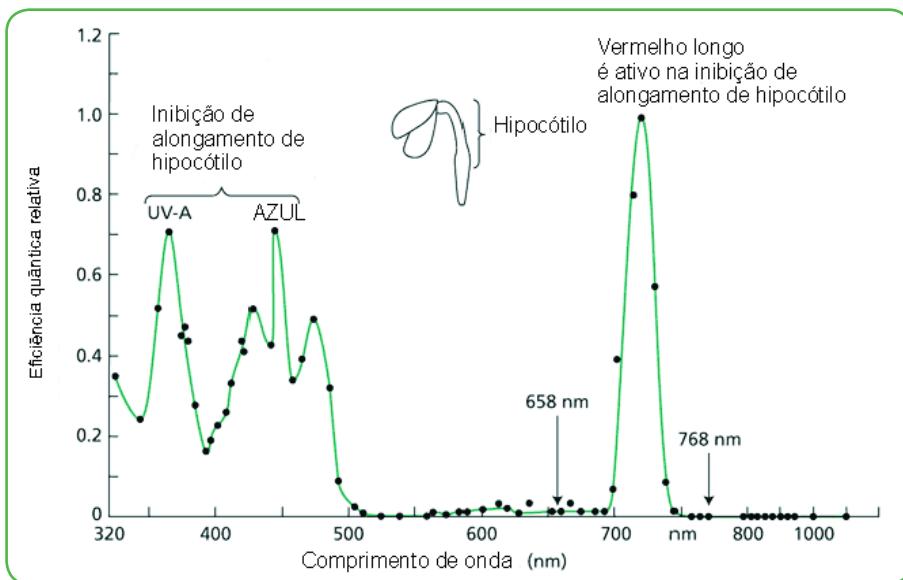


Figura 8.10 – Efeito da luz azul e da luz vermelha no desestiolamento de plântulas ou inibição de crescimento de hipocótilos. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

Essa resposta pode ocorrer pela absorção da luz azul pelos criptocromos ou pela absorção de luz V pelos fitocromos. Algumas respostas de fotomorfogênese podem ser desencadeadas por mais de um fotorreceptor. Isso sempre garante à planta uma adaptação ao seu ambiente e o melhor aproveitamento da qualidade da luz disponível.

No mecanismo de abertura estomática, a luz azul absorvida pela zeaxantina, presente nos tilacoides dos cloroplastos das células-guarda, ativa as H^+ -ATPases das membranas celulares dessas células. Essas enzimas bombeiam prótons H^+ para fora das células, propiciando a abertura de proteínas canais de íons K^+ e Cl^- nas primeiras horas da manhã para dentro das células-guarda. Isso causa redução de $\psi\pi$ (o potencial osmótico fica mais negativo) das células-guarda e entrada de água. Durante o dia, a luz vermelha induz a fotossíntese nos cloroplastos das células-guarda, que passam a sintetizar sacarose, a qual contribui para a redução de $\psi\pi$. A sacarose aumenta lentamente pela manhã e torna-se dominante em relação ao K^+ durante o dia.

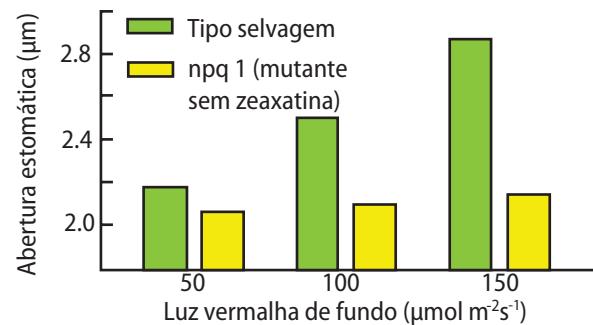
Estudos realizados com plantas mutantes de *Arabidopsis thaliana* L. comprovam que a luz azul pode também ser absorvida pelos crioptocromos e fototropinas que agem juntamente com as zeaxantinas no processo de abertura dos estômatos.

$\psi\pi$, ψ_{os} , ψ_s ou simplesmente π são símbolos utilizados para fazer referência ao potencial osmótico de uma solução, que é originado pela presença de solutos nessa solução. Quanto maior a concentração dos solutos e menor o número de moléculas de água, mais negativo fica esse potencial e consequentemente mais negativo será o potencial hídrico.

A superexpressão de um gene induz ao aumento da síntese de proteínas codificadas por esse gene. Os criptocromos e fototropinas são moléculas formadas por um cromóforo e uma proteína.

A superexpressão de genes que codificam esses receptores de luz aumenta a síntese das proteínas que constituem esses receptores.

Plantas mutantes que não contêm zeaxantinas, criptocromos ou fototropinas apresentaram menores aberturas estomáticas quando comparadas às plantas selvagens e plantas que produzem níveis maiores desses fotorreceptores. Ou seja, uma **superexpressão** dessas moléculas favorece uma abertura estomática muito maior do que a abertura estomática de plantas selvagens (Figura 8.11).



WT - selvagem.

cry1 - deficiente em criptocromo I.

cry1 cry2 - deficiente em criptocromo I e II.

CRY1-ovx - superexpressão de criptocromo I.

CRY2-ovx - supeexpressão de criptocromo II.

phot1 phot2 - deficiente em fototropinas.

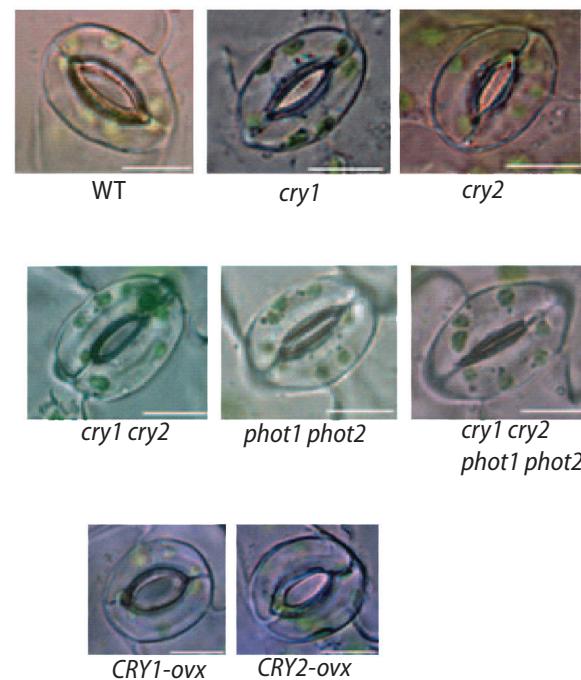


Figura 8.11 – Abertura estomática em plantas selvagens e mutantes de *Arabidopsis thaliana*. (Adaptada de MAO et al., 2005)

Resumo

As respostas induzidas pela luz são chamadas de respostas de fotomorfogênese. Essas respostas dependem da qualidade da luz, da intensidade e duração da luminosidade. Os principais fotorreceptores são os fitocromos, os criptocromos, as fototropinas e a zeaxantina. Esses fotorreceptores com exceção das zeaxantinas

que são carotenóides, são considerados cromoproteínas pois possuem um cromóforo que absorve luz, ligado a uma proteína que tem ação enzimática. Os fitocromos absorvem principalmente a luz vermelha e o comprimento de onda vermelho longo e participam de respostas, como o desestiolamento, a germinação de sementes e a floração (ver Capítulo 9). Os criptocromos absorvem luz UV-A e luz azul e também participam das respostas de desestiolamento. As fototropinas absorvem luz azul e estão envolvidas com respostas de fototropismo, e a zeaxantina, um carotenoide do sistema de antenas dos cloroplastos de células-guarda, participa do mecanismo de abertura estomática absorvendo luz azul.

Referências

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

LIN, C. Blue light receptors and signal transduction. **The Plant Cell**, p. 207-225, 2002. Supplement.

MAO, J. et al. A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. **PNAS**, Washington, v. 102, n. 34, p. 12270-12275, 23 ago. 2005.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biología vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

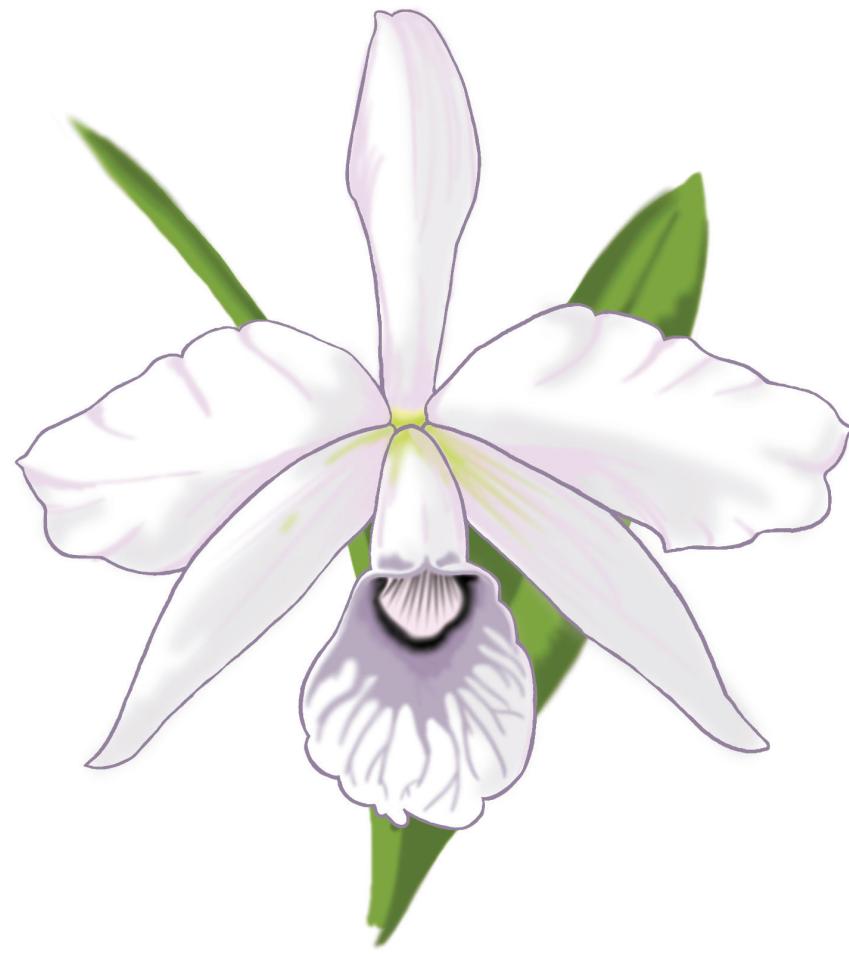
Bibliografia recomendada

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biología vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 9



Floração

Neste capítulo serão estudados os principais sinais endógenos e exógenos envolvidos com a indução da floração, principalmente o fotoperiodismo e a vernalização, bem como a influência dos hormônios na floração.

9.1 Introdução

A floração é um dos eventos fisiológicos mais complexos da vida das plantas. Embora as pesquisas em Biologia Vegetal tenham avançado muito nas últimas décadas, esse complicado processo está longe de ser desvendado.

A floração pode ocorrer em poucas semanas após a germinação das sementes nas plantas não perenes (monocárpicas), que apresentam um ciclo de vida curto e florescem apenas uma vez na vida.

Por outro lado, a floração pode ocorrer muitos anos após a germinação da semente, após a planta completar sua fase juvenil ou período de juvenilidade e estar madura e apta para o florescimento. É o que acontece com diversas espécies arbóreas (Tabela 9.1).

Tabela 9.1 – Comprimento do período juvenil em algumas espécies lenhosas

Espécie	Comprimento do período juvenil
Carvalho	25-30 anos
Faia	30-40 anos
Hera	5-10 anos
Maçã	4-8 anos
Plátano	15-20 anos
Rosa	20-30 dias
Sequoia	5-15 anos
Uva	1 ano

A idade e o tamanho da planta são fatores intrínsecos (internos) que podem controlar a floração, sem que a planta necessite de sinais especiais do seu ambiente, como fotoperíodo, temperaturas adequadas e outros. Esse mecanismo é conhecido como mecanismo autônomo. Nesse caso, basta à planta atingir certo tamanho ou idade para estar preparada para florescer.

Durante a floração e a formação de sementes e de frutos, a planta precisará intensificar a sua fotossíntese para produzir as substâncias de reserva que serão armazenadas tanto em sementes como em frutos. Para isso, ela precisa de uma quantidade de folhas fotosinteticamente ativas que estejam aptas a fornecer as reservas suficientes para iniciar seu florescimento e possam concluir essa importante etapa de seu ciclo de vida produzindo sementes e frutos.

A floração pode ser controlada também por sinais ambientais, como o fotoperíodo (comprimento do dia) ou tratamentos de baixas temperaturas (vernalização). Também nesses casos a planta precisará estar madura fisiologicamente para ser capaz de perceber esses importantes sinais ambientais e responder a eles produzindo flores, sementes e frutos.

Os mecanismos autônomos e as respostas aos sinais ambientais ativam mais de 80 genes envolvidos com a floração. Esses genes codificam enzimas envolvidas com mitose, meiose, síntese de hormônios vegetais, diferenciação de meristemas apicais em meristemas florais, síntese de pigmentos coloridos e substâncias voláteis aromáticas.

Como a floração é um evento que ocorre em determinados períodos da vida da planta, a meiose, responsável pela formação de grãos de pólen e oosferas, não estará acontecendo sempre na vida de uma planta, mas somente nessa fase. Então, devem existir genes que se expressam apenas nesses períodos e que dependem de mecanismos autônomos ou de sinais ambientais para se expressarem.

Neste capítulo, estudaremos principalmente o fotoperiodismo, a vernalização e a função de alguns hormônios na floração.

O fotoperiodismo e a vernalização são os mais importantes mecanismos de resposta ao ambiente para a floração. A vernalização é a resposta de floração após o embrião da semente ou os meristemas

apicais receberem baixas temperaturas no ambiente. A radiação e a disponibilidade de água são sinais ambientais também importantes.

O fotoperiodismo é a resposta ao comprimento do dia. As plantas medem o fotoperíodo (comprimento do dia) por meio de **relógios biológicos, marcapassos endógenos ou osciladores endógenos**. As plantas possuem ritmos metabólicos que acompanham a duração do dia e da noite. Esses ritmos são chamados de ritmos circadianos.

Os fotorreceptores de luz medem a qualidade e a quantidade da luz e podem induzir a floração. Atualmente, sabemos que os fitocromos e os criptocromos participam da indução da floração.

9.2 Indução da floração pelo fotoperíodo

O fotoperiodismo é a percepção da duração do dia pelas plantas. Os fitocromos e os criptocromos (ver Capítulo 8) estão envolvidos na percepção do fotoperíodo. Na verdade, a duração da noite é mais importante do que a do dia para a floração.

Os pesquisadores norte-americanos Garner e Allard, na década de 20 do século XX, propuseram a existência de categorias de plantas quanto à percepção de fotoperíodo (Figura 9.1).

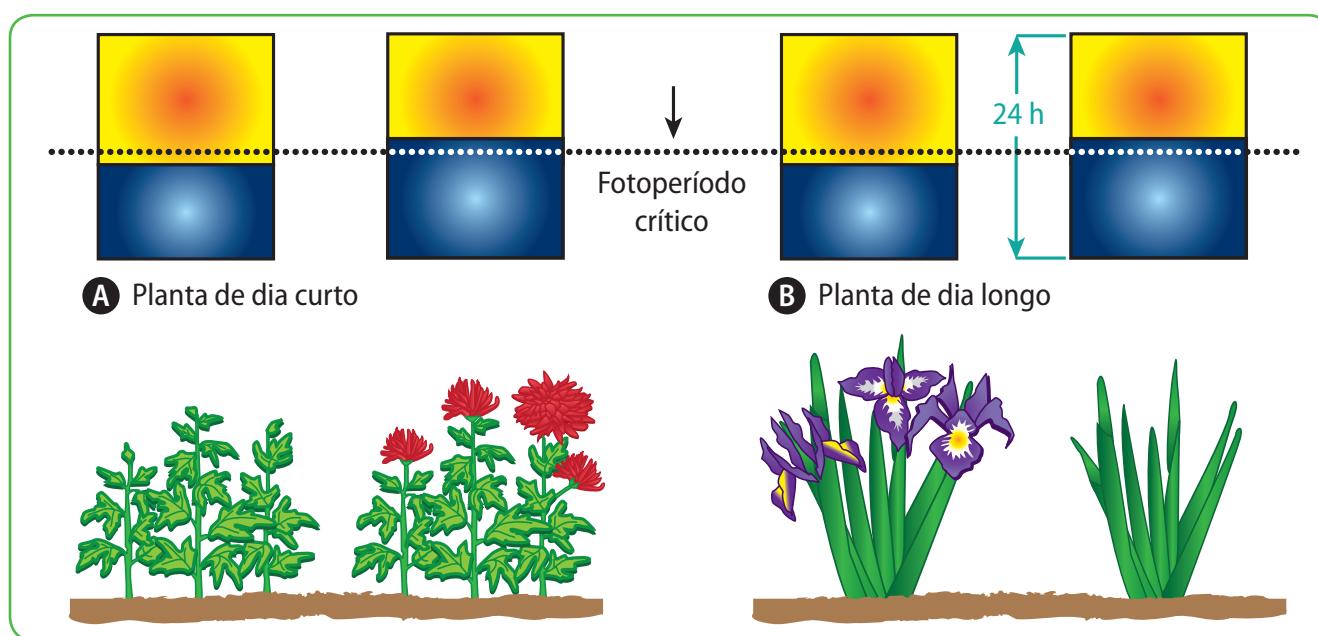


Figura 9.1 – Plantas de dias curtos e plantas de dias longos e o fotoperíodo crítico.

Plantas de dias longos (PDL)

As plantas de dias longos são aquelas que florescem quando recebem um número mínimo de horas de luz (fotoperíodo crítico) ou horas de luz acima do número mínimo a cada ciclo de 24 horas.

São plantas de dias longos: *Avena sativa*, *Nicotiana sylvestris*, *Raphanus sativus*.

Florescem principalmente no verão. Como exemplo, citaremos algumas espécies de interesse agronômico que florescem na primavera e no verão: espinafre, algumas batatas, certas variedades de trigo, alface, aveia, cravo, ervilha.

Plantas de dias curtos (PDC)

As plantas de dias curtos são aquelas que florescem quando recebem um número máximo de horas de luz (fotoperíodo crítico) ou horas de luz abaixo do número máximo a cada ciclo de 24 horas.

São plantas de dias curtos: *Glycine max* (soja), *Crysanthemum morifolium*, *Kalanchoe blossfeldiana*, *Zea mays* (só algumas variedades), *Helianthus annus*, *Gossypium hirsutum*.

Florescem no início da primavera ou do outono. Como exemplo, citaremos algumas espécies de interesse agronômico que florescem apenas durante o outono: crisântemos, café, bico-de-papagaio (*Euphorbia spp*), morangos, primulas.

Plantas de dias neutros (PDN)

As plantas de dias neutros são indiferentes ao fotoperíodo e não precisam de tratamentos fotoperiódicos especiais.

O fotoperíodo crítico é o **número máximo** de horas de luz para induzir floração em PDC e o **número mínimo** de horas de luz para induzir floração em PDL (Figura 9.2).

O fotoperíodo crítico de *Xanthium strumarium* (carrapicho – PDC) é de 15 horas de luz, ou seja, essa planta floresce quando recebe no máximo 15 horas de luz e no mínimo 8,3 horas de escuro ou mais e tem ciclo indutivo único, o que significa que basta ela receber uma única vez esse tratamento luminoso para que esteja induzida a florescer. O *Hyocymus niger* (PDL) floresce quando recebe mais do que 11 horas de luz. O fotoperíodo crítico e número de ciclos induktivos variam conforme a espécie, e a percepção fotoperiódica é feita pelas folhas adultas mais basais.

Os pesquisadores também observaram que quando as plantas de dias curtos recebiam lampejos de luz durante seu período noturno, sua floração era inibida. Se as plantas de dias longos recebessem tratamentos luminosos mais longos durante seu período noturno, elas continuavam a florescer (ver Figura 9.2).

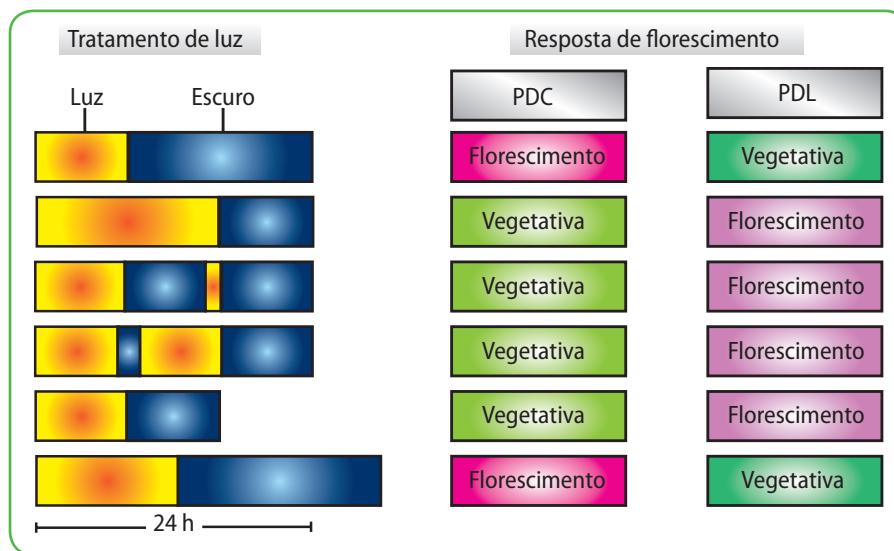


Figura 9.2 – Efeito de lampejos de luz no período noturno em plantas de dias curtos e plantas de dias longos. (Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

A luz vermelha (1h) aplicada no meio do período noturno em PDL induzia sua floração, mas VE inibia. Já a luz vermelha (poucos minutos) aplicada no meio do período noturno em PDC inibia sua floração, mas o VE não inibia.

No século passado, o cientista russo Mikhail Khristoforovich Chailakhyan (1901-1991) trabalhou intensamente com floração durante aproximadamente 60 anos, com *Chrysanthemum* (PDC) e outras plantas, e chegou a várias conclusões.

Ele concluiu que o fotoperíodo é percebido pelas folhas basais adultas e que as plantas respondem ao fotoperíodo produzindo estímulos florais de natureza hormonal. Ele concluiu também que os estímulos florais são transportados para o meristema apical, que se transforma de vegetativo em floral, e que uma única folha ou apenas partes da folha são capazes de perceber o fotoperíodo e induzir floração em *Xanthium strumarium L. Asteraceae*, (PDC), mas em outras espécies são necessários vários pares de folhas.

Observou que as plantas necessitam de ciclos de fotoperíodos adequados, mas que algumas requerem apenas um ciclo (ou um dia), como *Xanthium strumarium* (PDC). Chailakhyan observou que as substâncias endógenas produzidas pela planta para a indução de floração podem ser transferidas de uma planta para outra por enxertia (Figura 9.3).

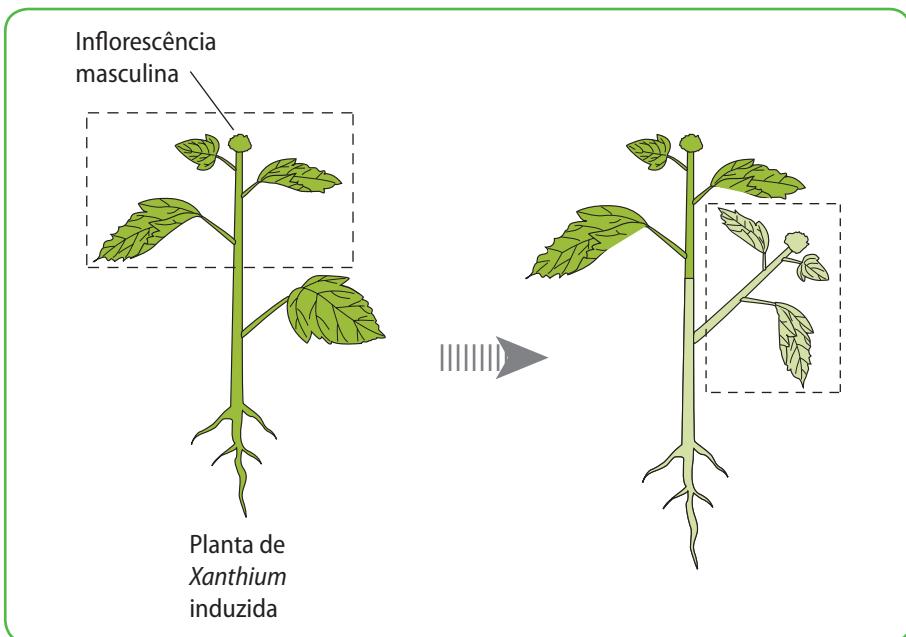


Figura 9.3 – Enxertia de ápice induzido de *Xanthium strumarium* L. para planta não induzida.
(Adaptada de TAIZ; ZEIGER, 2008)

Atualmente sabemos que os fitocromos e os criptocromos são os pigmentos que estão envolvidos com a percepção do fotoperíodo para a floração. Ainda não são conhecidas exatamente todas as funções desses pigmentos, mas existem dados obtidos a partir de plantas mutantes de *Arabidopsis thaliana* L. e arroz que mostram o envolvimento desses pigmentos na floração.

Sabemos que a luz vermelha transforma parte das moléculas de fitocromos da forma Fv (fitocromo vermelho) para a forma Fve (fitocromo vermelho longo) (ver Capítulo 8). Isso acontece ao longo do dia, quando as plantas estão recebendo a luz solar. Então, ao final do dia, há certa quantia de fitocromos na forma ativa Fve, em folhas de plantas que estão percebendo o fotoperíodo para a floração.

Durante a noite, parte das moléculas de Fve se transforma lentamente em Fv e parte é destruída, havendo então um decréscimo dessa forma de fitocromo no período noturno.

As plantas parecem, na verdade, medirem o período noturno, ou seja, distinguem se a sua noite é mais longa ou mais curta. As plantas de dias curtos não podem receber lampejos de luz durante a noite, na época em que estão recebendo fotoperíodo indutivo de floração, pois sua floração será inibida ou retardada.

Aparentemente, essas plantas devem manter níveis muito baixos de fitocromos Fve durante a noite, pois quanto maior for a duração da noite, maior número de moléculas desse fitocromo será transformado ou destruído.

No entanto, as plantas de dias longos florescem se receberem tratamentos luminosos de uma hora ou mais durante seu período noturno, o que vai manter mais elevados seus níveis de Fve.

Mas nos dois casos, níveis altos de fitocromo B inibem a floração, pois esse fitocromo reprime a expressão de genes indutores de floração. Já o fitocromo A parece promover a floração. É importante ressaltar que esses mecanismos são altamente complexos e que existe também a atuação de outros pigmentos fotorreceptores, como os criptocromos atuando nessas respostas.

Recentemente, pesquisadores trabalhando com expressão de genes e indução floral em *Arabidopsis thaliana* e arroz observaram interações entre fitocromo A, fitocromo B e criptocromo na ativação dos genes da floração CO, PFT1 e FT na floração. O fitocromo A e o criptocromo ativam o gene CO (CONSTANS). Esse gene codifica uma proteína fator de transcrição que ativa o gene FT que promove a floração. O fitocromo B bloqueia a expressão do gene PFT1, que por sua vez produz proteínas que ativam a expressão de gene CO (CERDAN; CHORY, 2003; HAYAMA; COUPLAND, 2004) (Figura 9.4).

Além disso, os ritmos circadianos também atuam no controle dessas respostas, existindo genes que se expressam somente à noite e outros somente de dia. Portanto, esse assunto aqui é tratado de forma superficial e simples. Outras informações podem ser obtidas em livros-textos mais especializados e também em pesquisas bibliográficas sobre o assunto.

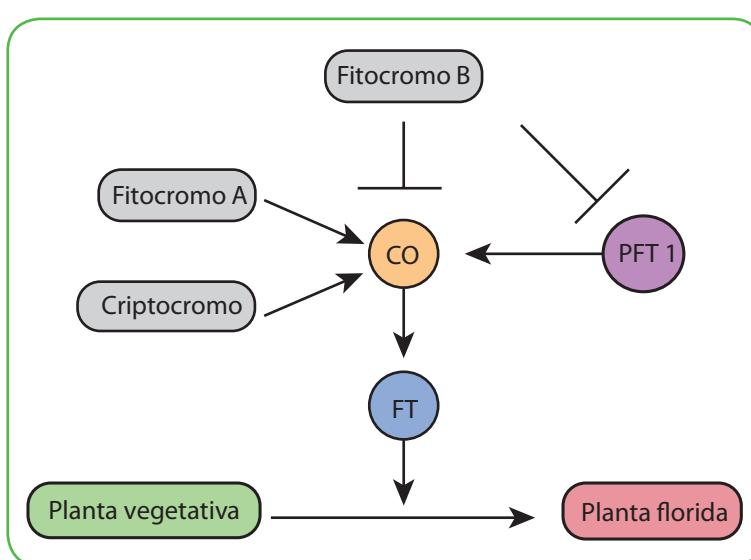


Figura 9.4 – A interação entre fitocromos A e B, criptocromos e alguns genes necessários à floração. (Adaptada de CERDAN; CHORY, 2003)

9.3 Indução da floração pela vernalização

Em muitas plantas originadas em regiões de climas temperados, a floração é induzida pelas baixas temperaturas do inverno. A percepção das baixas temperaturas é conhecida como vernalização, que, segundo propôs Lysenko em 1928, significa um comportamento correspondente à primavera (Figura 9.5).

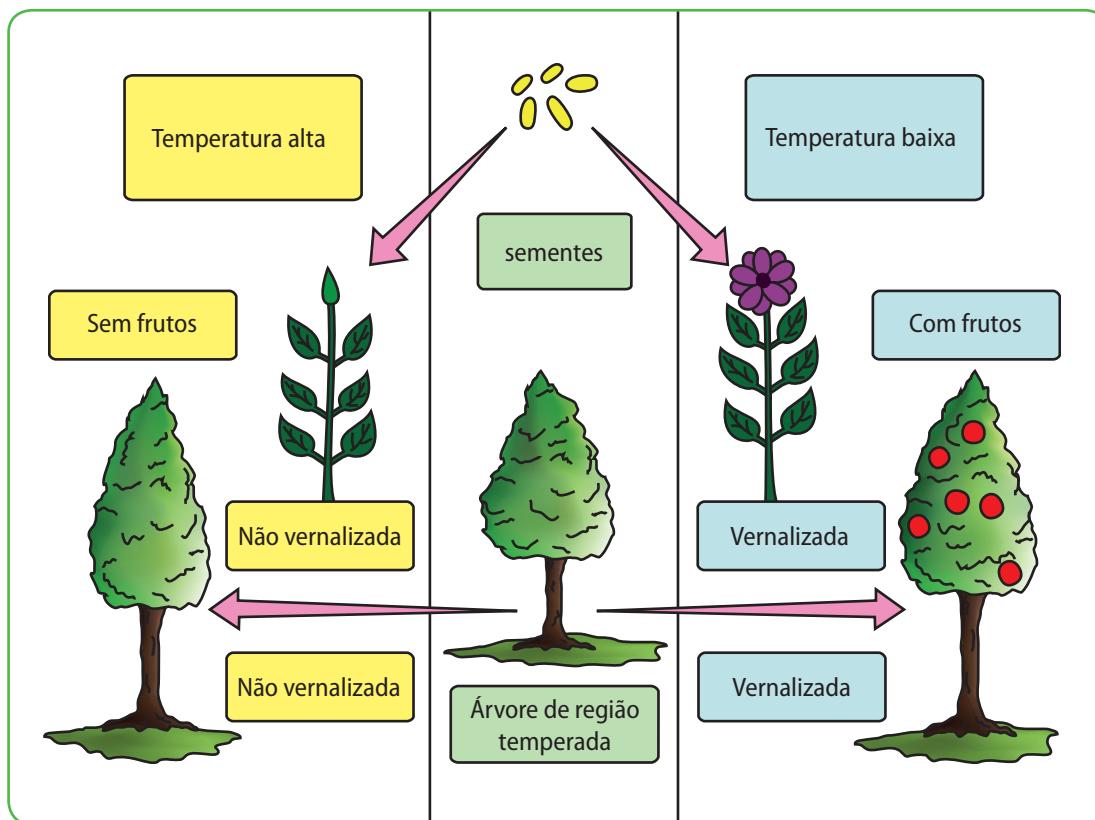


Figura 9.5 – O efeito da vernalização em plantas anuais e perenes.

A vernalização é percebida pelos meristemas apicais do eixo embrionário de sementes ou pelos meristemas apicais caulinares de plantas perenes. A ausência de vernalização causa atraso na floração de plantas em roseta, que não alongam seus caules e não desenvolvem um eixo ou escapo floral. As temperaturas eficientes para induzir a floração estão entre zero até 10°C, com temperaturas ótimas entre 1 e 7°C. Para indução de floração, a planta precisa receber várias semanas de exposição às baixas temperaturas.

A vernalização está relacionada também ao fotoperíodo específico, principalmente aos dias longos. Por exemplo, a vernalização

seguida por dias longos induz floração no início do verão em trigo de inverno e *Hyoscyamus niger*. Em outros casos, a vernalização de meristemas pode induzir floração mesmo sem a planta receber fotoperíodos indutivos.

Em geral, as plantas anuais são vernalizadas quando plântulas, enquanto as plantas bianuais são vernalizadas após a primeira estação de crescimento.

Como exemplos de espécies que precisam passar por um período de frio antes da ocorrência do florescimento, podem ser citadas: alface, beterraba, ervilha, espinafre, repolho, salsão. Acredita-se que podem ser vernalizados apenas os tecidos que possuem células em divisão.

Estudos realizados com *Arabidopsis thaliana* mostram que em plantas não vernalizadas ocorre expressão de um gene denominado de FLC (lócus C de florescimento). Esse gene retarda o florescimento, e as plantas precisam crescer vegetativamente por um tempo bem mais longo e adquirir um elevado número de folhas para florescer. Em plantas vernalizadas, o RNA mensageiro desse gene não foi observado, e as plantas florescem bem mais cedo.

9.4 Hormônios envolvidos com floração

Chailakhyan (1901-1991) propôs a existência do florígeno ou hormônio de floração que seria constituído de giberelinas e antesinas. As antesinas nunca foram isoladas e purificadas. Mas é bem conhecido o fato de que as giberelinas podem substituir a necessidade de indução fotoperiódica em algumas plantas de dias longos, cuja floração é acompanhada pelo alongamento de caule floral, em plantas que na fase vegetativa são rosetas, como alface e repolho (ver Capítulo 7). Em plantas de espinafre (*Spinacia oleracea*) foram observados aumentos de cinco vezes nos níveis de GA₁ em plantas mantidas em dias longos. O etileno comprovadamente é capaz de induzir a floração em abacaxizeiro. As citocininas aumentam a atividade mitótica, mas não induzem a floração de mostarda (*Sinapis alba*), que é uma planta de dia longo. Nas plantas de mostarda também foram verificados aumentos nos níveis de poliaminas, uma nova classe de hormônios vegetais.

Existe interação entre giberelinas e vernalização. As giberelinas aplicadas exogenamente podem substituir os tratamentos de vernalização em alface, cenoura, nabo, mostarda, rabanete e repolho e acelerar o florescimento dessas plantas.

Sem dúvida, existe uma interação entre fotoperiodismo, fitocromos, criptocromos, vernalização e a biossíntese de hormônios vegetais, que por sua vez podem estar envolvidos com a ativação ou repressão de genes envolvidos com floração (Figura 9.6).

Resumo

Uma planta para estar apta para florescer precisa passar por um período de desenvolvimento vegetativo conhecido como período juvenil, que é altamente variável. Após esse período, a planta acha-se apta a florescer desde que esteja se desenvolvendo em condições de boa disponibilidade de água, nutrição e luz para realizar a fotossíntese. Algumas plantas vão florescer sem a necessidade de estímulos ambientais. Essas plantas florescem por mecanismos autônomos. Outras só irão florescer se receberem estímulos ambientais específicos, como o fotoperíodo adequado ou a vernalização. O fotoperíodo é percebido pelo sistema de fitocromos e criptocromos, por mecanismos que ainda não são bem conhecidos. A vernalização é percebida pelos meristemas apicais de embriões de sementes ou caules. Esses mecanismos atuam por meio da repressão de genes inibidores e da indução de genes indutores da floração. Os hormônios vegetais participam da promoção da floração. As giberelinas promovem a floração em plantas fotoperiódicas de dias longos (PDL) ou de plantas que necessitam de vernalização.

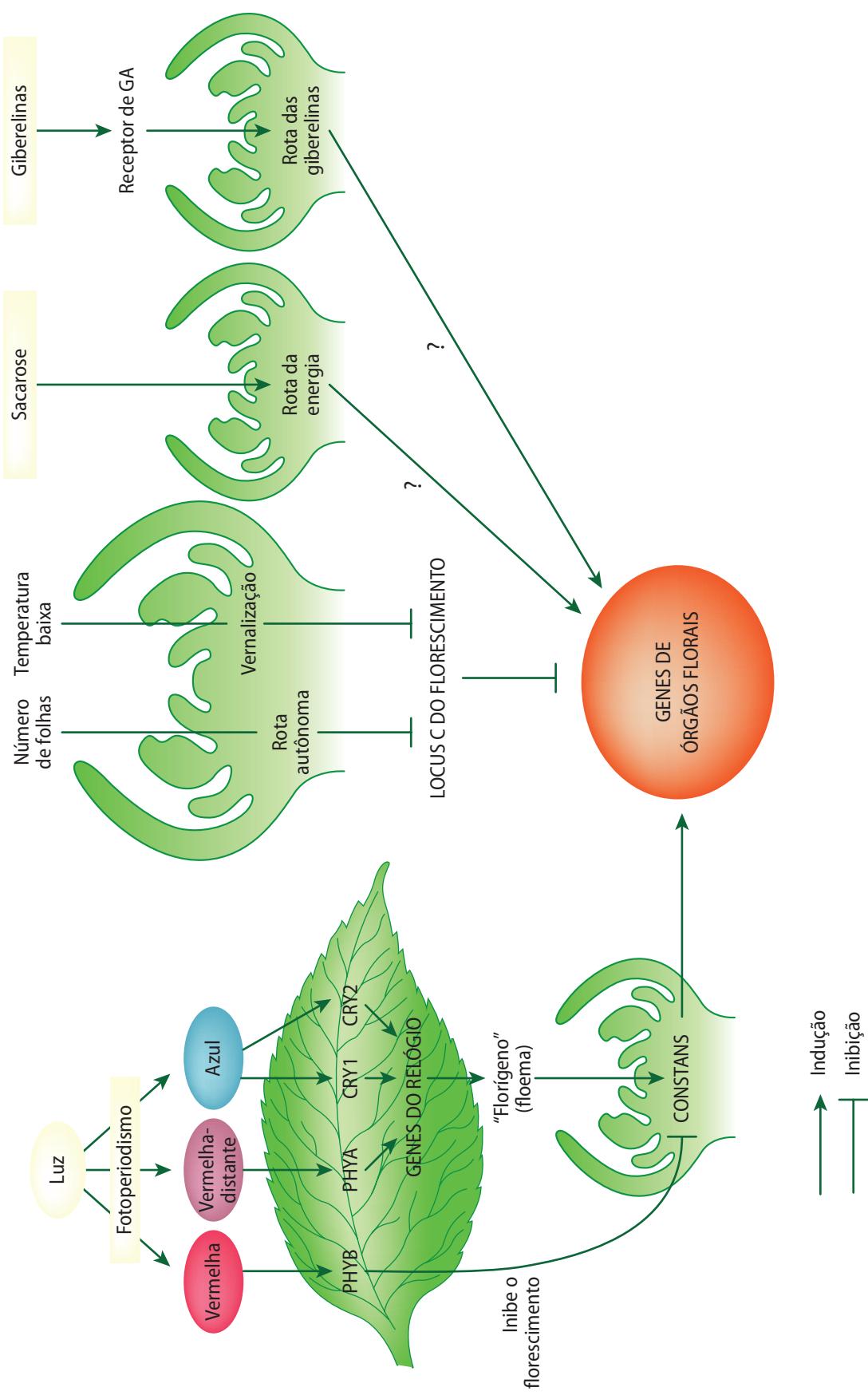


Figura 9.6 – Intereração entre luz, fitocromos, criptocromos, mecanismos autônomos, vernalização, sacarose e giberelinas na indução de genes envolvidos com a formação de órgãos florais. (Adaptada de TALZ; ZEIGER, 2008)

Referências

CERDAN, P. D.; CHORY, J. Regulation of flowering time by light quality. *Nature*, 423, p. 881-885, 2003.

HAYAMA, R.; COUPLAND, G. The molecular basis of diversity in the photoperiodic flowering responses of *Arabidopsis* and Rice. *Plant Physiology*, 135, 677-684. 2004.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

LIN, C. Photoreceptors and regulation of flowering time. *Plant Physiology*, 123, 39-50, 2000.

RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biología vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

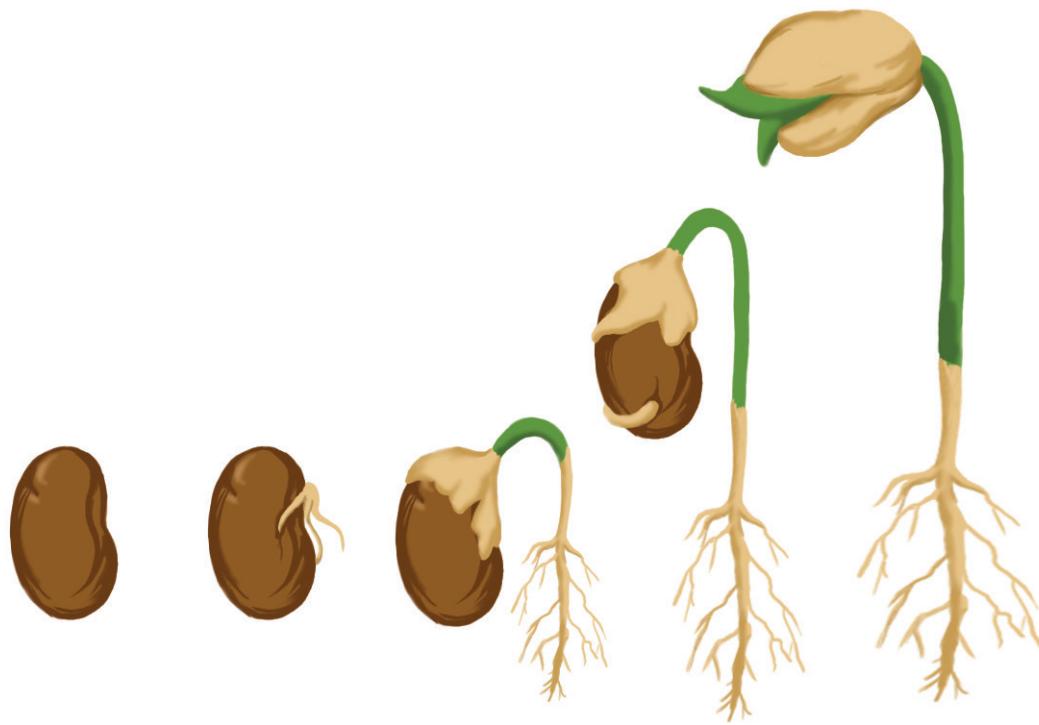
Bibliografia recomendada

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

RAVEN, P. H.; EVERET, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biología vegetal**. 7. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2007. 856 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2008. 820 p.

CAPÍTULO 10



Germinação de sementes

Neste capítulo, estudaremos a estrutura das sementes, os fatores necessários à germinação, os principais eventos metabólicos durante a germinação e os mecanismos de dormência em sementes.

10.1 Introdução

A germinação de sementes é o processo pelo qual essas unidades de dispersão, que são geralmente dispersas da planta-mãe com baixa ou nenhuma atividade metabólica, retomam seu metabolismo quando recebem as condições ideais. Durante esse processo, os embriões se desenvolvem e dão origem a uma pequena planta ou plântula. Para entendermos um pouco sobre a germinação de sementes, é importante conhecermos um pouco de sua estrutura, dos requisitos necessários à germinação e dos mecanismos de dormência e controle da germinação.

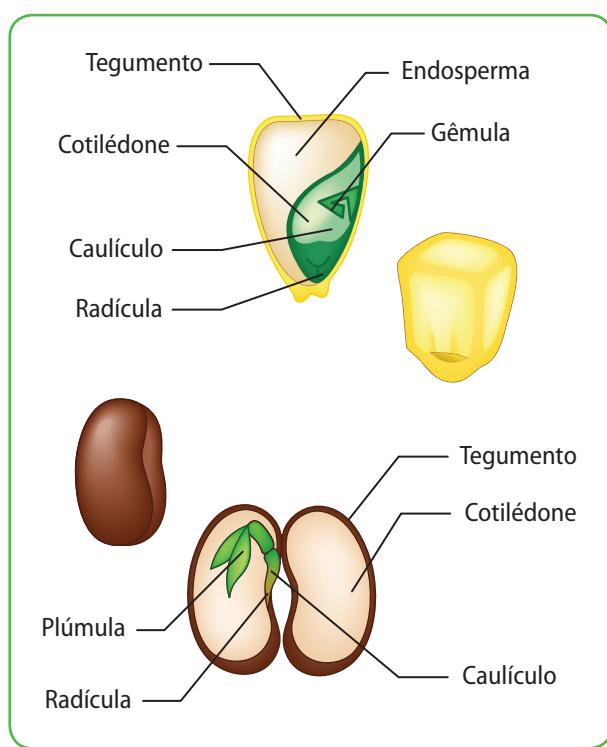


Figura 10.1 – Estrutura de sementes de dicotiledôneas e monocotiledôneas.

10.2 Formação e estrutura das sementes

As sementes são geralmente formadas por um embrião, pelo endosperma ou perisperma e pelo tegumento, testa ou casca.

O embrião é formado pela raiz embrionária, hipocótilo (ou caulículo) ligado a um ou mais cotilédones e ápice com as primeiras folhas verdadeiras (plâmulula ou gêmula). O endosperma ou perisperma é um tecido extraembrionário que pode estar presente ou ausente e possuir muitas ou poucas substâncias de reserva (Figura 10.1).

O tegumento, a testa ou a casca são sinônimos para o tecido que reveste a semente.

O ovário de uma flor é formado pela parede, tegumentos, chalaza ou calaza, funículo, micrópila e óvulos. Os óvulos ou sacos embrionários são formados por oito células: três células antípodas, dois núcleos polares, uma célula-ovo (oosfera) e duas células sinérgides. Os grãos de pólen germinados são formados pelo tubo polínico, dois núcleos espermáticos e um núcleo vegetativo (Figura 10.2).

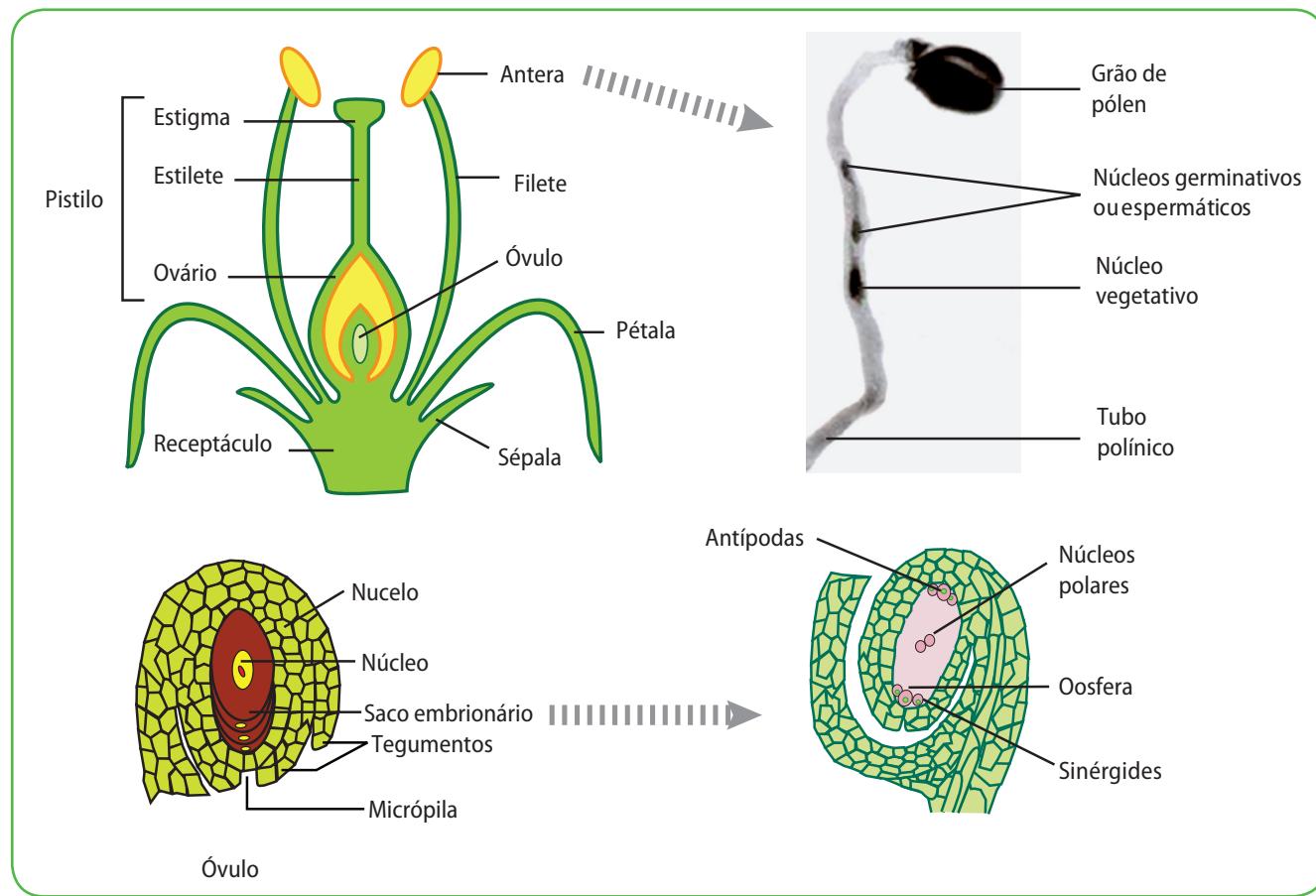


Figura 10.2 – Partes de uma flor, grão de pólen germinado, óvulo e saco embrionário.

O embrião é formado pela fertilização do óvulo com o primeiro núcleo espermático ou núcleo germinativo do tubo polínico. O endosperma é formado pela fusão de dois núcleos polares com o segundo núcleo espermático polínico. O perisperma (quando presente) é formado pelo envelope do nucelo, e a testa ou casca é formada por um ou ambos os tegumentos do óvulo.

Esse processo é chamado de dupla fecundação. O embrião será diploide ($2n$) e o endosperma, triploide ($3n$). O ácido abscísico contribui para o desenvolvimento das sementes, pois induz a síntese de proteínas de reservas em endospermas e cotilédones, como visto no Capítulo 7 (Figuras 10.3 e 10.4).

Figura 10.3 – A fecundação da oosfera e dos núcleos polares e semente de dicotiledônea em desenvolvimento.

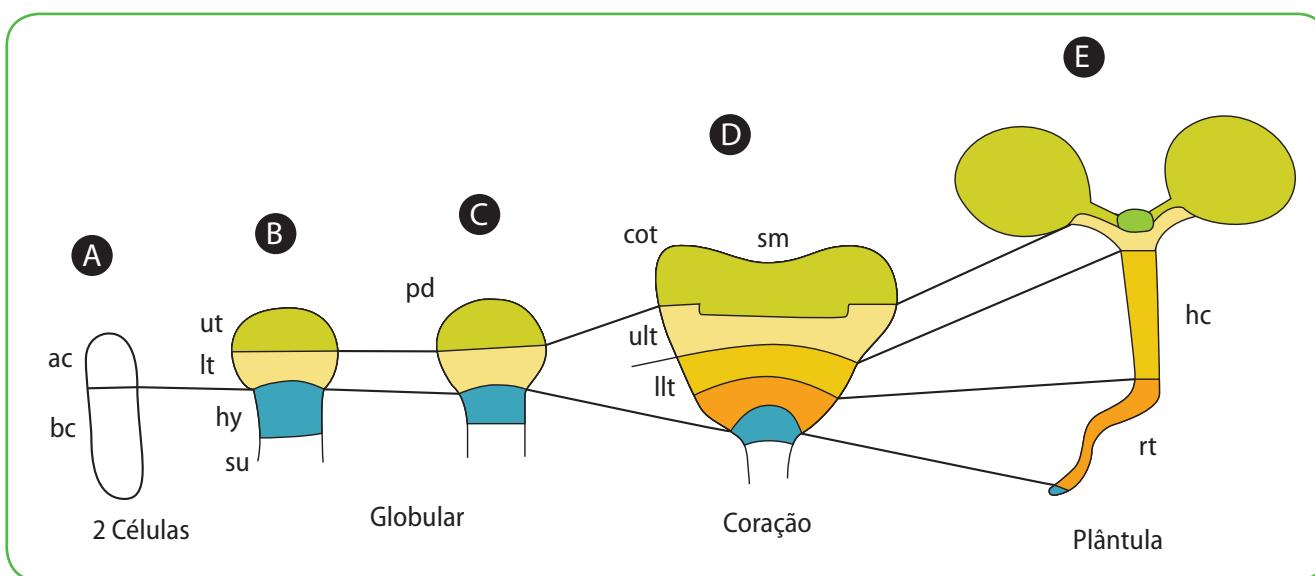
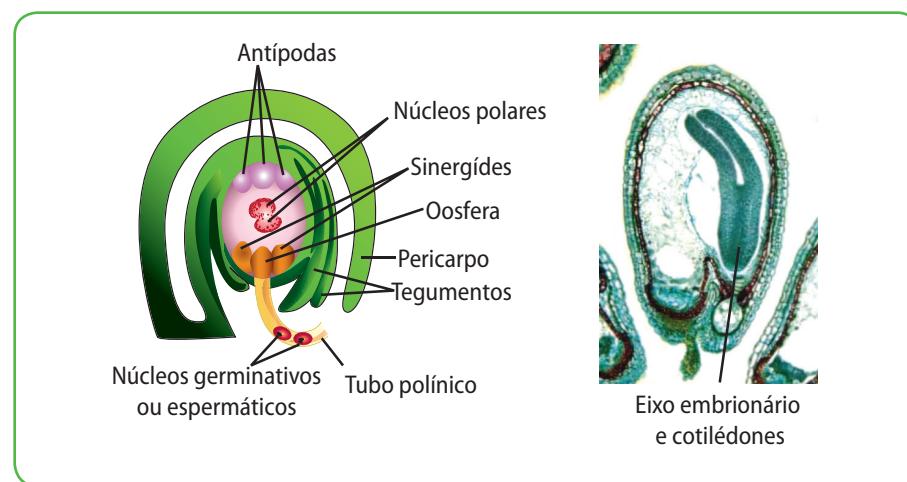


Figura 10.4 – Embriogênese de *Arabidopsis thaliana*.

A parede do ovário vai formar o fruto. Ela desenvolve-se em pericarpo, o qual é formado por três camadas: exocarpo (ou epicarpo), mesocarpo e endocarpo (Figura 10.5). Alguns frutos, como a banana (*Musa acuminata Colla*, *Musaceae*) e o abacaxi (*Ananas comosus* (L.) Merr, *Bromeliaceae*) podem formar-se sem fecundação prévia e,

portanto, nesse caso, não possuem sementes. São chamados frutos partenocápicos. O desenvolvimento da parede do ovário que origina o fruto é controlado pelas auxinas, giberelinas e citocininas produzidas pelo embrião em desenvolvimento, e a maturação do fruto é induzida pelo etileno, como vimos no Capítulo 7. Por outro lado, a presença de ácido abscísico nas sementes impede que elas germinem dentro dos frutos, processo conhecido como viviparidade. Esse processo é indesejável, tanto do ponto de vista ecológico quanto agrícola. Ecologicamente as plântulas formadas dessa maneira não sobrevivem, e do ponto de vista agrícola a produção de grãos, como o trigo, para a fabricação de farinha, é perdida.

Quanto às partes da semente que armazenam as reservas, estas podem ser endospérmicas, quando as substâncias de reserva estão principalmente no endosperma ou no perisperma, por exemplo, as sementes de mamona, ou cotiledonares, quando as substâncias de reserva estão principalmente nos cotilédones, por exemplo, o feijão.

As principais substâncias de reserva da maioria das plantas cultivadas são os carboidratos. Nas sementes, predominam amido, hemiceluloses celulares, celulose e pectinas de paredes, dissacarídeos e oligossacarídeos da série rafinose que iniciam a respiração celular e encontram-se solúveis nos citoplasmas das células do embrião. As gorduras e os óleos são também importantes fontes de substâncias de reserva, principalmente os triacilglicerois ou triglicerídios (óleos), fosfolipídios, glicolipídios e esterois.

As sementes de cereais, como milho, trigo, aveia, centeio, arroz e sorgo, constituem a primeira fonte mundial de proteínas vegetais, e as sementes de leguminosas são as segundas fontes.

A Tabela 10.1 mostra a distribuição das substâncias de reserva em cariopsis de milho. A Tabela 10.2 apresenta os percentuais de substâncias de reserva para algumas importantes sementes utilizadas como alimentos ou para a produção de óleos alimentícios.



Figura 10.5 – O abacate (*Persea americana* Mill, Lauraceae) é um exemplo de fruto tipo baga que apresenta apenas uma semente.

Tabela 10.1 – Distribuição das substâncias de reserva do milho (%)

Reservas	Grão inteiro	Endosperma e camada de aleurona	Embrião e escutelo
Amido	74	88	9
Óleos	4	<1	31
Proteínas	8	7	19

Tabela 10.2 – Composição de proteínas, óleos e carboidratos em algumas espécies cultivadas – Composição média (%)

		Proteínas	Óleos	Carboidratos	Órgão de reserva
Cereais	Centeio	12	3	76	Endosperma
	Milho	10	5	80	Endosperma
	Aveia	13	8	66	Endosperma
	Cevada	12	2	76	Endosperma
	Trigo	12	2	75	
Leguminosas	Fava	23	1	56	Cotilédone
	Ervilha	25	6	52	Cotilédone
	Amendoim	31	48	12	Cotilédone
	Soja	37	17	26	Cotilédone
Outras	Canola (<i>Brassica napus</i>)	21	48	19	Cotilédone

10.3 Fatores necessários à germinação

Quanto à posição dos cotilédones logo após a emergência das plântulas, a germinação pode ser classificada como: epígea, quando os cotilédones emergem do solo, por exemplo, feijão; hipógea, quando os cotilédones permanecem subterrâneos, por exemplo, milho (Figura 10.6).

Os três fatores indispensáveis para a germinação das sementes são: **água, oxigênio e temperaturas amenas (25°C)**.

Quando a germinação inicia?

A germinação inicia com a absorção de água pelas sementes, processo conhecido como embebição. Finaliza com o início do alongamento do eixo embrionário, geralmente radícula.

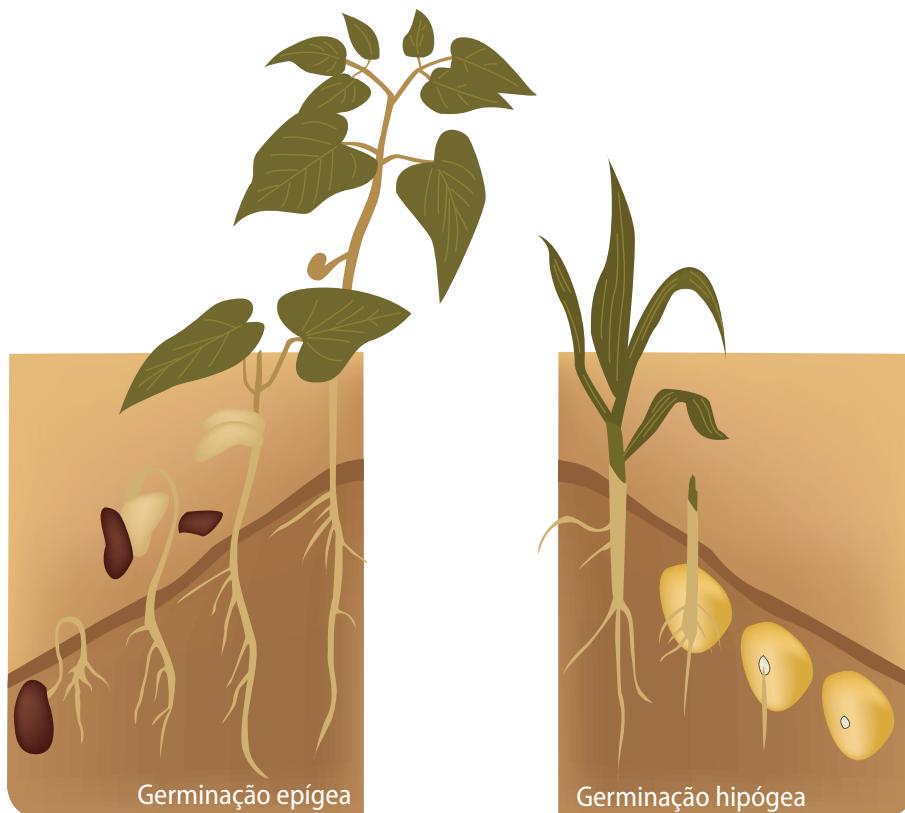


Figura 10.6 – Germinação epígea (feijão) e hipógea (milho).

Uma semente viva, que não está em processo germinativo, é chamada de quiescente, está em repouso e sua atividade metabólica é muito baixa.

Sementes que são dispersas apresentando um baixo teor de água (de 5 a 15%) são chamadas de sementes ortodoxas. Exemplos: milho, feijão e a maioria das espécies cultivadas.

Por outro lado, a grande maioria das sementes das florestas tropicais é dispersa, apresentando um elevado teor de água e um metabolismo ativo. Essas sementes são chamadas de sementes recalcitrantes. Exemplos: *Cocos nucifera* (coco), *Theobroma cacao* (cacau), *Rhizophora mangle*, *Coffea arábica* (café), *Hevea brasiliensis* (seringueira).

Sementes viáveis quando não germinam em condições favoráveis (água, O₂ e temperaturas apropriadas) estão dormentes.

Germinabilidade é o termo utilizado para expressar a germinação de sementes, que geralmente é expressa em porcentagem, que deve ser determinada a intervalos regulares de tempo ou diariamente.

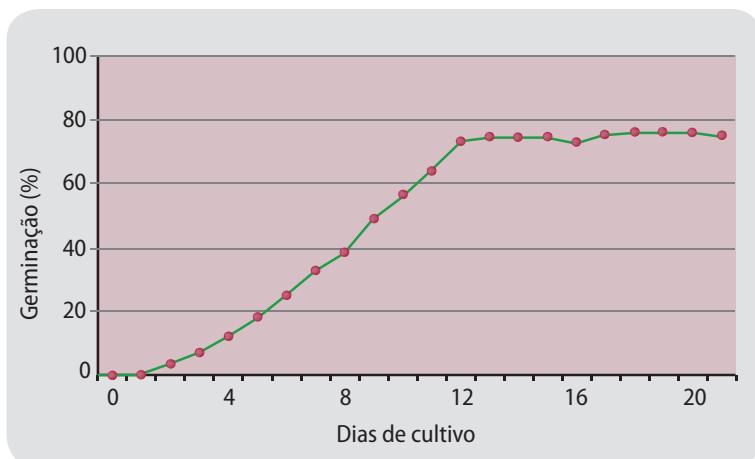


Figura 10.7 – Modelo de curva de germinação.

Se a semente germinar em poucos dias, a contagem de germinação deve ser feita diariamente, mas se a germinação for demorada, podem ser feitas contagens em intervalos regulares, por exemplo, a cada dois dias, uma vez por semana ou outro intervalo. Os resultados devem ser transformados em porcentagens e podem ser expressos na forma de curvas de germinação, que geralmente são sigmoides (em forma de S) (Figura 10.7).

10.4 Eventos metabólicos durante a germinação

A germinação inclui uma série de eventos, geralmente a hidratação de proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos, alterações de estruturas celulares, ativação de respiração, síntese de macromoléculas e alongamento celular.

A hidrólise de substâncias de reservas na plântula é considerada como um processo pós-germinativo, ou seja, um processo que ocorre na plântula que já emergiu.

A absorção de água pelas sementes é a etapa inicial da germinação. O oxigênio necessário ao metabolismo é absorvido, juntamente com a água, na qual se acha diluído. As sementes ortodoxas absorvem um volume de água equivalente a duas ou três vezes o seu peso seco. As curvas de absorção de água e de oxigênio são trifásicas, e a absorção da água depende do potencial hídrico da semente: $\psi = \psi\pi + \psi p + \psi m$, onde ψ é o potencial hídrico da semente; $\psi\pi$ é o potencial de soluto, gerado pelas micromoléculas e sais solúveis; ψp é o potencial de pressão, pressão de turgor, ou pressão de turgescência, gerada pela pressão da água presente nas sementes; ψm é o potencial matricial, gerado pelas macromoléculas, como carboidratos, proteínas e ácidos nucleicos, que estão extremamente desidratadas nas sementes quiescentes.

Na fase I, o ψ_m é muito negativo, e o ψ da semente ortodoxa está ao redor de -100 MPa. Nessa fase, a embebição é consequência das forças matriciais geradas pelas macromoléculas que estão extremamente desidratadas. A absorção da água independe de a semente ser viável ou não, dormente ou não, caso não haja restrição à entrada de água pelo tegumento da semente.

Na fase II ou **lag phase**, a embebição das sementes está concluída, e o ψ das sementes não excede -1 a $-1,5$ MPa. Nessa fase, eventos metabólicos preparam a emergência da radícula de sementes não dormentes ou dormentes; se a semente for novamente desidratada, não perderá a viabilidade.

A fase III ocorre somente em sementes não dormentes e vivas, pois depende do metabolismo ativo. Ocorre alongamento de radícula pelo aumento da absorção de água devido à diminuição de ψ_{os} das células da radícula. Isso acontece, pois começa a ocorrer hidrólise de substâncias de reserva, gerando micromoléculas solúveis, que atraem água por osmose. Esse evento é considerado como pós-germinativo. Nessa fase, se as sementes forem desidratadas perderão a viabilidade.

A Figura 10.8 mostra os principais eventos do metabolismo que ocorrem durante as três fases da embebição das sementes.

As temperaturas ótimas para a germinação estão entre 20 e 30°C , pois são ideais para a ativação de enzimas hidrolíticas de reservas e enzimas do metabolismo celular (Tabela 10.3). As temperaturas ótimas são aquelas que permitem as maiores porcentagens de germinação, no menor intervalo de tempo. Entretanto, sementes podem germinar em temperaturas abaixo ou acima das ótimas, porém a germinação será mais lenta.

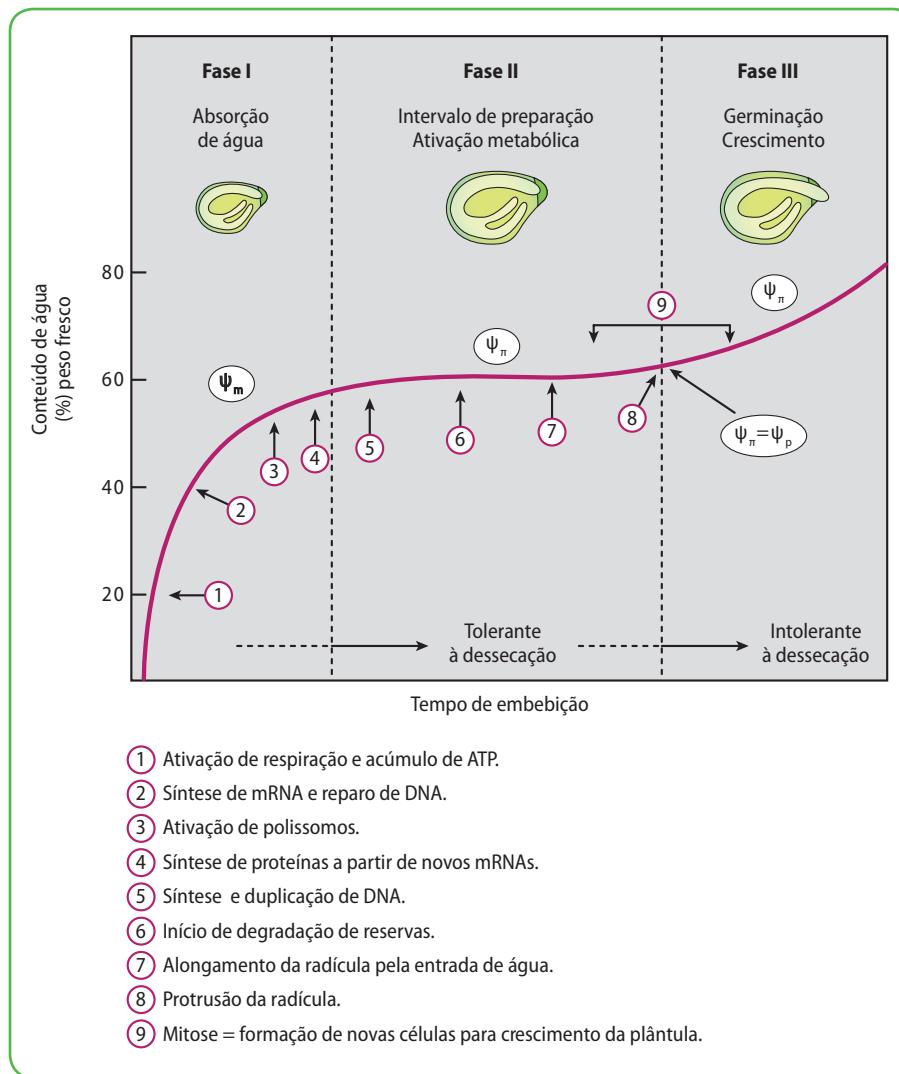


Figura 10.8 – Curva de absorção de água e oxigênio e principais eventos celulares durante a imersão.

Tabela 10.3 – Temperaturas máximas e mínimas para a germinação de alguns cultivares e variedades das espécies

Espécie	Família	Nome vulgar	Temperatura °C	
			Mínima	Máxima
<i>Allium porrum</i> L.	Liliaceae	Alho-poró	7	23
<i>Apium graveolus</i> (cv. Golden)	Umbelliferae	Salsão	10	15
<i>Brassica oleracea</i> L.	Cruciferae	Repolho	4	42
<i>Dolichos biflorus</i> L.	Fabaceae	Feijão-fradinho	6	42
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.	Caryophyllaceae	Gypsophila	2	40
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	Caryophyllaceae		9	35
<i>Lycopersicon esculentum</i> L.	Solanaceae	Tomate	12	36
<i>Silene gallica</i> L.	Caryophyllaceae	Silene	2	32

10.5 Dormência e controle da germinação

A dormência de sementes é um bloqueio da germinação produzido pela própria semente. Esse bloqueio é benéfico, pois permite que sementes germinem em épocas e locais apropriados. As sementes dormentes necessitam de tratamentos especiais indutores da germinação, como luz, temperaturas alternadas ou temperaturas baixas, escarificações e lixiviações.

As dormências podem ser divididas em: dormência imposta pelos tecidos extraembrionários ou exógena; dormência do embrião ou endógena.

10.5.1 Dormência imposta pelos tecidos extraembrionários ou exógena

A dormência exógena é caracterizada por um bloqueio da germinação imposto pelo endosperma, pericarpo e órgãos extraflorais que funcionam como barreira física, mecânica ou química, impedindo a emergência do embrião (Figura 10.9).

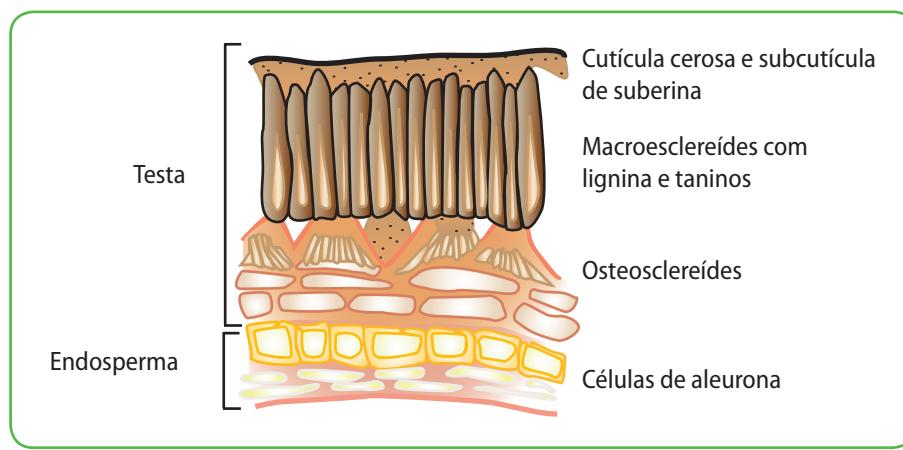


Figura 10.9 – Esquema de corte de testa de semente com dormência exógena.

Nessa categoria de dormência, embriões isolados conseguem germinar em meios de cultura.

Esse tipo de dormência gera:

- Dificuldade na absorção de água, pois os tegumentos são extremamente duros e impermeáveis.

- b) Resistência mecânica, que se caracteriza pelos endospermas serem rígidos e dificultarem a perfuração dos tegumentos pela radícula.
- c) Dificuldade em absorver oxigênio, pelos mesmos motivos.
- d) Dificuldade na liberação de inibidores de germinação presentes nos tegumentos, que impedem a germinação da semente.



Figura 10.10 – À esquerda, semente de garapuva escarificada mecanicamente com lixa grossa após uma semana de semeadura; à direita, semente intacta. (Fotografia feita no Laboratório de Fisiologia Vegetal do Departamento de Botânica da UFSC).

No ambiente, essa dormência pode ser quebrada ou eliminada pelas alternâncias de temperatura entre dia e noite, pela infestação das sementes pelos microrganismos do solo, pela abrasão das sementes pelas partículas do solo, pelas altas temperaturas (queimadas) que podem chamascar e perfurar as testas duras, pela lixiviação durante chuvas prolongadas, que pode eliminar inibidores presentes nas testas, e também pela passagem pelo trato digestivo de animais, como aves, mamíferos e alguns répteis.

Em laboratório, as sementes podem ser escarificadas: quimicamente, pela imersão em ácido sulfúrico concentrado (H_2SO_4); mecanicamente, pela abrasão da testa das sementes em lixa grossa; ou termicamente, pela imersão rápida em água fervente e imediatamente em água fria ou pela alternância entre temperaturas. (Figura 10.10).

10.5.2 Dormência do embrião ou endógena

No caso das sementes que possuem dormência endógena, algumas não possuem o embrião completamente desenvolvido durante sua dispersão, podendo apresentar o embrião no estádio globular ou um pouco mais desenvolvido (ver Figura 10.4).

Um outro tipo de dormência endógena é a presença de inibidores de germinação nos cotilédones, sendo o ABA (ácido abscísico) o mais comum em sementes. Essas sementes dormentes teriam incapacidade de transcrever genes necessários à germinação devido à repressão de certos mRNA.

Nas sementes que apresentam a dormência endógena, alguns fatores ambientais podem eliminá-la, como um período em que a semente deve permanecer em repouso num ambiente seco, relativamente quente e bem oxigenado, durante o qual ela completa sua

maturação. Esse tratamento é conhecido como **pós-maturação**. As sementes, que geralmente apresentam entre 18 a 20% de umidade, secam lentamente e perdem a dormência após poucos dias, semanas ou muitos meses (Tabela 10.4).

Algumas espécies originadas de regiões de climas temperados necessitam passar um período em que devem estar hidratadas, geralmente cobertas por pequena camada de solo ou estrato e mantidas em baixas temperaturas (1-10°C), durante algumas semanas. Esse tratamento é conhecido como **estratificação**. Durante esse tratamento, a semente desenvolve a capacidade para sintetizar gibberelinas, como já foi observado para as sementes de avelã, que devem permanecer por 42 dias a 5°C e posteriormente em temperatura acima de 20°C (Tabela 10.5).

Outras espécies necessitam perceber as temperaturas alternantes no campo. Durante o dia, as temperaturas podem ser bastante altas e durante a noite, bem mais baixas. Essa oscilação causa alterações no metabolismo das sementes, ainda não muito bem compreendidas, mas que levam à germinação.

Existem sementes que necessitam de luz ou de escuro para germinar. Essas sementes exibem **fotoblastismo**. A germinação dessas sementes é controlada pela luz, que é absorvida pelos fitocromos (ver Capítulo 8).

As que necessitam de luz são chamadas de sementes fotoblásticas positivas. Esse mecanismo é comum em sementes de pequeno porte que possuem um pequeno acúmulo de substâncias de reserva. As plântulas necessitam iniciar os processos de fotossíntese rapidamente após a emergência dos cotilédones, pois possuem poucas substâncias de reserva e, portanto, as sementes não podem germinar cobertas pelo solo, pois as plântulas morreriam rapidamente. Como exemplo, temos espécies do gênero *Miconia* (Melastomataceae) e muitas espécies consideradas como ervas daninhas: *Bidens pilosa* L. (Asteraceae), conhecida como picão-preto; *Stevia rebaudiana* Bert. (Asteraceae), planta da qual se extraí o esteviosídeo; diversas espécies de *Phyllanthus* (Euphorbiaceae), conhecidas como quebra-pedra.

Outras espécies necessitam de escuro ou pouca luz e são conhecidas como sementes fotoblásticas negativas. Como exemplo, temos as sementes de maxixe (*Cucumis anguria* L.), uma cucurbitácea utilizada na alimentação.

Outras sementes podem ter sua dormência eliminada pela lavagem em água corrente, que remove **inibidores químicos** de cotilédones. O inibidor de germinação mais comum é o ácido abscísico (ABA), e os promotores de germinação mais comuns são as giberelinas (GAs), as citocininas e o etileno.

Tabela 10.4 – Efeito da temperatura na pós-maturação de sementes de arroz (*Oriza sativa* L., Poaceae)

Temperatura (°C)	Tempo para perder 50% da dormência (dias)
27	50
32	30
37	15
42	8
47	5

Tabela 10.5 – Aumento da capacidade de sintetizar giberelinas após tratamento de estratificação de sementes de avelã (*Corylus avellana* L., Betulaceae)

Tratamento	Conteúdo de GA (nmol/semente)	
	GA1	GA9
Controle	1,02	< 0,01
42 dias em 5°C	0,12	<0,01
42 dias em 5°C e 8 dias em 20°C	4,92	3,06

Resumo

As sementes são geralmente formadas por um embrião, pelo endosperma ou perisperma e pelo tegumento, testa ou casca. Para que uma semente germe, são necessários água, oxigênio e temperaturas amenas. Esses requisitos são necessários para ativar o metabolismo

celular dos embriões das sementes e iniciar a hidrólise das substâncias de reserva. Uma semente é chamada de quiescente quando é dispersa da planta-mãe e está apta para germinar se receber água, oxigênio e temperaturas adequadas. Uma semente que ao ser dispersa da planta-mãe recebe esses tratamentos, mas não consegue germinar deve estar dormente. As sementes podem apresentar dormência exógena ou dormência endógena. As dormências podem ser quebradas ou sobrepujadas por tratamentos, como a escarificação (dormência exógena) e a pós-maturação (dormência endógena).

Referências

BASKIN, C. C.; BASKIN, J. M. **Seeds**: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination. San Diego: Academic Press, 1998. 666 p.

BEWLEY, J. D. Seed germination and dormancy. **The Plant Cell**, v. 9, 1997, p. 1055-1066.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M. **Seeds**: physiology of development and germination. Plenum Press, 1994. 445 p.

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323p.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.

Bibliografia recomendada

FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. **Germinação**: do básico ao aplicado. Porto Alegre: Artmed, 2004. 323p.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004. 452 p.