

## Fisiologia Vegetal – Definições e Conceitos





*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

# **Documentos**356

## **Fisiologia Vegetal – Definições e Conceitos**

Luis Pedro Barrueto Cid  
João Batista Teixeira

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia**

Endereço: Parque Estação Biológica – PqEB – Av. W5 Norte

Caixa Postal 02372

70770-917 Brasília, DF

Fone: (61) 3448-4700

Fax: (61) 3340-3624

www.embrapa.br/fale-conosco/sac

www.embrapa.br

**Comitê Local de Publicações**

Presidente: *Marília Lobo Burle*

Secretária-Executiva: *Ana Flávia do Nascimento Dias Côrtes*

Membros: *Antonieta Nassif Salomão*

*Diva Maria Alencar Dusi*

*Francisco Guilherme V. Schmith*

*João Batista Teixeira*

*João Batista Tavares da Silva*

*Maria Cléria Valadares Inglis*

*Tânia da Silveira Agostini Costa*

Suplente: *Bianca Damiani Marques Silva*

Revisão de texto: *José Cesamildo Cruz Magalhães*

Normalização bibliográfica: *Ana Flávia do Nascimento Dias Côrtes*

Editoração eletrônica e tratamento de imagens: *Cíntia Pereira da Silva*

Foto da capa: *Luis Pedro Barrueto Cid*

**1ª edição (online)**

**Todos os direitos reservados.**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

As opiniões nesta publicação são de exclusiva e de inteira responsabilidade dos autores, não exprimindo, necessariamente, o ponto de vista da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa), vinculada ao Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento.

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

---

Cid, Luis Pedro Barrueto

Fisiologia vegetal: definições e conceitos / Luis Pedro Barrueto Cid e João Batista Teixeira  
— Brasília, DF : Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2017. 65 p. 21 cm x 29,7 cm -  
(Documentos / Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 356).

1. Fisiologia vegetal. 2. Cultura de tecidos. I. Cid, Luis Pedro Barrueto. II. Teixeira, João Batista. III. Título. IV. Série.

580 – CDD 21

© Embrapa 2017

# **Autores**

**Luis Pedro Barrueto Cid**

Biólogo, doutor em Ciências, pesquisador aposentado da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF.

**João Batista Teixeira**

Engenheiro-agrônomo, doutor em Biologia Vegetal, pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, DF.



# Apresentação

Este Documento é um esforço para fornecer ampla e atualizada visão aos estudantes dos diversos cursos técnicos e de graduação que tratam da área botânica do que seja esta disciplina em um mundo pautado por complexos cenários: inclusão eletrônica, economia do conhecimento, economia verde, transformação digital, etc.

O texto abrange sete tópicos de forma concatenada, concisa e direta que descrevem estruturas e processos internos fundamentais pelos quais as plantas vivem e crescem nos diversos ecossistemas do planeta, como consequência da evolução, seleção natural ou deriva genética.

Os temas foram selecionados de tal forma a constituir uma plataforma suficientemente didática e conceitual para entender o funcionamento das plantas como um todo, por isso a temática consiste de: a célula vegetal; relação água-planta; nutrição mineral; respiração celular; fotossíntese; transporte vascular; crescimento e desenvolvimento.

Por se tratar de uma publicação eletrônica, é fácil e rápido deslocar-se pelos diversos tópicos do documento, usando as ferramentas de navegação e busca textual. Essa facilidade permitirá múltiplas leituras e diferentes enfoques nos temas e assuntos abordados, o que, de certo modo, a transforma em múltiplas obras, com a possibilidade de diversas abordagens e sequências de leitura.

Espera-se que os estudantes encontrem uma expedita fonte de apoio e consulta em relação ao entendimento e ao esclarecimento de possíveis dúvidas no decorrer do aprendizado de várias disciplinas no ensino técnico ou na cátedra universitária.

*José Manuel Cabral de Sousa Dias*  
Chefe-geral  
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia



# Sumário

<b>Fisiologia Vegetal - Definições e Conceitos .....</b>	<b>13</b>
<b>Introdução .....</b>	<b>13</b>
<b>A Célula Vegetal .....</b>	<b>13</b>
Célula .....	14
Parede celular .....	15
Celulose .....	15
Hemicelulose .....	15
Pectina .....	15
Lignina .....	15
Arabinogalactanoproteínas – AGP .....	16
Membrana celular .....	16
Fosfolípidios .....	16
Aparelho de Golgi .....	16
Retículo endoplasmático .....	17
Vacúolo.....	17
Cloroplasto .....	17
Mitocôndria .....	17
Plastídeos .....	17
Peroxisomas .....	18
Oleossomas ou corpos graxos .....	18
Glioxissomos .....	18
Microtúbulos .....	18
Microfilamento .....	18
Fragmoplastos .....	18
Citoplasma.....	18
Núcleo .....	19
Poliploides .....	19
Ciclo celular .....	19
Plasmodesmo .....	20
Proteína Kinase – PK .....	20
Proteína Fosfatase .....	20
Proteossoma .....	20
Apoptose .....	20
Protoplasma .....	20
pH .....	21
<b>Relação Água-Planta .....</b>	<b>21</b>
Plasmólise .....	22
Turgescência .....	22
Calor de vaporização .....	22
Pontes de hidrogênio .....	22
Calor específico .....	22
Pascal (Pa).....	22
Osmose .....	22

Potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) .....	22
Lei de Fick .....	23
Capacidade de campo (CC) .....	23
Ponto de murcha permanente (PMP) .....	23
Energia livre ( $\Delta G^0$ ) .....	23
Energia livre padrão ( $\Delta G^0$ ) .....	23
Banda de Caspary .....	24
Periciclo .....	24
Gutação.....	24
Água .....	24
Ponto iônico da água (kw) .....	24
<b>Nutrição Mineral .....</b>	<b>25</b>
Solo .....	25
Rizosfera .....	26
Elementos essenciais .....	26
Mobilidade dos elementos químicos .....	26
Macroelementos .....	26
Microelementos .....	26
Diagnóstico nutricional .....	26
Equação de Michaelis-Menten .....	26
Transportadores .....	26
Clorose .....	27
Hidroponia .....	27
Concentração crítica .....	27
Necrose .....	27
Simplasto .....	27
Apoplasto .....	27
H <sup>+</sup> -ATPase .....	28
Argila .....	28
Micorrizas .....	28
Nitrito redutase .....	28
Nitrito redutase .....	29
Glutamato sintetase .....	29
Fixação biológica de nitrogênio .....	29
Nitrogenase .....	29
Hidrogenase .....	30
Nódulos radiculares .....	30
Mineralização do nitrogênio .....	30
Nitrificação .....	30
Denitrificação .....	30
<b>Respiração Celular .....</b>	<b>31</b>
Respiração .....	31
Glicólise .....	32
Ciclo de Krebs .....	32
Cadeia de transporte de elétrons e fosforilação oxidativa .....	32
Respiração anaeróbica ou fermentação .....	32
Rendimento energético da respiração aeróbica .....	32
Inibidores da respiração .....	33
Metabólitos secundários .....	33
Compostos fenólicos .....	33
Alcaloides .....	34
Terpenos .....	34
<b>Fotossíntese .....</b>	<b>34</b>
Sol .....	35
Energia solar .....	35
Fotossíntese .....	35
Luz .....	36
Fóton .....	36

Irradiância .....	36
Fluorescência .....	36
Antena .....	37
Clorofila .....	37
Carotenoides .....	37
Esquema Z .....	38
Estômato .....	38
Ciclo de Calvin .....	38
Fotorrespiração .....	39
Plantas C3 .....	39
Plantas C4 .....	39
Plantas CAM .....	39
Ponto de compensação luminoso .....	40
Índice de área foliar .....	40
<b>Transporte Vascular .....</b>	<b>40</b>
Xilema .....	41
Anéis concêntricos .....	41
Traqueídes .....	41
Elementos de vaso .....	42
Fibras .....	42
Transpiração .....	42
Bomba de Scholander .....	42
Floema .....	42
Tubos crivosos .....	43
Células companheiras .....	43
Modelo de Ernst Munch .....	43
Transporte polar .....	43
<b>Crescimento e Desenvolvimento .....</b>	<b>43</b>
Crescimento .....	44
Desenvolvimento .....	44
Curva de crescimento .....	45
Cultura de células em meio líquido .....	45
Taxa assimilatória líquida – TAL .....	45
Polinização .....	46
Plantas autógamas e alógamas .....	46
Protandria/Protoginia .....	46
Fruto .....	46
Frutos partenocárpicos .....	47
Climatério .....	47
Semente .....	47
Apomixia .....	47
Germinação .....	48
Germinação epígea e hipógea .....	48
Ponto de maturação fisiológica das sementes .....	48
Sementes recalcitrantes e ortodoxas .....	48
Umidade das sementes .....	49
Teste de tetrazólio .....	49
Dormência das sementes .....	49
Estratificação .....	50
Dormência induzida .....	50
Dormência de caules de reserva .....	50
Fotoperiodismo .....	50
Fitocromo .....	51
Vernalização .....	51
Hormônios vegetais .....	51
Bioensaios .....	51
Genoma .....	52
Auxina – AIA .....	52
Citocininas – aspecto histórico .....	52
Citocininas – função .....	53

Giberelinas (GAs) – aspecto histórico .....	53
Giberelinas – síntese e função .....	53
Ácido abscísico (AAb) – aspecto histórico .....	54
Ácido abscísico (AAb) – síntese e função .....	54
Etileno – aspecto histórico .....	55
Etileno – síntese e função .....	55
Poliaminas – PAs .....	56
Brassinosteroides – BRs .....	56
Ácido jasmônico – AJ .....	56
Ácido salicílico – AS .....	57
Dominância apical .....	57
Metilação .....	58
Estresse .....	58
Radicais livres .....	58
Cultura de tecidos in vitro de plantas .....	59
<b>Índice Remissivo .....</b>	<b>60</b>
<b>Referências .....</b>	<b>63</b>

# Fisiologia Vegetal – Definições e Conceitos

---

*Luis Pedro Barrueto Cid  
João Batista Teixeira*

## Introdução

Através do presente livro, fica claro que as plantas verdes são muito mais que figuras paisagísticas ou ornamentais, pois elas respiram, realizam fotossíntese, crescem, produzem sementes e frutos, ou seja, apresentam uma intensa vida metabólica e silenciosa.

Os alunos da área da botânica, em especial da fisiologia de plantas, bem como biólogos, agrônomos e engenheiros florestais, aos quais esta obra é dirigida, terão a oportunidade de apreciar e entender os conceitos pertinentes a esta disciplina, apresentados de forma clara, precisa e didática.

Ajudará para isso, a formatação simples e seu custo reduzido em relação a outros textos análogos, normalmente importados e com pouca disponibilidade nas bibliotecas universitárias em relação à demanda estudantil.

Assim, o conhecimento científico do funcionamento das plantas ficará mais acessível para este público alvo, espalhado nas centenas de universidades por este país adentro, o que é fundamental para a boa formação acadêmica dos egressos neste campo, já que esta é uma condição básica em qualquer área do conhecimento.

Outrossim, a divulgação deste livro, pelo seu potencial técnico/pedagógico, na compreensão do mundo intracelular das plantas, será de grande apoio na compreensão desta ciência chamada Fisiologia Vegetal, que dá suporte às ciências agrônômicas e florestais.

Finalmente, não poderíamos deixar de agradecer a excelente acolhida, entusiasmo e apoio institucional da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia na publicação desta obra.

## A Célula Vegetal

Dentro do contexto da Fisiologia Vegetal, a célula é a estrutura fundamental onde se assentam todas as funções da planta: genéticas, bioquímicas e fisiológicas, constituindo uma unidade concatenada e imbricada de funções em todo o reino vegetal.

Esta unidade, a célula, começou desde que a vida surgiu na Terra e a evolução separou os procariontes dos eucariontes a partir da mistura da sopa primordial que eram os oceanos primitivos na infância de nosso planeta.



**Figura 1.** Célula vegetal de eucalipto oriunda de calo foliar cultivado à luz e sob condições in vitro. Observa-se um vacúolo proeminente preenchido com antocianina, o qual comprime o citoplasma contra a parede celular.

Na planta, encontra-se uma variedade de formas e funções de células, desde a raiz até as flores, que produzem diversos metabólitos, desde moléculas simples, como o óxido nítrico e o etileno, até moléculas mais complexas e díspares, como, por exemplo, celulose, lignina e fosfolípidios.

Por isso, este documento começa pela célula vegetal que, por um lado, é o verdadeiro crisol onde se forjam todas essas moléculas e milhares de outras mais; por outro lado, é o tijolo fundamental desse andaime estrutural que vai desde um fino e delicado musgo da mata atlântica até uma colossal e robusta árvore da selva amazônica.

No presente tópico, foram incluídos 32 verbetes providos de seus respectivos conceitos, que, na opinião dos autores, é suficiente para um estudante de graduação entender essa unidade anátomo-fisiológica que é a célula.

Esta palavra foi descrita pela primeira vez pelo polêmico e erudito cientista inglês Robert Hooke, em 1695, em seu livro *Micrographiae*. Curiosamente, esta descoberta esteve relacionada com uma célula vegetal e, a partir de então, os biólogos não deixaram de esquadrihá-la.

## Célula

Unidade anatômica e fisiológica de todos os seres vivos. Nos eucariontes, suas partes fundamentais são membrana celular, citoplasma e núcleo, mas nas plantas há que se agregar a parede celular. Os procariontes, como bactérias e micoplasmas, são considerados células por possuírem estas quatro estruturas, entretanto não possuem núcleo compartimentalizado, mas possuem um genoma ativo que está disperso no citoplasma. Os vírus não são células justamente por não apresentarem estas estruturas, no sentido clássico da palavra. Por outro lado, os vírus raramente apresentam ácido desoxirribonucleico (DNA) e ácido ribonucleico (RNA) juntos; normalmente apresentam um ou outro. Conforme a teoria de Schleiden & Schwann (1839), todos os

seres vivos estão constituídos por uma ou mais células. De acordo com esta premissa, toda célula provém de outra célula, sendo que qualquer célula viva de uma planta possui a informação genética necessária para produzir uma planta completa, capacidade esta denominada de totipotencialidade e foi plenamente demonstrada pela fisiologia vegetal por meio da cultura de células *in vitro* (VASIL & HILDERBRANT, 1965). A palavra célula tem sua raiz na palavra latina *cellula* (pequena sala) e seu nome está associado a Robert Hooke, que, em 1695, com esse vocábulo quis expressar a menor matriz ou unidade de um ser vivo.

## Parede celular

É uma estrutura lignocelulósica das plantas que recobre a célula por fora dando proteção contra bactérias, fungos e insetos, além de servir como suporte mecânico para o crescimento e desenvolvimento das plantas. Nas plantas, quando a parede celular é retirada por enzimas, a célula passa a se chamar protoplasto. Como sistema, a parede celular envolve três elementos estruturais: a parede primária, secundária e a lamela média. A parede primária é rica em celulose e, em menor grau, hemicelulose, pectina e proteína. A parede secundária está presente em células que pararam de se multiplicar, de crescer e se especializaram. São abundantes no sistema xilemático, em cuja composição é frequente a lignina. A terceira parede é uma estrutura de união entre células, caracterizada por seu alto conteúdo de pectinas em cuja composição entra o ácido galacturônico, rico em grupos carboxílicos (COO<sup>-</sup>), que lhe conferem capacidade de intercâmbio catiônico à célula, especialmente na raiz. Em fungos, o constituinte principal da parede celular é a quitina, mas em bactérias é a mureína, que possui oligopeptídeos com L e D-aminoácidos; estes últimos são raros na natureza. Antibióticos, como penicilina e β-lactâmicos, inibem a formação da parede celular em bactérias. Está claro que estes diferentes constituintes da parede celular são regulados pela expressão gênica celular.

## Celulose

Homopolímero feito à base de unidade de glucose (monômero), por meio de uniões β-1,4-glucose, catalisadas pela enzima celulose sintase, que forma fibras separadas e independentes, constituindo ligações chamadas de microfibrilas, que têm aproximadamente 4 nanômetros de diâmetro e comprimento variável de ± 30 nm. Uma grande conquista da ciência foi isolar os genes desta importante enzima. São derivados industriais da celulose: algodão, tecidos, celofane, papel, etanol de segunda geração, etc. Na planta, forma parte da parede celular, por isso mesmo é um dos carboidratos mais abundantes do planeta e fundamental na economia do carbono.

## Hemicelulose

Forma parte da parede celular das plantas e é um heteropolímero, frequentemente constituído à base de cadeias lineares de glucose (β-1,4-glucose) que inclui xilose por meio de ligações 1-6 com ramificação lateral (xiloglucanos). Em outros casos, como nas gramíneas, a hemicelulose pode formar cadeias lineares de xilose (β-1,4-xilose) com presença lateral de arabinose e ácido glucurônico (glucuronoarabinoxilanos). Suas cadeias moleculares são de tamanho variável (± 200 nm) e sua função estaria relacionada com a conexão das microfibrilas de celulose (1 nm = 10<sup>-9</sup> m).

## Pectina

Polímero constituído principalmente por unidades de ácido galacturônico via união α-1-4. Sem dúvida, o ácido galacturônico (monômero) pode estar ligado a outros carboidratos, como ramnose e arabinose. Assim, as pectinas podem ser homopolímeros ou heteropolímeros. As pectinas são os componentes mais solúveis da parede celular das plantas (lamela média), no caso de alguns frutos (melão, pera, maçã, laranja), e são extraídos apenas com água quente. As pectinas, especialmente aquelas de caráter homopolímero, têm a propriedade de formar gel com a sacarose. As pectinas constituem fibras solúveis de importante função digestiva para humanos.

## Lignina

É um polímero que forma parte da parede celular das plantas, reforçando-a. Está formada por unidades de fenilpropanoídes e monolignóis, os quais são polimerizados pelas peroxidases e lacases, formando uma rede dessas unidades e conformando a estrutura da lignina da parede secundária das células xilemáticas

apoptóticas. A via metabólica da síntese de lignina é complexa e tem sido intensamente estudada por meio de seus genes e enzimas de diferentes plantas de interesse econômico, como alfafa, pinus e eucalipto, bem como em plantas modelos como *Zinnia*, *Coleus* e *Arabidopsis*. Sem dúvida, a lignina continua sendo uma molécula desconhecida em muitos aspectos e representa um grande problema na obtenção da celulose para a fabricação de papel e etanol de segunda geração. Juntamente com a celulose, formam parte importante do ciclo do carbono na natureza.

## Arabinogalactanoproteínas – AGP

São proteínas ligadas a carboidratos, como galactose e arabinose, formando parte da parede e às vezes da membrana celular vegetal. Interessante notar que apenas uns 10 a 20% de sua massa molecular é composta de proteínas, com alguns domínios ricos em hidroxiprolina e glicina ou cisteína e asparagina. A formação das AGPs pode estar associada a propriedades ligantes ou aderentes entre as células ou também funcionar como moléculas sinalizadoras da diferenciação celular. Em cultivo de tecidos de plantas *in vitro*, estão relacionadas com a multiplicação celular e embriogênese somática, pois foi constatado que inibidores de AGP (por exemplo, reativo de Yariv) diminuem estas funções. A indústria farmacêutica estuda com atenção as propriedades biológicas e moleculares das AGP, tendo em vista suas potencialidades para estimular o sistema imunológico, e em cosmética para fortalecer a pele. *Larix occidentalis*, além de outras plantas, é uma árvore conhecida pela sua capacidade de produzi-las.

## Membrana celular

Estrutura da célula que a delimita com o meio externo e protege todo o protoplasma. A membrana celular é chamada também de plasmalema. Está constituída por fosfolipídios, moléculas altamente complexas, das quais derivam muitas propriedades da célula, como fagocitose, transporte ativo e passivo. Entre os fosfolipídios, existem proteínas e glicoproteínas que têm importante papel como receptores, isto é, como moléculas reconhecedoras de sinais, como hormônios, toxinas e vírus. As aquaporinas são proteínas transmembranares especializadas no transporte da água até o interior da célula.

## Fosfolipídios

São substâncias constituintes da membrana celular e estão formadas por glicerol, fosfato e duas moléculas de ácidos graxos, unidos ao glicerol por ligações ésteres. Os fosfolipídios formam uma molécula bipolar, sendo o lado do fosfato um polo hidrofílico, e outro polo hidrofóbico formado de ácidos graxos. Todavia, na membrana celular, os fosfolipídios se organizam formando uma dupla camada molecular na qual o polo hidrofílico da molécula fica para o exterior, e o lado hidrofóbico para o interior desta membrana. Os ácidos graxos que formam parte destes fosfolipídios têm número de carbonos variáveis entre 14 a 24, sendo geralmente um saturado e outro insaturado. O grupo fosfato, por sua vez, pode se ligar covalentemente a moléculas orgânicas como a colina e o inositol. Inclusive, em plantas e plastídios, pode acontecer que o grupo fosfato esteja ausente e seja substituído por uma molécula de galactose.

## Aparelho de Golgi

Organela de célula eucariota. Estruturalmente, está constituído por um sistema de membranas (4 a 8) redobradas entre si e providas de lúmen. Conforme sua disposição estrutural, é possível distinguir uma região cis de outra trans. A primeira está posicionada na direção da membrana nuclear. Contrariamente à célula vegetal, a célula animal apresenta inúmeros aparatos de Golgi dispersos pelo citoplasma. Funcionalmente, este sistema membranoso desempenha um papel importante na síntese e secreção de complexos polissacarídeos, bem como na montagem de muitas proteínas específicas (glicoproteínas) e formação de lisossomos. Nas plantas, esta organela está relacionada intensamente com a síntese da parede celular, exportando de sua fase trans, vesículas carregadas com pectinas, hemiceluloses, proteínas e outras substâncias para a membrana celular. Vesículas estas que, em contato com o plasmalema, descarregam seu conteúdo na região da parede celular. Este mecanismo de precisão no transporte molecular até a periferia celular foi reconhecido como de alta importância científica, a ponto de conferir a seus descobridores - Randy Schekman, James Rothman e ao alemão Thomas Südhof - o Nobel de Medicina em 2013. Em 1906, Camillo Golgi já havia ganhado o Prêmio Nobel de Fisiologia ou Medicina pelo descobrimento e descrição do Complexo de Golgi. Outras denominações para esta organela são Golgiossomo, Complexo de Golgi e Dictiossoma.

## Retículo endoplasmático

É um sistema de membranas que percorre o citoplasma da célula, conectando o núcleo ao complexo de Golgi. Suas membranas são de natureza fosfolipídica, com formatação plana e tubular de acordo com o tipo de retículo: rugoso ou liso. O rugoso deve seu aspecto aos inúmeros ribossomos incrustados sobre sua superfície que estão relacionados com a síntese de proteínas. Em troca, o retículo endoplasmático liso carece destas estruturas e sua superfície é de aspecto mais tubular, cuja função está relacionada com a formação e o aporte de vesículas, que posteriormente vão fundir com o aparato de Golgi, descarregando todo seu conteúdo proteico para ser devidamente processado e direcionado até a membrana ou parede celular. Cabe assinalar que a entrada das proteínas nascentes no interior do retículo endoplasmático (lúmen) não ocorre ao acaso, mas são programadas por peptídeos sinalizadores.

## Vacúolo

Espaço intracelular delimitado por uma membrana denominada tonoplasto. Em uma célula parenquimática madura, o vacúolo pode representar até 90% do seu volume; é a estrutura mais proeminente da célula madura. Por outro lado, em uma célula meristemática seu tamanho é muito pequeno. O vacúolo contém água e solutos como açúcares, íons, compostos fenólicos, enzimas hidrolíticas, etc. O vacúolo desempenha um importante papel na economia hídrica da planta, pois é osmoticamente ativo. Por outro lado, permite rigidez e suporte mecânico às plantas herbáceas para que se mantenham túrgidas e eretas. Na senescência, o vacúolo pode liberar enzimas hidrolíticas e acelerar a morte celular.

## Cloroplasto

Organela típica da célula vegetal, pertencente ao grupo dos plastídios. Sua função principal é a fotossíntese, um dos fenômenos mais espetaculares da biologia. É delimitado por dupla membrana celular. Internamente consta de tilacoide e estroma. O tilacoide é um sistema de membranas em cuja superfície as moléculas de clorofila e carotenoides estão ancoradas. No lúmen, há uma alta carga de H<sup>+</sup> ou prótons. Também estão presentes proteínas associadas à coleta de energia solar (*light-harvesting complex* – LHC). Já o estroma constitui a matriz aquosa do cloroplasto que contém as enzimas do ciclo de Calvin, em que se processa a fase escura da fotossíntese (formação de carboidratos). Além dessas estruturas, o cloroplasto também possui seu próprio genoma, sendo seu DNA de forma circular e composto por ± 145.000 pares de base, o que lhe permite sintetizar um número reduzido de proteínas, entre elas parte da rubisco. O cloroplasto apresenta várias cópias de DNA, isto é, possui um caráter poliploide, e tais cópias são de origem materna como as mitocôndrias.

## Mitocôndria

Organelas universais das células eucariotas, estão presentes no citoplasma e possuem dupla membrana celular. Sua principal função é produzir energia por meio da síntese de adenosina trifosfato (ATP) a partir do ácido pirúvico, ciclo de Krebs, nicotinamida adenina dinucleotídeo (NADH) e oxigênio molecular do ar. Como resultado, ocorre liberação de água e gás carbônico, processo conhecido como respiratório. É oportuno ressaltar que, quando os níveis de oxigênio na célula são baixos, o caminho do ácido pirúvico é a fermentação alcoólica. Neste processo, desempenha um importante papel o gradiente de potencial eletroquímico transmembranar, basicamente gerado pela impermeabilidade da membrana interna aos prótons (H<sup>+</sup>). A mitocôndria tem também seu próprio genoma, o qual é circular e pode alcançar 200.000 pares de base, sendo inclusive maior do que o genoma dos cloroplastos. Em algumas plantas, a mitocôndria é responsável pelo fenômeno de macho esterilidade, ou seja, pela formação de pólen inviável.

## Plastídeos

Organelas típicas da célula vegetal, na qual a membrana que os envolve não é de natureza fosfolipídica, pois em sua constituição sai o grupo fosfato e entra a galactose. São organelas bastante versáteis, pois podem dar origem a leucoplastos que carecem de pigmentos (amiloplastos ricos em amido), cromoplastos (ricos em carotenoides), cloroplastos (ricos em clorofila). Todavia, estas organelas podem originar-se de proplastídeos presentes nas células meristemáticas. O etioplasto é uma fase de transição dentro da gênese do cloroplasto, quando este processo é desencadeado pela luz durante a germinação.

## Peroxissomas

Nas plantas, estas organelas são encontradas basicamente nas células fotossintéticas, sendo a membrana que as envolve simples e não dupla. Em seu interior, processa-se a fotorrespiração, que é a transformação do glicolato proveniente do cloroplasto em glioxilato com formação de água oxigenada que logo é quebrada pela catalase, sendo que depois o glioxilato é transformado em glicina e esta, por sua vez, transformada em serina na mitocôndria. Por outro lado, em algumas plantas, tem sido observado também a  $\beta$ -oxidação dos ácidos graxos no peroxissoma.

## Oleossomas ou corpos graxos

São organelas especializadas no armazenamento de lipídios (triglicerídeos) e que, durante a germinação das sementes (milho, algodão, mamona, soja), são hidrolisados pelas lipases em 3 moléculas de ácidos graxos e uma de glicerol.

## Glioxissomos

É um tipo de organela presente nas sementes de espécies oleaginosas. Dois processos importantes se realizam nesta organela. Um é a beta oxidação dos ácidos graxos, e o segundo é o ciclo do glioxilato. Neste ciclo, inicialmente a acetil-CoA, proveniente da beta oxidação, reage com o glioxalato produzindo malato, o qual se transforma sucessivamente em outros ácidos até chegar ao succinato por meio da enzima isocitratolase. Em seguida, o succinato migra para a mitocôndria, onde se transforma em malato. O malato é um produto chave para o fenômeno da gluconeogênese, ou seja, a formação de açúcares a partir de lipídios, sendo que as fases finais deste processo se efetuam no citosol das células das sementes. A gluconeogênese é um processo importante para a germinação das oleaginosas. Ademais, os lipídios não são facilmente mobilizados pelo tecido do embrião e necessitam ser transformados em glucose e energia.

## Microtúbulos

É um tipo de citoesqueleto da célula animal e vegetal. São peças fundamentais na formação de traqueídios, portanto, do xilema. São constituídos por tubulina, um tipo de proteína globular conformada por duas cadeias polipeptídicas alfa-beta capazes de se polimerizarem e se despolimerizarem e, desta maneira, formar microtúbulos ou não. Os microtúbulos participam também no processo de divisão celular, pois são constituintes das fibras do fuso. De fato, algumas drogas podem afetar esse mecanismo, como o taxol e a colchicina. O taxol torna irreversível a polimerização e é usado no tratamento de alguns tipos de cânceres. Já a colchicina impede a polimerização dos microtúbulos, portanto afeta a mitose. Também tem sido usada para provocar poliploidia em programas de melhoramento genético de plantas. Existem alguns herbicidas com capacidade de anular a formação de microtúbulos, tais como Oryzalin e Aminoprofos-metil.

## Microfilamento

É outro tipo de estrutura que forma o citoesqueleto da célula animal e vegetal. Mas, diferentemente dos microtúbulos, são constituídos por outro tipo de proteína globular, chamada actina, que, quando polimerizada, forma uma espiral. Nas plantas, a actina desempenha um papel importante no movimento estomático das células guarda, portanto na economia hídrica da planta. Nos animais, a actina favorece a contração muscular e o movimento ameboide de algumas células do sistema imunológico.

## Fragmoplastos

Área restrita à zona comum entre duas células filhas da mitose e observada a partir da anáfase final. Estão relacionados com a neoformação da parede celular que irá separá-las. A região do fragmoplasto é rica em retículo endoplasmático e microtúbulos, contribuindo para a sedimentação de microfibrilas de celulose.

## Citoplasma

É toda a estrutura interna da célula delimitada por membrana celular, incluindo os plasmodesmos. Portanto, estão incluídas no citoplasma todas as organelas e a matriz aquosa, também chamada de citosol, a qual é formada por açúcares simples, aminoácidos, enzimas, RNA, etc. Do ponto de vista físico, o citosol é de natureza coloidal pelo tamanho das partículas (proteínas), pela grande superfície e por suas cargas elétricas.

Essa carga elétrica pode ser removida em laboratório por sulfato de amônio para precipitar as micelas durante as fases de extração e purificação.

## Núcleo

Organela que concentra o DNA da célula. O DNA (ácido desoxirribonucleico) é uma molécula gigante com milhões de pares de bases. No caso humano, calcula-se que se o DNA de todas as células fosse esticado como um fio, percorreria 8.000 vezes a distância entre a Terra e a Lua. Imagine, então, a quantidade de DNA de uma árvore como o Alerce patagônico (*Fitzroya cupressoides*) dos frios bosques do cone sul, que pode alcançar até 50 m de altura. O DNA se autoduplica ou se autossintetiza, mas quando suas cópias em alguma região da molécula não saem exatamente iguais ao original, ocorre o fenômeno das mutações. O DNA está relacionado com o armazenamento da informação genética transcrita por meio do engenhoso artifício do ácido ribonucleico mensageiro (RNAm), com a capacidade de sintetizar diferentes tipos de proteínas. Dessa maneira, as plantas e os organismos vivos mantêm as características hereditárias da espécie. Interessante notar que o código genético baseado neste princípio é universal. É claro que, quando o DNA apresenta uma mutação, o RNAm transcrito para essa característica também a apresentará. Mas, fenotipicamente, essa mutação aparecerá só quando é dominante e não recessiva. O DNA encontra-se estruturado formando cromossomas, que são os portadores dos genes. O núcleo de uma célula somática possui o aporte cromossômico do pai e da mãe (cromossomos homólogos), por isso é diploide (condição normal das plantas). Se o núcleo da célula possui a metade do número de cromossomas, é haploide, como são os gametas ou células sexuais. No cultivo de plantas in vitro, é possível produzir plantas haploides a partir de anteras. Os núcleos podem também ser poliploides. O núcleo desempenha um papel fundamental na mitose (aumento do número de células) e na meiose (formação de gametas masculino, células espermáticas; e feminino, oosfera). O núcleo também possui um nucléolo, que é a sede da síntese de ribossomos, estrutura esta relacionada com a síntese de proteínas e o código genético, é neste nível que se traduz o RNAm. O DNA existente nas plantas, assim como no DNA humano, não deve ser 100% puro, e fragmentos de DNA virais (transposons), bem como de RNA (retrotransposons) devem estar em diferentes proporções, dentro da grande diversidade das plantas em nosso planeta, como consequência de uma transgenia natural.

## Poliploides

São plantas com células somáticas que possuem núcleos com vários conjuntos de cromossomas, portanto superior ao número básico de cromossomas das plantas diploides. Na agricultura, existem muitas plantas poliploides. Por exemplo, a macieira contém 34 cromossomas (2 jogos de 17 cromossomos), mas há variedades com 51 cromossomos (3 jogos de 17 cromossomos) denominados de triploides. Na natureza, aparecem espontaneamente os poliploides e representam uma forma de especiação (especiação simpátrica), ou seja, são híbridos interespecíficos novos que se estabelecem dentro de uma população, sem isolamento geográfico. Por outro lado, no cultivo de plantas in vitro, é possível obtê-los a partir de tratamentos com colchicina, que impede a formação do fuso acromático. Assim os cromossomos homólogos não se separam na anáfase, resultando numa célula poliploide. As plantas poliploides podem ser autopoliploides ou alopoliploides, segundo se a poliploidia surgiu dentro de uma mesma espécie ou por cruzamento de indivíduos de espécies diferentes. Os poliploides são importantes na agricultura porque se espera deles uma maior produtividade, enquanto em floricultura se esperam maiores pétalas.

## Ciclo celular

Uma célula que se encontra em repouso necessita, antes de começar a se dividir, passar pelo ciclo celular. Este é um processo pelo qual o material genético (DNA) duplica-se. Consta de várias etapas, designadas de G1, S, G2 e M. G1 é uma etapa preparatória para a síntese de DNA; S é a fase de duplicação do DNA; G2 é a etapa preliminar à mitose; M é a fase de mitose, na qual a célula se divide e dá origem a duas células filhas com a dotação normal de cromossomos da espécie: diploidia, triploidia, etc. Isto é importante porque a célula, antes de entrar na mitose, tem seu DNA duplicado, e é justamente na anáfase da mitose que os cromossomos duplicados se separam, e as células filhas conservam sua ploidia. O ciclo tem uma duração variável em horas e, o que é notável, apresenta uma família complexa de proteínas chamadas ciclinas, as quais são sintetizadas na interfase celular e são degradadas durante a mitose. Elas desempenham um papel importante na regulação do ciclo celular. O processo de degradação é complexo e está relacionado com a via

proteolítica da ubiquitinação proteossômica. O controle das ciclinas é severo, caso contrário significaria um descontrole da divisão celular. Hormônios como as citocininas e auxinas podem estimular a divisão celular e, portanto, influir no mecanismo de ação das ciclinas.

## Plasmodesmo

É uma extensão tubular do citosol por meio de pontuações existentes na parede celular, de modo que células adjacentes se comunicam internamente por este sistema de microcanais. Com um diâmetro aproximado de 50 nanômetros, os plasmodesmos permitem a circulação de moléculas de tamanho pequeno e é uma via paralela ao floema. Tal sistema de transporte e circulação de solutos e água constitui o simplasto e é de fundamental importância para a raiz e para a comunicação entre células do floema e células companheiras. Todavia, existe a possibilidade de circulação de vírus, micoplasmas e bactérias pelo simplasto, o que tem importância para a fitopatologia das plantas.

## Proteína kinase – PK

É um tipo de enzima que catalisa a adição de grupos fosfatos a substratos peptídicos, portanto são dependentes de ATP. Esta enzima tem um grande poder regulatório de metabólitos ou vias metabólicas (por exemplo, ciclo celular). Porém não é qualquer ponto do substrato proteico que elas fosforilam, mas apenas resíduos de tirosina, serina e treonina. Em geral, estima-se que 30% das proteínas das células sejam suscetíveis de fosforilação. Sua função é complexa e, nas plantas, existem centenas de genes que podem codificar enzimas como esta. Ademais, muitos receptores presentes no plasmalema são PK, as quais cumprem um papel importante no sistema de reconhecimento de sinais internos e externos para o desenvolvimento e crescimento da planta. Vale a pena ressaltar que o fitocromo apresenta muitas propriedades de kinase, razão das suas propriedades morfogenéticas.

## Proteína fosfatase

São enzimas que hidrolisam substratos fosforilados presentes tanto nos eucariotos como nos procaríotos. Podem ser divididas em fosfatases ácidas (pH 5) e alcalinas (pH 9), conforme seu pH ótimo catalítico. De forma semelhante às proteínas kinases, exercem um papel regulatório importante em muitas vias e ciclos metabólicos da planta, como, por exemplo, durante a germinação, o movimento estomático, a diferenciação celular, etc.

## Proteossoma

Denominado também de proteossoma, é um complexo sistema proteico presente no citosol, cuja função é degradar proteínas que, preliminarmente, deverão ser marcadas para que possam ser reconhecidas pelo proteossoma. A ubiquitina atua como sinalizadora frente ao proteossoma quando ligada à proteína em questão. O proteossoma e a ubiquitinação devem ser entendidos dentro do processo geral de mudanças da máquina bioquímica da célula vegetal, em que, por exemplo, as ciclinas são proteolisadas por este complexo. No entanto, o estresse oxidativo pode afetar negativamente o proteossoma. No proteossoma, as chaperonas também podem atuar como moléculas auxiliares de marcação.

## Apoptose

Este nome designa mudanças genéticas, bioquímicas e fisiológicas das células que conduzem a uma morte celular programada (*programed cell death* – PCD). Estas mudanças estão relacionadas com a fragmentação do núcleo e DNA, o colapso da mitocôndria, dos vacúolos e da plasmalema. Nas plantas, casos de apoptose são formação do xilema, a queda das folhas no outono, abscisão peciolar e pontos necróticos no limbo foliar pelo ataque de fungos e bactérias. No entanto, o fenômeno da necrose é um processo diferente. Cabe destacar que na apoptose as caspases, ou enzimas hidrolíticas, são ativadas, o que afeta seriamente o funcionamento normal de rotas metabólicas e conduz à morte celular.

## Protoplasma

De um modo geral, é toda a estrutura interna da célula delimitada por membrana celular, portanto tal conceito refere-se ao conjunto de citoplasma e núcleo.

## pH

O citoplasma e o vacúolo da célula vegetal são substratos de muitas reações metabólicas nas quais o nível de acidez ou concentração de  $H^+$  é muito importante, pois afeta a estrutura e a atividade de muitas proteínas e moléculas biológicas. Assim, em termos bioquímicos, o pH é definido como:  $pH = \log 1/[H^+] = -\log[H^+]$ . Exemplo: uma solução a  $21^\circ C$  tem uma concentração de  $H^+$  de  $1,0 \times 10^{-6} M$ . O pH seria então:  $\log 1/1,0 \times 10^{-6} = \log(1 \times 10^6) = \log 1 + \log 10^6 = 0 + 6$ , portanto,  $pH = 6,0$ . As soluções com pH maior que 7 são alcalinas e não ácidas, porque predomina o íon  $OH^-$ . Em termos práticos, o pH pode ser medido colorimetricamente com papel de tornasol ou fenolftaleína. Mas medidas mais quantitativas são obtidas por meio do pH-metro, equipamento que usa um eletrodo de vidro especial. Alguns exemplos de pH na células indicam 7,4 para o citoplasma e 5,5 para o vacúolo e o apoplasto.

## Relação Água-Planta

Como todos os seres vivos, as plantas precisam de água para sobreviver. Ela é o agente abiótico mais importante, pois constitui perto do 90% da sua matéria fresca. A água forma parte da matriz coloidal

do citoplasma, servindo de suporte às reações metabólicas da célula no citoplasma, no vacúolo e nas demais organelas celulares, em virtude de suas propriedades físicas e químicas: bom solvente, baixa ionização, bipolaridade, etc. Por outro lado, a água, na matriz do solo, pode estar livre nos macro e microporos do solo, ou ligada a moléculas de argila ou matéria orgânica conforme o pH desta matriz.

A água na planta é um sistema dinâmico que vai refletir o nível energético ou potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) de suas moléculas nas células. Assim, a água pura terá seu maior potencial hídrico, o qual tem sido convencionalmente em zero (0); já em solução, seu potencial hídrico (grau de liberdade de suas moléculas) cai, tornando-se negativo pela presença de moléculas de soluto. Por conversão e conveniência prática, as unidades de energia de potencial hídrico se expressam como unidades de pressão: atmosfera, bar ou Pascal.

Obedecendo à lei de Ficks, as moléculas de água em um compartimento se movimentam de um ponto de alta concentração de água (por exemplo, água pura), para um de menor concentração, que é o caso de uma solução com moléculas de qualquer soluto.

Como nos sistemas biológicos, este passo é mediado através de uma membrana semipermeável, o fenômeno foi denominado de osmose, resultando em um equilíbrio hídrico entre as células, em que, dependendo da concentração do soluto extracelular, pode ocorrer plasmólise (perda de água pela célula) ou turgescência celular (ganho de água pela célula).

Entretanto, considerando a planta como um todo, o status hídrico depende da dinâmica dos estômatos, bem como da intensidade da transpiração, entre outros fatores, considerados no presente tópico.

Foto: Luis Pedro Barrueto Cid.



**Figura 2.** A foto superior mostra uma planta de *Cyclame persicum* bem irrigada, em plena turgescência e robustez de suas flores. A foto inferior mostra a mesma planta sob condições de estresse hídrico, a qual recuperou a turgescência quando novamente irrigada, readquirindo seu aspecto normal (foto superior).

## Plasmólise

É a retração do protoplasma de uma célula quando colocada em uma solução hipertônica. Uma solução hipertônica pode ser, por exemplo, uma solução de 0,5 molar de sacarose. Nessas condições, o vacúolo da célula se torna flácido.

## Turgescência

Alto grau de hidratação de uma célula, por exemplo, quando colocada em água pura ou destilada. Nessas condições, seu vacúolo se torna inchado, túrgido.

## Calor de vaporização

É a energia requerida para uma substância líquida passar do estado líquido ao estado gasoso. No caso da água, é a energia requerida para converter 1 mol de água líquida em 1 mol de vapor de água. A 25°C, esta energia é aproximadamente de 44 kJmol<sup>-1</sup> ou 10 kcalmol<sup>-1</sup>. Como esta energia deve ser absorvida do entorno, o calor de vaporização tem a importância para as plantas porque evita o excesso de aquecimento das folhas por meio da transpiração.

## Pontes de hidrogênio

Em virtude de a água ser um dipolo (molécula com carga + e -), os polos de sinais contrários se atraem, formando uma rede ou agregados moleculares de água. Mas por ser esta atração muito fraca, estes agregados se desfazem rapidamente e se formam rapidamente com a mesma velocidade, dando consistência à água líquida em temperatura ambiente. As ligações de hidrogênio dão também à água sua força de coesão, que é importante no fenômeno de capilaridade da água. As ligações de hidrogênio também são responsáveis pela atração de outros tipos de moléculas, como, por exemplo, timina/adenina no DNA.

## Calor específico

É a quantidade de energia requerida para elevar a temperatura de um grama de uma substância em 1°C. Por exemplo, os valores de 4,2 j/g/°C; 2,6 j/g/°C; e 2,4 j/g/°C são os valores, respectivamente, para a água, metanol e etanol. As unidades também podem ser em caloria por grama por grau centígrado (cal/g/°C), já que 1 caloria = 4,184 joules. Como visto, a água tem um alto calor específico.

## Pascal (Pa)

Unidade de pressão equivalente a 1 Newton/m<sup>2</sup>, sendo que um Newton, como unidade de força, é igual a 1 kgms<sup>-2</sup> ou 1 kgm/s<sup>2</sup> (Sistema Internacional – SI). Para efeito de cálculo, em fisiologia de plantas a unidade mais usada é o megapascal (MPa), o qual é aproximadamente igual a 10 atm (atmosferas), sendo que 1 atm é igual a 760 mm de Hg (ao nível do mar); 1,0 bar é igual a 1,0 x 10<sup>5</sup> Pa ou 0,1 MPa.

## Osmose

É a simples difusão da água através de uma membrana semipermeável, obedecendo a um gradiente de concentração, isto é, movendo-se de uma solução hipotônica para uma hipertônica. Um conceito derivado de osmose é o de pressão osmótica, representado pela letra grega π (pronuncia-se Pi), isto é, uma pressão que deve ser aplicada em um sistema para impedir a osmose. Sua fórmula é  $\pi = nRTi$ , sendo **n** o número de moles por litro; **R** = 0,082 at.L.k<sup>-1</sup>mol<sup>-1</sup> ou **R** = 8,31 joule mol<sup>-1</sup>K<sup>-1</sup>; **T** = graus Kelvin; e **i** = fator de correção no caso de soluções iônicas. Em função de sua alta pressão osmótica, o mel raramente é atacado por fungos ou bactérias (estes microrganismos desidratam-se). Osmose reversa é justamente o contrário, é a passagem da água através de uma membrana de uma solução altamente concentrada para outra diluída com a aplicação de pressão. Este conceito é usado para purificar água ou dessalinizar a água marinha a fim de torná-la potável.

## Potencial hídrico ( $\Psi_w$ )

É uma medida do nível de energia livre das moléculas de água. Assim, o protoplasma vegetal está mais influenciado pela termodinâmica das moléculas de água do que por sua quantidade. Em consequência disso, as moléculas de água se moverão de uma situação de maior energia livre (água pobre em solutos

ou solução hipotônica) para outra de menor energia livre (água rica em solutos ou solução hipertônica), como, por exemplo, o movimento da água do solo para a raiz. Contudo, em fisiologia vegetal, prefere-se usar unidade de pressão Pascal ou atm. em vez de energia (joule/mol). O potencial hídrico ( $\Psi_w$ ) tem vários componentes, mas os principais para a célula vegetal são o potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ ) e o potencial de parede ( $\Psi_p$ ). Normalmente, o potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ ) é expresso com sinal negativo ( $-\Psi_\pi$ ), expressando com isso que a presença de soluto na água reduz a energia livre de suas moléculas. Admite-se que a água pura tenha potencial hídrico zero, ou seja, máximo de energia livre de suas moléculas. Assim, a água sempre se deslocará espontaneamente do ponto de maior potencial hídrico (água diluída) para um de menor potencial hídrico (água com mais solutos). No caso de que uma solução de sacarose em um copo tenha um potencial osmótico ( $\Psi_\pi$ ) = -0,1 MPa, resulta que o potencial de parede ( $\Psi_p$ ) = 0. Portanto, o  $\Psi_\pi$  = -0,1 Mpa, o que é equivalente a 1 atm. Em uma célula totalmente plasmolisada, o  $\Psi_w$  =  $\Psi_\pi$ . Em geral, quanto menor o potencial hídrico (valores mais negativos), mais hipertônica ou concentrada é a solução.

### Lei de Fick

Estabelece que a difusão espontânea de uma substância entre dois pontos é diretamente proporcional ao gradiente de sua concentração. Esta difusão é característica para cada substância e independe se a difusão se realiza no ar ou em um líquido. Portanto, a difusão é um fenômeno que tende a uniformizar a concentração das partículas de uma substância; sendo assim, é consequência do movimento ao acaso que é inerente a elas. Este movimento de difusão é fundamental para a entrada de  $\text{CO}_2$  e  $\text{O}_2$  nos estômatos da folha, para a realização da fotossíntese e respiração mitocondrial ou aeróbica.

### Capacidade de campo (CC)

Depois de uma chuva ou irrigação, é a quantidade máxima de água do solo que estará disponível para a planta. A CC é muito influenciada pelo tipo de solo. Solos arenosos retêm pouca água. Já os solos argilosos retêm muito mais. A maior parte desta água fica retida nos microporos dos horizontes superiores do solo. A água retida desta forma representa a solução do solo (água livre), em que se encontram dissolvidos íons e moléculas importantes para a nutrição mineral da planta. A CC também pode ser influenciada pelos colóides do solo (matéria orgânica – húmus) em função de sua abundância de cargas negativas, mas a disponibilidade para a planta neste caso é mais difícil (água ligada). Esta força adesiva constitui o potencial mátrico do solo, cujas tensões podem ser mais altas ou baixas, dependendo do tipo de colóide existente no solo.

### Ponto de murcha permanente (PMP)

É o conteúdo de água de um solo no qual as folhas de uma planta alcançam uma murcha irreversível, mesmo quando colocada de volta a sua capacidade de campo. Dependendo da planta, o PMP pode estar em 15 bar ou 1,5 MPa, ou seja, com essas pressões no solo, dificilmente as raízes poderão extrair água ou as sementes germinarem.

### Energia livre ( $\Delta G^0$ )

Em um sistema isotérmico e isobárico, é uma função termodinâmica que expressa o trabalho útil de uma célula quando ocorre uma reação química. Sua fórmula  $G = \Delta H - T\Delta S$  significa que é igual à variação da entalpia (H) menos o produto da temperatura absoluta T pela variação da entropia (S) do universo, dimensão esta que inclui o sistema e o ambiente. A variação de entalpia representa a quantidade de calor que a reação libera para o meio ambiente ou absorve dele. A variação de entropia representa o aumento da entropia que está sempre associada a uma diminuição da energia livre. No caso de oxidação de 1 mol de glucose a  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ , o  $\Delta G^0 = -686 \text{ kcal mol}^{-1}$ . A entropia sempre aumenta durante os processos químicos ou físicos, conforme a segunda lei da termodinâmica.

### Energia livre padrão ( $\Delta G^0$ )

É a forma mais precisa de se referir à energia livre. Ela é sempre constante para cada reação e, como depende da constante de equilíbrio ( $K'_{eq}$ ), é diferente de uma reação para outra. O  $\Delta G^0$  é calculado sempre sob condições constantes de temperatura de 25°C (298°K) e pressão de 1 atm (760 mmHg) por mol de reagentes e pH 7. Para calcular seu valor, usa-se a equação:  $\Delta G^0 = -2,3 RT \log K'_{eq}$ . Obviamente

que, para uma  $K'_{eq} = 1$ ,  $\Delta G^\circ = 0,0$ , ou seja, o sistema está em equilíbrio.  $R$  é a constante dos gases (aproximadamente  $1,9 \text{ cal.mol}^{-1}\text{K}$ ) e  $T$  é a temperatura absoluta. Por exemplo, para uma  $K'_{eq} = 19,0$ ,  $\Delta G^\circ = 1,7 \text{ cal.mol}^{-1}$ . Quando  $\Delta G^\circ$  é negativo, significa que os produtos da reação têm menos energia livre que os reagentes e a reação tenderá à direita; quando positiva, ocorre o contrário. Unidades de energia são o joule (j) e a caloria (cal). Uma cal é igual a  $4,2 \text{ j}$ .

## Banda de Caspary

Na raiz, a água e os sais minerais são absorvidos por meio dos pelos radiculares e seguem via simplasto e apoplasto da epiderme e córtex até as células da endoderme. No caso do apoplasto e para atravessar a endoderme, a solução do solo tem que atravessá-la via simplasto e, por esta via, chegar ao periciclo e às células do cilindro central. Isto porque lateralmente as células da endoderme possuem uma banda de suberina (banda de Caspary) que impede que a solução do solo passe entre elas.

## Periciclo

Células de natureza meristemática que formam uma espécie de anel circular em torno da raiz. Estão localizadas na parte mais externa do cilindro vascular, mas subjacente à endoderme. Nas fanerógamas (espermatófitas), o periciclo contribui para a formação de novas raízes para a planta, portanto estas células têm um potencial genético, bioquímico e fisiológico muito grande, pois são organogênicas. Como todas as células meristemáticas, são parecidas em sua potencialidade às células-tronco dos animais. O fato de contribuírem para a produção de novas raízes para as plantas favorece a sua sobrevivência ao meio terrestre, já que consolidam sua fixação e nutrição mineral e, com isso, um melhor desenvolvimento de sua biomassa.

## Gutação

Formação de gotas de água nos bordos das folhas por meio de pontos chamados hidatódios, especialmente sob condições de alta umidade noturna e transpiração nula, na qual o xilema desenvolve uma pressão positiva. Parte do orvalho da manhã está relacionada com esta gutação; a outra parte deve-se ao abaixamento da temperatura da folha abaixo do ponto de condensação, apropriadamente denominado de ponto de orvalho. A essa temperatura, ocorre condensação da água do ar sobre a superfície mais fria da folha.

## Água

Composto químico constituído por 1 átomo de oxigênio e 2 de hidrogênio, ambos ligados com uma energia covalente de aproximadamente  $110 \text{ kcal/mol}$ , ou seja, uma energia de ligação forte. Dada a geometria, a carga elétrica da molécula é neutra, mas de natureza bipolar. A bipolaridade é responsável pela atração eletrostática, formação de ligações ou pontes de hidrogênio entre as moléculas de água ( $5 \text{ kcal/mol}$ ), o que lhe confere importantes propriedades físico-químicas, como, por exemplo, sua grande força de coesão. Seu peso molecular é  $18 \text{ g}$ , sendo que em um litro de água existem  $55,5$  moles. A molécula de água é pouco ionizada, portanto é uma das mais estáveis quimicamente na natureza, sendo a energia covalente de ligação uma razão para isso. Entretanto, como já foi mencionado, a fotossíntese é capaz de quebrar a molécula de água em temperatura ambiente, liberando o precioso  $\text{O}_2$  para o equilíbrio da vida terrestre.

## Produto iônico da água (kw)

É uma constante cujo valor é  $1,0 \times 10^{-14}$  e é igual ao produto  $[\text{H}^+][\text{OH}^-]$  a  $25^\circ\text{C}$ . O conhecimento de  $k_w$  permite calcular a concentração de  $\text{H}^+$ , sabendo-se a concentração de  $\text{OH}^-$  e vice-versa. Em um pH neutro, a concentração de  $\text{H}^+$  e  $\text{OH}^-$  é de  $1,0 \times 10^{-7}$ . Por exemplo, qual é a concentração de  $\text{OH}^-$  numa solução em que a concentração de  $\text{H}^+$  é de  $0,0005 \text{ M}$ ?

$$k_w = [\text{H}^+][\text{OH}^-]$$

$$[\text{OH}^-] = k_w/[\text{H}^+] = 1 \times 10^{-14}/5 \times 10^{-4}, \text{ ou seja, } [\text{OH}^-] = 2,0 \times 10^{-11}$$

Qual seria o pH?

$$\text{pH} = \log 1/[\text{H}^+] = -\log 5 \times 10^{-4}$$

$$\text{pH} = -(\log 5 + \log 10^{-4})$$

$$\text{pH} = -(0,69897 - 4) = -(-3,3)$$

$$\text{pH} = 3,3$$

## Nutrição Mineral

Foi a partir de homens ligados à curiosidade científica sobre o funcionamento das plantas que, gradualmente através do tempo, foi possível compreender que o solo não apenas era um fator de ancoragem das plantas, mas também fonte importante de nutrientes minerais.

Foto: Luis Pedro Barrueto Cid.



**Figura 3.** Aspecto de uma planta com deficiência nutricional. Nervuras verdes e lâmina foliar amarelada podem estar associadas à deficiência de alguns minerais como nitrogênio ou magnésio.

Assim, as contribuições de Justus von Liebig e Julius von Sach, bem como os aportes de Wilhem Knop, Denis R. Hoagland, Daniel I. Arnon, T. C. Broyer, entre outros, nos séculos XIX e XX, foram fundamentais para entender a importância da “solução do solo” como fonte principal de nutrientes para as plantas.

Assim surgiram importantes estudos em sistemas como soluções nutritivas em laboratório, nas quais fizeram-se crescer inúmeras espécies de plantas. Usando este tipo de modelo experimental, foram estabelecidos conceitos como macro e microelementos, elementos essenciais, concentração crítica, simplasto e apoplastos. Outras técnicas, tais como radioisótopos e cinética enzimática, também contribuíram.

Desse modo, a Fisiologia de Plantas, como disciplina, foi fortalecida a partir dessas pesquisas e emprestou uma tremenda contribuição ao estudo científico da agricultura, produção de alimentos, *commodities* e aumento de renda no setor rural, pelo seu impacto na adubação de plantas, com substanciais reflexos na produtividade.

Assim, pois, a compreensão da nutrição mineral das plantas evoluiu muito desde aqueles longínquos dias de J. B. von Helmont, no século XVI, quando ele havia concluído, por meio de um simples – mas bem planejado – experimento, que o aumento de biomassa do salgueiro, crescido em um recipiente com terra e irrigado com água durante cinco anos, devia-se única e exclusivamente ao aporte da água, ignorando o aporte dos elementos minerais e da fotossíntese.

No presente tópico, são apresentados vários conceitos para melhor compressão do que seja a nutrição mineral de plantas atualmente.

### Solo

Substrato natural das plantas terrestres. Consta de três fases: sólida, líquida e gasosa. A sólida está formada por diferentes tipos e tamanhos de partículas: areia, silte e argila. A líquida está constituída pela água aderida a coloides do solo ou livremente presente nos macro ou microporos do solo formando parte da sua solução. A gasosa basicamente são os gases da atmosfera que se difundem nele. Ademais, há que considerar a diversidade da microfauna e flora presente neste substrato, que são fundamentais para a sua fertilidade. Por outro lado, a decomposição lenta e gradativa da matéria orgânica proporciona ao solo elementos minerais essenciais para a vida. Conforme a composição mineral do solo e seu conteúdo de hidrogênio, os solos podem ser ácidos ou básicos, sendo que a maioria das plantas agronomicamente importantes se desenvolvem melhor em um pH entre 5 e 6.

## Rizosfera

É um conceito que inclui a raiz com seu ambiente de solo mais imediato. Trata-se de uma rica interação fundamental para a planta, porque, conforme seja esta interação, a raiz poderá crescer e se desenvolver melhor captando todo o ambiente positivo a seu redor: pH, elementos minerais, oxigênio, *Rhizobium*, etc. Já um solo inundado ou encharcado constituirá um ambiente negativo para a rizosfera, e a planta sentirá essa influência má, entre outros motivos, pela falta de oxigênio e fermentação alcoólica do tecido radicular. A rizosfera também pode dispor de uma grande variedade de fungos e bactérias como alternativa ao uso intensivo de fertilizantes e agrotóxicos. Esta bizarra, secreta, sinérgica ou antagônica interação foi denominada agrobioma, cujos impactos para a agricultura são potencialmente imensos.

## Elementos essenciais

São elementos minerais imprescindíveis para o crescimento e desenvolvimento normal da planta, seja porque formam parte de moléculas ou porque têm um papel fisiológico. Por exemplo, o fósforo forma parte constitutiva dos ácidos nucleicos; já o potássio é um agente osmótico, bem como ativador de enzimas. Assim, ambos são essenciais para a planta. Do ponto de vista nutricional, tanto os macro como os microelementos são considerados essenciais. Em geral, os elementos essenciais entram na biosfera por meio da raiz das plantas. Uma inadequada provisão destes elementos acarreta deficiências minerais na planta, as quais podem ser facilmente observadas ou não, dependendo da severidade da deficiência nas folhas, flores e nos frutos, etc.

## Mobilidade dos elementos químicos

Enquanto no xilema estes se movem com relativa liberdade pelas traqueídes e pelos elementos dos vasos, no floema o movimento já é mais diferenciado. Assim, o potássio é um elemento móvel igual ao fósforo e o nitrogênio; o cobre, o ferro e o manganês são intermediários; já imóveis são o cálcio, o boro e o silício, entre outros.

## Macroelementos

São elementos essenciais requeridos pela planta em altas concentrações. Pertencem a estes grupos os seguintes elementos: N, P, K, Ca, Mg, S e silício, este último nem sempre. Estão fora deste grupo C, H e O, apesar de serem importantes componentes de metabolismo primário, como os carboidratos e as proteínas.

## Microelementos

São elementos essenciais para a planta, mas requeridos em pequenas quantidades (ppm = partes por milhão). Pertencem a este grupo os seguintes elementos: B, Cl, Cu, Fe, Mn, Mo, Zn e, ocasionalmente, Ni.

## Diagnóstico nutricional

A deficiência ou o excesso de qualquer um desses elementos minerais na planta pode ser diagnosticado por meio de análise visual primeiramente e depois por análise química avançada. Para tanto, podem ser utilizadas partes da planta como folhas, pecíolos, frutos, etc. Entretanto, técnicas de amostragem, como idade da folha, caules, elemento a ser analisado e quantidade de plantas, bem como o tipo de cultivo ou cultivar, devem ser preliminarmente bem determinadas.

## Equação de Michaelis-Menten

Dentro da nutrição mineral de plantas, o transporte de íons por meio das raízes pode ser estudado em termos de cinética enzimática. A equação relaciona hiperbolicamente a absorção de um determinado elemento (variável Y) com sua concentração do substrato (variável X). A constante  $k_m$  de Michaelis-Menten é igual à concentração do soluto que produz metade da taxa máxima de absorção do soluto, como, por exemplo, o potássio. Quanto menor o valor de  $k_m$ , maior é a afinidade dos sítios transportadores do soluto (por exemplo, potássio).

## Transportadores

São moléculas, normalmente proteínas, que se encontram localizadas na membrana celular ou tonoplasto, com determinada afinidade por ânions e cátions. Tais transportadores (canais) se ligam transitoriamente

aos íons, carregando-os para dentro ou para fora da membrana celular ou do vacúolo. Como muitas vezes este transporte é feito contra um gradiente de concentração (transporte ativo), há consumo de energia, por exemplo, com a intermediação de uma bomba de prótons. O  $k_m$  indicaria o grau de afinidade desses transportadores ou carregadores por determinado elemento (potássio, cálcio, cloro, etc.). Certos inibidores de respiração e da síntese de proteína poderiam afetar este tipo de transporte. Por outro lado, o uso de radioisótopos tem contribuído muito para elucidar este papel dos transportadores nas raízes e em geral na célula vegetal. Com o advento da biotecnologia, muitos dos genes que codificam estas proteínas estão sendo pesquisados.

## Clorose

Amarelecimento das folhas por falta de algum elemento essencial. Por exemplo, no caso de uma deficiência de nitrogênio, normalmente são as folhas inferiores da planta que apresentam este fenômeno; já no caso do ferro, são as folhas jovens, incluindo a nervura central, que apresentam clorose.

## Hidroponia

Sistema que consiste em cultivar planta em uma solução nutritiva com arejamento, no qual as raízes ficam submersas na solução, de forma contínua ou intermitente. O sistema tem permitido estabelecer cultivos comerciais (por exemplo, alface), bem como estudar em detalhes as necessidades nutricionais de uma planta evitando a complexidade do solo. Os sistemas hidropônicos têm sido usados frequentemente para se estabelecer curvas de concentração crítica dos elementos minerais a fim de se conhecer mais exatamente os requerimentos nutricionais das plantas.

## Concentração crítica

É a concentração de um nutriente um pouco abaixo da concentração que confere o maior crescimento ou produção. O conhecimento deste parâmetro é fundamental para aplicar corretamente doses de fertilizante, já que se forem colocados níveis muito abaixo da concentração crítica, a planta apresenta deficiência; pelo contrário, doses muito acima deste valor podem redundar em efeitos tóxicos para a planta, ou atingir o chamado consumo de luxo, pois doses maiores não representam mais estímulo para o crescimento e a produção.

## Necrose

Dano ou lesão do tecido de um órgão da planta, ocasionada por alguma deficiência mineral, agente mecânico ou fitopatológico. A necrose se diferencia da apoptose por não ser um evento de morte programada. No caso da folha, acarreta a produção de uma mancha de cor café, ocasionada pela presença de polifenóis, radicais livres, enzimas hidrolíticas, etc. No caso da raiz, a morte e a necrose, entre outros fatores, podem ser motivadas pela produção de etanol, ocasionada por uma hipoxia, ou seja, baixa disponibilidade de oxigênio.

## Simplasto

Sistema contínuo de comunicação célula-célula por meio do citoplasma via plasmodesmos. A água e os sais minerais da solução do solo ingressam por meio dos pelos radiculares e, via simplasto, chegam até as células do centro da raiz, onde, pelo xilema, alcançam as folhas pela corrente transpiratória. Entretanto, é bom considerar que, na interface celular entre o espaço livre do córtex radicular e o plasmalema, operam o transporte passivo – no solo - e o transporte ativo de íons, sendo este mais decisivo para a entrada de elementos – cátions e ânions no simplasto.

## Apoplasto

Sistema contínuo de comunicação célula-célula, mas por meio da parede celular. A água e os sais minerais contidos na solução do solo ingressam no pelo radicular e via parede celular chegam até a endoderme, onde, impedidos pela banda de Caspary, são forçados a penetrar na célula via simplasto, chegando até o xilema. Todavia, os íons presentes no apoplasto do córtex radicular podem ser considerados como parte da solução do solo pela via do intercâmbio catiônico com esta ou por difusão. Considerando-se o grande volume radicular das plantas, o apoplasto tem sua importância em termos de estoque de elementos minerais. No entanto, o simplasto como meio de transporte é muito mais rápido.

## H<sup>+</sup>-ATPase

Também conhecida como próton-ATPase ou bomba de próton, participa do transporte ativo de íons. É uma enzima que catalisa a hidrólise de ATP em ADP + H<sup>+</sup>. Assim, o fosfato resultante é capaz de fosforilar uma subunidade da enzima ao mesmo tempo em que o H<sup>+</sup> liberado é capaz de alterar o gradiente eletroquímico da célula, bombeando prótons de um lado a outro das membranas: plasmalema, mitocôndria, cloroplastos e tonoplastos. Dessa forma, condicionando muitas respostas fisiológicas da planta, como, por exemplo, entrada de íons ao simplasto radicular. No tonoplasto, ativa canais de fluxo de íons entre o citoplasma e o vacúolo, permitindo que este armazene diversas moléculas, inclusive contra um gradiente. Em função disso, também pode regular o ajuste osmótico do vacúolo, o que permite a entrada de água e facilita o crescimento da parede celular por acidificação, neste caso mediado pela auxina. Também pode influenciar o comportamento estomático e o crescimento apical dos tubos polínicos. A H<sup>+</sup>-ATPase apresenta isoformas diferentes conforme o tipo de tecidos: sementes, raízes, floema, folhas, etc., podendo ser ativada por vários fatores, tais como pH, hormônios, irradiância e patógenos. É uma proteína de membrana altamente complexa com várias cadeias peptídicas e tem um peso molecular aproximado de 750 kDa. É codificada por uma família com aproximadamente uma dezena de genes.

## Argila

São compostos de natureza coloidal existentes no solo, liberados por fragmentação das rochas. Sua natureza química está relacionada com silicatos associados a óxidos ou hidróxidos de alumínio ou de ferro. Em geral, estes silicatos formam microscópicas partículas, as quais lhe conferem uma grande superfície de adsorção em função de suas cargas negativas. Estas cargas negativas são de fundamental importância para as plantas, devido ao fato de que as argilas podem reter cátions (Ca<sup>++</sup>, Mg<sup>++</sup>, K<sup>+</sup>), que de outra maneira poderiam ser lixiviados do solo. No entanto, ânions como Cl<sup>-</sup> e NO<sub>3</sub><sup>-</sup> são repelidos. Toda esta dinâmica tem profunda influência na fertilidade do solo e na agricultura. Por sua capacidade de hidratação, as argilas tornam-se maleáveis e uma vez submetidas a altas temperaturas se caracterizam por sua dureza (tijolos, telhas, etc.). Em geral, o barro não é mais do que argilas hidratadas que, uma vez secas ao sol, tornam-se duras e compactas. As argilas, conforme sua composição química, podem ser classificadas em diferentes tipos. Outras partículas do solo são a areia e o silte, sendo que o tamanho das partículas de silte tem uma posição intermediária entre a areia (partícula grande) e a argila (partículas finas). Regiões de alta pluviosidade, como os trópicos, têm solos mais ácidos do que outras regiões porque os solos são lixiviados pelo excesso de chuva, e os cátions das argilas são gradualmente trocados por H<sup>+</sup>. Assim, resultam em solos mais ácidos, portanto muitos elementos tornam-se menos disponíveis para as plantas, sendo, assim, são solos poucos férteis. No caso da exuberância das florestas tropicais de clima quente e úmido, seu êxito reside na grossa camada de folhas e coloides orgânicos, humos existentes sobre o solo.

## Micorrizas

São fungos colonizadores de raízes das plantas, desempenhando um papel fundamental na sua nutrição, pela capacidade de absorver elementos minerais como o fósforo. São divididas em ectomicorrizas e arbusculares. As micorrizas do primeiro grupo colonizam apenas exteriormente, pois não penetram no córtex da raiz. Inclusive seu micélio se estende bem além dos limites da rizosfera. Já as segundas penetram e se alojam na raiz, inclusive formando vesículas e estruturas ramificadas. Este último tipo de micorriza é frequentemente encontrado em plantas herbáceas, enquanto que as ectomicorrizas preferem árvores, angiospermas ou gimnospermas. Trata-se de uma associação simbiótica porque o fungo proporciona elementos minerais e a planta carboidratos. Na agricultura e silvicultura, as micorrizas estão sendo intensamente estudadas e aplicadas. A simbiose ou micorrização é de tal modo regulada que plantas bem nutridas têm pouca tendência à simbiose, observado-se o contrário em plantas mal nutridas por habitar solos deficientes.

## Nitrato redutase

No processo de assimilação do nitrogênio pelas plantas, a transformação do nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) para nitrito (NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) é catalisado pela enzima nitrato redutase no citoplasma das células de raízes ou de folhas. É uma proteína que contém molibdênio (Mo<sup>+4+6</sup>), como grupo prostético, ou seja, a parte não proteica de uma enzima. A redução do nitrato para nitrito é uma oxidorredução, sendo o NADH ou NADPH os grupos envolvidos na transferência

de elétrons. Evidências experimentais mostram que nitratos, luz e carboidratos podem estimular a síntese de RNAm desta enzima. Por outro lado, um acúmulo anormal de nitrato nas raízes pode indicar deficiência deste microelemento no solo.

### Nitrito redutase

Como o íon nitrito é um íon muito reativo, tal composto é rapidamente compartimentalizado nos cloroplastos, na folha ou nos plastídios radiculares, sendo que nessas organelas a nitrito redutase reduz o nitrito a  $\text{NH}_4^+$ , na qual participa a ferredoxina reduzida como transportadora de elétrons. A nitrito redutase é uma proteína de aproximadamente 63 kd (quilodaltons) e contém como grupo prostético o ferro e o enxofre. A nitrito redutase, luz e sacarose são indutores de RNAm da nitrito redutase. Cabe destacar que a proporção de nitrato ou nitrogênio reduzido (amidas: glutamina, asparagina) ou ureídeos (alantoína, citrulina) na seiva do xilema depende da espécie de planta.

### Glutamato sintetase

Os vegetais transformam rapidamente o amônio da assimilação de nitrogênio em amidas, evitando o efeito tóxico do amônio. A via primária desta equação é a reação do glutamato com o amônio para dar uma molécula de glutamina, mediante a enzima glutamato sintetase (GS), reação na qual o ATP participa como fonte de energia. Também esta reação envolve a participação de cátions bivalentes como o  $\text{Mg}^{+2}$ ,  $\text{Mn}^{+2}$  ou  $\text{Co}^{+2}$ . A GS é uma proteína de aproximadamente 350 kd com 8 subunidades, existindo duas isoformas operando, uma no citoplasma e outra no cloroplasto ou nos plastídios radiculares. Outras enzimas que participam na assimilação do amônio é a GOGAT, produzindo 2 moléculas de glutamato; a glutamato desidrogenase, GDH que produz apenas uma molécula; e a asparagina sintetase (AS), que produz uma molécula de asparagina e uma de glutamato. Depois, por transferência dos grupos amino da glutamina a asparagina, bem como do glutamato, outros aminoácidos serão formados na planta.

### Fixação biológica de nitrogênio

Este conceito está relacionado com o fato de que muitas bactérias são capazes de captar diretamente o nitrogênio atmosférico e transformá-lo em amônio ( $\text{NH}_4^+$ ). Estas bactérias do solo podem ser de vida livre ou simbioses, ou seja, em associação com as raízes das plantas. O tipo mais comum de simbiose é entre leguminosas e bactérias do gênero *Rhizobium*, fenômeno de capital importância na agricultura, em que se pode observar que um hectare de alfafa (8 ton/ha) pode chegar a fixar 165 kg de nitrogênio na biomassa das plantas. Por outro lado, *Azolla* é uma samambaia aquática que pode entrar em simbiose com a cianobactéria *Anabaena*, a qual pode ter um grande impacto no cultivo do arroz de várzeas. Em câmbio, *Nostoc*, outra cianobactéria filamentosa, pode formar nódulos foliares em plantas do gênero *Gunnera*. Entre as bactérias de vida livre estão *Azotobacter* e *Clostridium*, aeróbica e anaeróbica, respectivamente. Por isso, incêndios florestais têm um tremendo impacto negativo na biologia do solo.

### Nitrogenase

Em *Rhizobium*, como nos outros fixadores, é a enzima que captura e catalisa a redução do  $\text{N}_2$  atmosférico para  $\text{NH}_3$  sob condições anaeróbicas. Em condições aeróbicas, em presença de  $\text{O}_2$ , a enzima perde eficiência. A redução do  $\text{N}_2$  implica transferência de 3 pares de elétrons e participação de 16 ATP com um  $\Delta G^0$  de  $-200 \text{ kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$ , mostrando com isso que a energia da fixação de  $\text{N}_2$  é complexa e conectada à respiração celular dos carboidratos. A nitrogenase é um complexo enzimático composto de 2 grupos polipeptídicos, um ligado ao Fe (ferro), com 2 cadeias polipeptídicas, e outro ligado ao Fe-Mo (molibdênio), com 4 subunidades ou cadeias polipeptídicas, sendo que ambos os grupos da enzima podem ser inibidos pela presença de  $\text{O}_2$ , portanto perdendo eficiência, por isso o caráter anaeróbico da reação. Inclusive nos fixadores de vida livre, carentes de heterocistos, a fixação se realiza preferencialmente em solos inundados, sob condição anaeróbica. A nitrogenase também pode catalisar naturalmente outras reações, como, por exemplo, a redução do acetileno para etileno, reação esta que é inclusive utilizada para quantificar a enzima por meio de cromatografia gasosa. Tal enzima também pode catalisar a reação  $\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2$  e  $\text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$ . Interessante notar que o molibdênio participa tanto na assimilação de nitrogênio como na sua fixação.

## Hidrogenase

Algumas bactérias do solo, entre elas *Rhizobium*, podem conter em seu arsenal genético a capacidade de codificar a enzima hidrogenase, que pode quebrar a molécula de  $H_2$  e assim gerar mais elétrons para a fixação do  $N_2$ , aumentando dessa forma a eficiência do sistema.

## Nódulos radiculares

Procariotos simbiotes, como *Rhizobium*, são capazes de induzir nódulos nas raízes de plantas hospedeiras, a partir da qual eles se alojam e processam a fixação de nitrogênio atmosférico. A infecção se inicia a partir dos pelos radiculares até o córtex da raiz (células tetraploides), onde estimulam a divisão celular para a indução do nódulo. Esta simbiose não é obrigatória, e a percentagem de nodulação depende de vários fatores: pH, temperatura do solo, umidade, presença de cálcio, microflora competitiva, genes nodulares do simbiote (nodA, nodB e nodC), bem como de isoflavonoides e lecitinas produzidas pela raiz. Uma vez acontecendo a simbiose em leguminosas como ervilha, trevo e fava, o nitrogênio é exportado na forma de amidas, glutamina ou asparagina. Por outro lado, leguminosas de origem tropical, tais como soja, amendoim e feijão, favorecem a produção de alantoína, ácido alantoico e citrulina, que, por meio do xilema, chegam às folhas das plantas, assegurando ao produtor rural uma boa economia em gasto com adubo nitrogenado.

## Mineralização do nitrogênio

Em geral, o nitrogênio do solo não se origina das rochas senão que do  $N_2$  atmosférico por meio de distintos processos biológicos. Assim, a decomposição da matéria orgânica pela microflora do solo e a formação de compostos inorgânicos,  $NH_3$ , denomina-se mineralização do nitrogênio. Mas o amônio, em presença de água, forma o íon amônio  $NH_4^+$ , pode ser assimilado pelas plantas e por microrganismos ou fixar-se na argila, evitando sua lixiviação para perfis mais profundos do solo ou simplesmente volatilizar-se. Contudo, em certas circunstâncias, a amonificação pode representar uma perda considerável de  $NH_3$  do solo para a atmosfera, especialmente a partir da ureia,  $CO(NH_2)_2$ , usada como adubação, mas neste caso com a participação da urease.

## Nitrificação

O processo mediante o qual o amônio se transforma em nitrato denomina-se nitrificação. Este é um processo biológico que se realiza em 2 etapas. Em síntese, na primeira etapa, Nitrosomonas, uma bactéria gram-negativa, conduz o  $NH_4^+$  para  $NO_2^- + H^+$ . Na segunda, Nitrobacter, também gram-negativa, transforma o  $NO_2^-$  em  $NO_3^- + H^+$ . No primeiro caso, há uma produção de 9 ATP, e no segundo 2,5; ou seja, em termos energéticos os valores são baixos se comparados aos produzidos por um mol de glucose (38 ATP). Por outro lado, no primeiro caso, o estado de oxidação do nitrogênio muda de -3 para +3, e no segundo de +3 para -5. Pela liberação de prótons na equação, o processo de nitrificação torna o solo mais ácido, especialmente em solos pouco tamponados. Os nitratos formados são ânions bastante móveis no solo, especialmente em áreas chuvosas, pelo que a lixiviação é uma ameaça para a agricultura, bem como para os rios e lagos pelo problema da eutrofização.

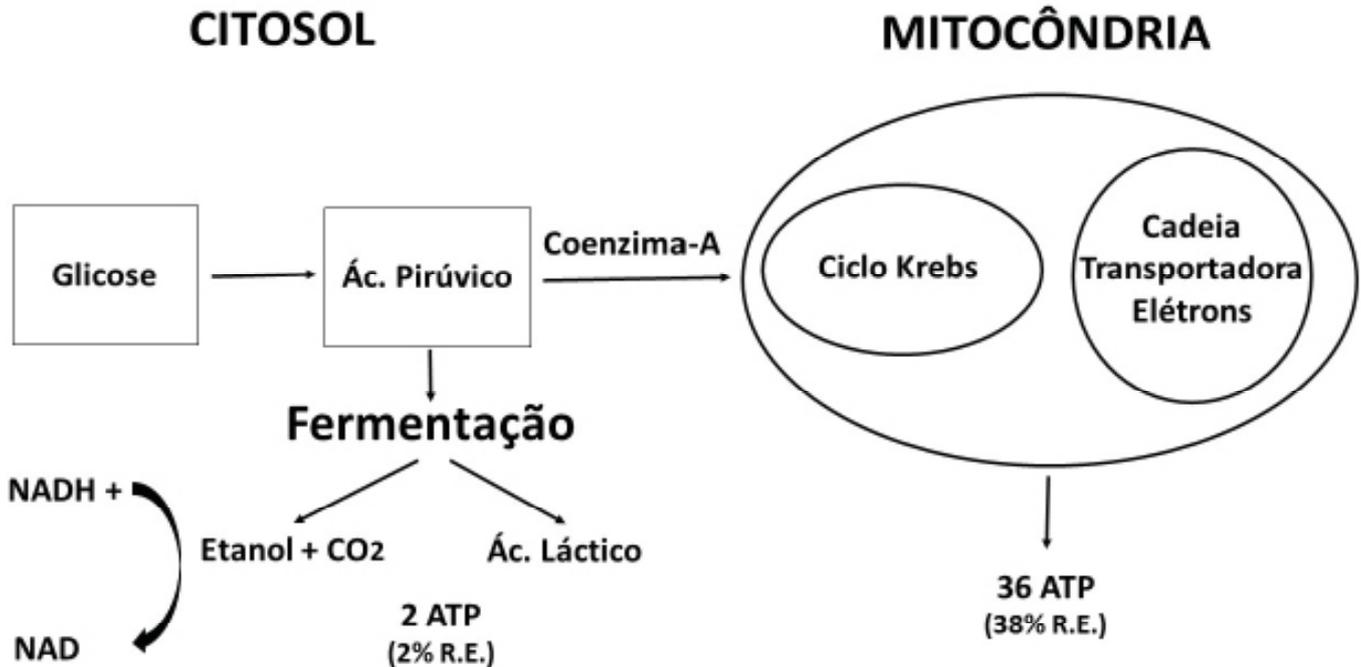
## Denitrificação

Nos casos em que a tensão de  $O_2$  é baixa nos macro e microporos do solo e se houver uma alta concentração de nitratos, ocorre a denitrificação, entendida como um processo de perda de nitrogênio. Todavia, a denitrificação pode ser definida como um processo no qual o nitrato substitui o oxigênio como aceptor de elétrons na respiração de muitos microrganismos, tais como *Pseudomonas aeruginosa*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus lichiniformis* e *Thiobacillus denitrificans*. Por outro lado, se a nitrificação abaixa o pH do solo, a denitrificação tende a aumentar pela tendência de formação de  $OH^-$  durante o processo. Na denitrificação, o nitrato se volatiliza como  $NO_2$ ,  $NO$ ,  $N_2O$  ou  $N_2$ . Do ponto de vista ambiental, a denitrificação pode contribuir para a diminuição da concentração de ozônio na estratosfera, uma vez que o óxido nitroso ( $N_2O$ ) é oxidado a óxido nítrico ( $NO$ ) e este reage com o  $O_3$  para formar  $NO_2 + O_2$ .

## Respiração Celular

A respiração é um processo biológico em que compostos reduzidos são oxidados de maneira controlada, havendo a produção de energia prontamente utilizável, o ATP, para manutenção e crescimento da planta. Além do ATP, o processo respiratório gera intermediários que são utilizados na síntese de muitos outros compostos, como, por exemplo, os aminoácidos.

Foto: Luis Pedro Barrueto Cid.



**Figura 4.** Síntese esquemática respiratória de uma célula vegetal no citoplasma e na mitocôndria. Destaca-se o baixo rendimento energético da respiração anaeróbica (fermentação) em relação à respiração aeróbica ou mitocondrial.

A energia proveniente do processo respiratório não é liberada de uma só vez, mas paulatinamente, numa sequência de reações químicas. As reações podem ser divididas em três passos: glicólise, ciclo do ácido tricarbônico (também conhecido por ciclo de Krebs) e cadeia de transporte de elétrons (CTE).

Embora a glicose seja o substrato básico da respiração, outros compostos podem ser utilizados, como outros açúcares, lipídios, ácidos orgânicos e proteínas. A glicólise, que transcorre numa sequência de 10 etapas, ocorre no citosol de todos os organismos vivos e é evolutivamente o mais primitivo dos três estágios da respiração. Nesta fase, a glicose é convertida em 2 moléculas de piruvato sem que haja demanda de oxigênio; é, portanto, um processo anaeróbico.

Por sua vez, o piruvato, ainda com aproximadamente 80% da energia da glicose, é transportado para dentro das mitocôndrias e, após uma sequência de reações, há formação de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  e energia. Eventualmente, em condições de estresse, o piruvato é convertido em etanol e  $\text{CO}_2$  no citosol, num processo conhecido como fermentação alcoólica. Neste processo, há geração de energia, porém com menor rendimento do que a mitocondrial.

Assim, o processo respiratório é essencial para qualquer célula vegetal e constitui, como se costuma dizer, a bateria energética da célula, que permite a manutenção, o crescimento e o desenvolvimento das plantas, como veremos no presente tópico e nos subsequentes.

### Respiração

Em termos gerais, ou seja, tanto para a célula animal como para a célula vegetal, a respiração é o processo pelo qual a glicose, produto da fotossíntese, é oxidada para produzir  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$  e ATP. Esse processo

metabólico consta de duas etapas: a glicólise e o ciclo de Krebs. Enquanto a primeira opera no citoplasma celular, a segunda opera na mitocôndria.

## Glicólise

Na glicólise e ausência de  $O_2$ , a glucose é oxidada até a formação de duas moléculas de ácido pirúvico, com produção e consumo de 4 e 2 moléculas de ATP, respectivamente, e, paralelamente, geração de 2 moléculas de NADH.

## Ciclo de Krebs

Na mitocôndria, o ácido pirúvico é oxidado e libera  $CO_2$  e acetil-CoA, reação catalisada por um complexo enzimático formado por 3 enzimas e 5 grupos prostéticos diferentes, entre eles a tiamina e o ácido pantotênico. O ciclo opera na matriz da mitocôndria. O ciclo se inicia quando um grupo acetil ( $CH_3-CO$ ) doado pelo acetil-CoA, ( $CH_3-CO-S-CoA$ ) reage com o oxaloacetato (4C) para originar citrato (6C), reação esta catalisada pela citrato sintase. Então vão sucedendo vários ácidos até regenerar oxaloacetato, o qual reage inúmeras vezes com o grupo acetil CoA. A velocidade do ciclo depende de vários fatores, entre eles a disponibilidade de acetil CoA, proveniente do ácido pirúvico ou da beta oxidação dos ácidos graxos. O balanço final da oxidação do grupo acetil pelo ciclo de Krebs é a liberação de  $2CO_2$ , e este é o  $CO_2$  da respiração celular. Por outro lado, em cada volta do ciclo há também liberação de 1 ATP, 1  $FADH_2$  e 3 NADH, os quais contêm elétrons com alto conteúdo energético, que entram na cadeia transportadora de elétrons, a qual transporta estes elétrons para o oxigênio molecular. Entretanto, é necessário destacar que o ciclo também pode prover moléculas precursoras, por exemplo, para a síntese de alguns aminoácidos (reações anapleróticas).

## Cadeia de transporte de elétrons e fosforilação oxidativa

Esta é a terceira etapa da respiração celular e ocorre no lado interno da membrana interna mitocondrial. Nesta etapa, o NADH entrega sua carga de prótons a vários citocromos (ferro-proteínas), até que ao final o citocromo  $aa_3$  libera 4  $H^+$ , a esta altura pobre em energia, ao oxigênio molecular, reduzindo-o, para a formação de uma molécula de água. Para cada NADH que entra na cadeia de transporte de elétrons, são formados 3 ATP, e isso é o que se traduz por fosforilação oxidativa. Entretanto, cabe assinalar que nem sempre o  $O_2$  é completamente reduzido na mitocôndria. Se receber 2  $H^+$ , formará  $H_2O_2$ ; se receber apenas um, produzirá o radical superóxido  $O_2^-$ , sendo que ambas as moléculas são tóxicas para as células, especialmente para as membranas celulares (ácidos graxos); por isso, as células possuem catalase e superóxido dismutase, duas enzimas que, respectivamente, neutralizam esses substratos.

## Respiração anaeróbica ou fermentação

A fermentação é produzida quando no ambiente celular não está presente o oxigênio ou a tensão de oxigênio é muito baixa. Neste caso, o ácido pirúvico é convertido em etanol ou ácido láctico, com a consequente formação de  $NAD^+$ , para que não sejam interrompidas a glicólise e a formação de ATP. Como a cadeia de transporte de elétrons está parada por falta de  $O_2$ , não há produção de  $NAD^+$ ; então cabe à fermentação regenerar o  $NAD^+$  a partir de NADH da glicólise. Nas plantas e nos microrganismos, foram encontrados ambos os produtos do ácido pirúvico. Mas na célula animal a fermentação láctica é a única presente. No caso famoso da fermentação alcoólica pelas leveduras, o ácido pirúvico é oxidado a aldeído acético +  $CO_2$  pela piruvato descarboxilase, uma enzima ligada à tiamina pirofosfato (vitamina B1), sendo que este aldeído é reduzido a etanol por outra enzima famosa, a desidrogenase alcoólica, com a formação de  $NAD^+$ . Algumas plantas em suas raízes podem apresentar fermentação alcoólica quando imersas em água, como, por exemplo, durante inundação no campo. Outras, por sua vez, têm raízes anatomicamente mais adaptadas. Algumas plantas (família Araceae) podem reduzir o  $O_2$  diretamente do  $NADH^+$  sem produzir formação de ATP, liberando calor ao meio ambiente, inclusive chegando a derreter a neve ao redor.

## Rendimento energético da respiração aeróbica

Na respiração aeróbica, há um rendimento líquido de 36 ATP, 262 kcal, o que equivale a aproximadamente 38% da combustão de um mol de glucose, 686 kcal. Os 62% de energia restantes se perdem como calor. Os

38% não são um valor alto de rendimento energético, mas parece razoável quando comparado à eficiência de um motor a gasolina, cujo rendimento é de aproximadamente 25%, com 75% de perda na forma de calor e outros subprodutos como CO e CO<sub>2</sub>. A respiração anaeróbica apresenta rendimento energético de 2%, isto porque a conversão de piruvato a etanol não produz ATP adicional ao da glicólise, que é de 2 ATP líquidos, 14 kcal. Por isso, as leveduras são eficientes produtoras de etanol, já que, para compensar seu baixo rendimento energético, metabolizam rapidamente a glucose e o ácido pirúvico em etanol.

### Inibidores da respiração

Durante a fosforilação oxidativa, é gerado fluxo de elétrons de moléculas redutoras, como NADH<sup>+</sup>, para moléculas aceptoras oxidantes, tais como ubiquinona, citocromos e O<sub>2</sub>. Este transporte de elétrons é um jogo de oxidorredução e constitui a *alma mater* das reações celulares e da lógica da vida molecular. Dentro dessa lógica, é possível bloquear o fluxo de elétrons, paralisando assim a respiração. Entre estas substâncias, existe a rotenona, um potente inibidor da transferência de elétrons do NADH<sup>+</sup> para a ubiquinona. Este princípio ativo se encontra presente nas raízes da leguminosa tropical *Lonchocarpus utilis*. Pela sua ação tóxica, tem sido utilizada como inseticida nas plantações de banana e contra o mosquito transmissor da malária. Outro inibidor é o antibiótico Antimicina A, produzido por *Streptomyces griseus*, o qual inibe a transferência de elétrons da ubiquinona para o citocromo c. O cianeto e o monóxido de carbono são potentes inibidores da respiração e bloqueiam a transferência de elétrons do citocromo aa<sub>3</sub> para o O<sub>2</sub>. Até os dias atuais, foram descobertos muitos outros inibidores cuja natureza vai desde reagentes químicos, fármacos, contaminantes ambientais e herbicidas. Este tipo de estudo tem ajudado muito a quantificação do consumo de oxigênio por preparados in vitro de mitocôndrias, utilizando-se eletrodo de oxigênio.

### Metabólitos secundários

Moléculas como carboidratos, proteínas, lipídios e ácidos nucleicos são considerados metabólitos primários porque são fundamentais para o crescimento e desenvolvimento dos seres vivos. Em oposição a este conceito, está o de metabólito secundário, pois, sendo estes compostos importantes para a planta, não são fundamentais para o seu crescimento e desenvolvimento. Por exemplo, algumas euforbiáceas, como a mandioca (*Manihot esculenta*), apresentam em suas raízes um alto conteúdo de linamarina, um glicosídeo cianogênico altamente tóxico para humanos e animais. Por transformação genética, este composto poderia ser suprimido e a planta continuaria vivendo normalmente em função de se tratar de um metabólito secundário, inclusive com a consequente vantagem para a agricultura e os consumidores, principalmente das regiões tropicais. Os compostos secundários constituem um vasto grupo de compostos químicos dentro do reino vegetal.

### Compostos fenólicos

Os compostos fenólicos são metabólitos secundários e constituem um dos mais abundantes grupos de substâncias dentro da planta. Já foram identificados cerca de dez mil compostos diferentes, e se calcula que 40% do carbono que circula na biosfera seja sob esta forma. Sua via de síntese são os fenilpropanoides a partir da fenilalanina. São encontrados na parede celular (lignina) ou no vacúolo das flores e dos frutos, como é o caso das antocianinas, dando pigmentação a essas estruturas. Ao contrário da clorofila, as antocianinas são pigmentos vacuolares das células epidérmicas, solúveis em água e sensíveis a pH, e sua cor está relacionada com a hidroxilação do anel B de sua molécula. Os gerânios, bem como os morangos, são ricos em pelargonidina, e as pétalas vermelhas das rosas são ricas em cianina. Os isoflavonoides são também fenilpropanoides e sua função está relacionada com a defesa da planta, especialmente na família das leguminosas. As fitoalexinas são isoflavonoides que têm uma função antimicrobiana. Normalmente, o fungo presente no tecido da planta desencadeia a formação de elicitores, os quais estimulam a síntese de RNAm relacionados com a indução de fitoalexinas. Os taninos também formam parte dos fenóis e são abundantes na casca das árvores, nos frutos imaturos e nas folhas. São muito utilizados na indústria de couros. Em geral, os fenóis constituem um sério problema na extração de proteínas e ácidos nucleicos em laboratório. Na natureza, eles finalmente se incorporam ao solo pela abscisão das folhas e podem passar a ter função alelopática, inibindo, por exemplo, a germinação de sementes. Cabe assinalar que, por esta rota ser iniciada por um aminoácido aromático (a fenilalanina), o herbicida glifosato, de amplo espectro, pode ser letal para as plantas, já que bloqueia a síntese de aminoácidos aromáticos.

## Alcaloides

São uma variedade de compostos relacionados com os aminoácidos aromáticos heterocíclicos (fenilalanina, triptofano, tirosina) e outros como lisina e arginina, portanto com a presença de nitrogênio em sua estrutura molecular. Entre os representantes deste grupo estão a cafeína, nicotina, efedrina, cocaína, colchicina, morfina, etc. Muitos deles têm importância na medicina por seu efeito na mente e na dor (psicoativos).

## Terpenos

São hidrocarbonetos cuja unidade estrutural é o isopreno, molécula esta composta por 5 carbonos, por isso denominada monômero. Estes monômeros são capazes de formar grandes polímeros como o látex. Em outros casos, constituem polímeros mais discretos, com um número variável de átomos de carbono e com nome específico. Assim, com 10 carbonos são denominados monoterpenos; com 15, sesquiterpenos; com 20, diterpenos; com 30, triterpenos; e com 40, tetraterpenos, ou seja, 8 unidades de isopreno. Na natureza, podem estar relacionados com aromas (menta, resinas, óleos essenciais), defesa (inseticidas), síntese de hormônios vegetais (ácido abscísico, citocininas e giberelinas) ou pigmentos (carotenoides). Nos bosques de pinheiro, eucalipto e horta, o ambiente fica impregnado de sua presença; é o que se denomina de COV: compostos orgânicos voláteis.

## Fotossíntese

A fotossíntese é um processo físico-químico que ocorre em organismos clorofilados, como é o caso de plantas, algas e algumas bactérias. Como o próprio nome indica, a fotossíntese é o processo pelo qual substâncias orgânicas, como a glucose, a sacarose e o amido, são sintetizadas a partir de  $\text{CO}_2$  e água, na presença de luz, principalmente no comprimento de onda entre 400 e 600 nm. A fórmula básica da fotossíntese nas plantas pode ser descrita como:  $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{luz} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ .

Foto: Luis Pedro Barrueto Cid.



**Figura 5.** Na planta, a fotossíntese é um processo complexo, na qual luz, água e  $\text{CO}_2$  convergem para a síntese de carboidratos e biomassa, produtos estes que dependem do tipo de planta: C3 ou C4.

Para que possa ser utilizada no processo de síntese de açúcares, a luz é antes absorvida por pigmentos, entre eles clorofila a e b, e sua energia transferida para uma série de substâncias, que constituem uma cadeia de transporte unidirecional de elétrons (fosforilação não cíclica e fluxo não cíclico de elétrons), resultando ao final desse processo na síntese de 6 ATP e 6 NADPH<sub>2</sub>, sendo que, no final de contas, esses elétrons provêm da quebra oxidativa da água pela fotólise.

ATP e NADPH<sub>2</sub> são as moléculas ricas em energia que irão permitir a fixação de CO<sub>2</sub> na segunda fase da fotossíntese (ciclo de Calvin), em moléculas orgânicas complexas como os açúcares e o amido. Da mesma forma, na fotólise, grande parte – senão todo – do oxigênio presente no ar é proveniente da água.

A fotossíntese, da mesma forma que a respiração, produz uma série de compostos intermediários que são normalmente utilizados na síntese de uma miríade de substâncias. Diz-se, então, que os processos respiratório e fotossintético são fontes importantes de esqueletos carbônicos, que permitem um adequado funcionamento da maquinaria química celular.

A fotossíntese, sem nenhum exagero, constitui o mais importante conjunto de reações químicas do nosso planeta. Estima-se que anualmente os organismos fotossintetizantes produzem ao redor de 200 bilhões de toneladas de açúcares. Por isso, a fotossíntese é a fonte primária de compostos orgânicos altamente energéticos, os quais permitem que a vida na Terra subsista e continue seu processo evolutivo.

Os cloroplastos, essas microscópicas organelas, como constituintes das células eucarióticas no reino vegetal, são importantes para a vida ao canalizar, via biosfera, a energia solar nas diversas cadeias produtivas dos ecossistemas. No presente tópico, fotossíntese e conceitos afins serão abordados.

## Sol

É a estrela do nosso sistema solar e a fonte de calor e luz para o nosso planeta. Historicamente, pertence ao grego Aristarco de Samos a honra de haver reconhecido que o sol é o centro do nosso sistema planetário e não a Terra, como foi proclamado por Aristóteles. Nossa estrela tem um diâmetro aproximado de 1.400.000 km, isto é, mais do que o triplo da distância da Terra à Lua. No entanto, este diâmetro não é fixo, mas oscilante, contraindo-se e expandindo-se através dos anos. A massa do sol é aproximadamente 300 mil vezes superior à da Terra. A uma distância de aproximadamente 150 milhões de km, sua luz demora cerca de 8 minutos para chegar até à Terra; mesmo assim, este planeta recebe apenas uma ínfima fração de luz e, desta, uma fração reduzida é usada na fotossíntese (1-5%).

## Energia solar

O descobrimento das reações nucleares elucidou a origem da energia solar. Em síntese, durante estas reações 4 núcleos de hidrogênio se fundem para gerar um núcleo de hélio mais fótons e neutrinos. Esta reação de fusão nuclear é tão energética que se estima que um grama de hidrogênio convertido em hélio produziria algo como 300.000 KWh e evidencia dramaticamente a quantidade de energia armazenada no núcleo dos átomos. Estima-se que no centro do sol faça uma temperatura de 20 milhões de graus Celsius, contra aproximadamente 5.000 graus da fotosfera, de onde sai a maior parte da luz que chega até à Terra. Por outro lado, a informação disponível é que os fótons produzidos no núcleo do sol pelas reações de fusão demorariam 2 milhões de anos para emergir pela fotosfera, enquanto que os neutrinos demorariam apenas 2 segundos. A energia emitida pelo sol é de aproximadamente  $7 \times 10^{27} \text{ J.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; no entanto, a quantidade de energia fotossinteticamente ativa (PAR) que chega à parte superior da estratosfera terrestre é de aproximadamente  $1.373 \text{ J.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , ou algo equivalente a  $2.000 \text{ umol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de fótons. A energia que chega a Brasília, por exemplo, deve apresentar valores entre 400 a 800  $\text{J.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , dependendo da quantidade de nuvens presentes, da hora do dia e da estação do ano, além da reflexão.

## Fotossíntese

Literalmente, significa a síntese de compostos orgânicos a partir de CO<sub>2</sub>, com a utilização da energia luminosa do sol. Nesse processo, normalmente se distinguem a fase clara e a fase escura. Na fase clara, as moléculas

de água são quebradas e, deste poder redutor, são formados ATP e NADPH<sup>+</sup>. Na fase escura, utilizando esse poder redutor, a planta fixa CO<sub>2</sub> (redução da molécula de CO<sub>2</sub>), por meio do ciclo de Calvin, para a formação dos carboidratos. Enquanto a primeira fase ocorre no tilacoide do cloroplasto, a segunda ocorre no estroma.

## Luz

É uma forma de energia radiante que resulta da superposição de uma onda elétrica e outra magnética oscilando em um ângulo de 90°, uma em relação à outra, e viajando a uma velocidade de  $3 \times 10^8 \text{ m.s}^{-1}$ . O espectro eletromagnético compreende, além da luz (espectro visível), a radiação ultravioleta, o raio X e raio gama, por um lado, e por outro os raios infravermelhos e ondas mais longas, semelhantes às ondas de rádio e TV. O que chamamos vulgarmente de luz é apenas a parte visível do espectro, sendo que o resto é imperceptível aos nossos olhos. A parte visível do espectro compreende um comprimento de onda ( $\lambda$ ) que varia entre 400 e 700 nm (nm = nanômetros) e é justamente a faixa energeticamente ativa para a fotossíntese: PAR (*Photosynthetically active radiation*). Em termos práticos, esta faixa compreende as cores do arco-íris. Um comprimento de onda de 1.000 nm já é imperceptível ao olho humano e para nós é escuro. Cabe destacar que existe uma relação inversa entre o comprimento de onda e a frequência. Assim, pequenos comprimentos de onda são altamente perigosos para a vida, pois, por terem alta frequência, são mais penetrantes e alteram a estrutura das moléculas orgânicas como o DNA e a clorofila.

## Fóton

A luz ou energia radiante é um fenômeno de natureza dual, ou seja, de onda e partícula. Tais partículas seriam pequenos pacotes de energia e não de matéria, cujo nome é fóton, e esta característica diferencia os fótons das grandes famílias de partículas elementares na natureza que formam os átomos da matéria: os quarks e os léptons, que possuem massa. Quais as características e a origem dessa massa e por que apenas os fótons têm massa zero são, todavia, interrogações no campo da física, mesmo frente à descoberta do bóson de Higgs. As características energéticas do fóton variam conforme o comprimento de onda e a frequência da onda. Assim, um fóton de raios X tem muito mais energia do que um fóton de luz azul, e este tem mais energia do que um fóton de luz vermelha. Por outro lado, a biologia já demonstrou que os fótons de raios X são mutagênicos. Atualmente, aceita-se que são necessários aproximadamente 8 fótons de luz para reduzir a molécula de CO<sub>2</sub> a carboidrato e produzir uma molécula de O<sub>2</sub>.

## Irradiância

É a energia luminosa que incide sobre uma superfície; portanto, diferente do conceito de intensidade, que se refere à luz emitida por uma fonte luminosa. A unidade de energia pode ser dada em kcal, Einstein, kJoul/Einstein, Wm<sup>-2</sup>. Um Einstein é um mol de fótons, ou seja,  $6,0 \times 10^{23}$  fótons. A irradiância também pode ser expressa em quantidades de fótons:  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  ( $\mu\text{mol}$  = micromoles de fótons; m = metro; s = segundo) e cal/cm<sup>2</sup>min<sup>-1</sup>. Por exemplo, a luz azul de 425-490 nm tem aproximadamente 274 kJoul/Einstein (274 kJmol<sup>-1</sup>). A luz vermelha de 640-700 nm tem 181 kJoul/Einstein (181 kJmol<sup>-1</sup>). É bom observar que, frente a um dado valor de energia luminosa, por exemplo, 1,6 cal cm<sup>2</sup>min<sup>-1</sup> (valor alto), aproximadamente 47% dessa irradiância está na forma de 400 a 700 nm; portanto, nem toda a irradiância que chega à planta é aproveitada para fotossíntese. Em termos de fotossíntese, é frequente falar de densidade de fluxo de fótons (PPFD = *Photosynthetic photo flux density*), normalmente expresso em  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

## Fluorescência

É a propriedade de alguns átomos de absorver a luz de um comprimento de onda determinado e, depois de um breve intervalo, reemitir na forma de um comprimento de onda maior (menor energia). A fluorescência, em essência, é uma relação de excitação/emissão dos elétrons das camadas mais externas dos átomos que saem de um estado energético básico (G<sub>0</sub>) para um estado excitado (S<sub>1</sub>) e depois retornam para G<sub>0</sub> após um breve período. No tocante à fotossíntese, à medida que os elétrons da molécula de clorofila, impactados pelos fótons solares, vão retornando a seu estado basal, a energia liberada vai sendo transferida para moléculas vizinhas, bem como parte dessa energia escapa via fluorescência, não sendo esta energia aproveitada para a fotossíntese.

## Antena

Os tilacoides constituem o sistema membranosos do cloroplasto sobre o qual se inserem as moléculas de clorofila, carotenoides e proteínas LHC (*Light harvesting complex proteins*). Do ponto de vista funcional, as moléculas de clorofila se agrupam em fotossistemas que trabalham em conjunto para a captação de fótons, especialmente os da luz vermelha e azul. Cada fotossistema é composto por aproximadamente 200 moléculas de clorofila e 50 de carotenoides, que canalizam os fótons incidentes até um ponto focal do fotossistema chamado centro de reação. Esse sistema ordenado de moléculas de clorofila que canaliza os fótons até o centro de reação é o que se denomina complexo antena. No centro da reação, basicamente é encontrada clorofila a e mais algumas proteínas específicas, enquanto que no resto do complexo são encontradas clorofila a, b e carotenoides, formando uma rede coletora de fótons. Nos centros de reação, a energia luminosa dos fótons é transformada em energia química. Existem dois sistemas de antenas, um trabalhando na faixa de 680 nm (P2) e outro na faixa de 700 nm (P1). No primeiro, é processada a fotólise da água e ocorre a liberação de elétrons para a síntese de ATP; no segundo, ocorre a liberação sistemática de elétrons para a síntese de NADPH, elétrons estes procedentes do P2, ou seja, da quebra oxidativa da molécula de água, quebra esta com participação de magnésio, cloro e cálcio.

## Clorofila

É um pigmento que absorve luz, principalmente nos comprimentos de onda do azul e do vermelho; sendo assim, os outros comprimentos de onda são refletidos, notadamente o verde, o que explica a cor verde das folhas. O modo de absorção da luz por um pigmento recebe o nome de espectro de absorção e reflete a capacidade dos diferentes comprimentos de onda num dado processo, neste caso na fotossíntese. Comparando-se o espectro de absorção da clorofila com seu espectro de ação, chega-se à conclusão que a clorofila é o principal pigmento da fotossíntese. Quimicamente, a clorofila está constituída por 4 anéis pirrólicos unidos centralizado por um átomo de magnésio, sendo que a molécula em si está ligada a um hidrocarboneto de 23 átomos de carbono, que é importante na fixação da clorofila nos tilacoides. A via biossintética da clorofila é complexa, mas sabe-se que o ácido glutâmico e o ácido 5-aminolevulínico estão entre os precursores da posterior configuração pirrólica. A respeito deste ácido, é bom lembrar que ele também participa na síntese da parte não proteica do fitocromo. Existem vários tipos de clorofilas, denominadas, por exemplo, a, b e c. A clorofila a é a mais universal e está presente em todas as plantas, algas e cianobactérias. A clorofila b é um pigmento acessório, presente nas plantas, mas não em todas as algas. Nas plantas, a clorofila b é geralmente 1/3 da quantidade de clorofila a e seu papel está mais ligado à transferência de fótons para a clorofila a, pelo qual é importante em momentos de baixa luminosidade. A diferença molecular entre clorofila a e b é mínima e está centrada na presença de um grupo  $\text{CH}_3$  na clorofila a, na posição em que a clorofila b possui um grupo aldeído, CHO. A clorofila c está presente nas algas marrons e diatomáceas, substituindo a clorofila b. As bactérias púrpuras ou sulfurosas não podem obter os elétrons da oxidação da água, portanto não liberam  $\text{O}_2$ ; elas não têm clorofila como tal, mas apenas bacterioclorofilas.

## Carotenoides

Os carotenoides são pigmentos acessórios da clorofila – portanto, da antena – e cooperam na captura e transferência de fótons para a clorofila a, bem como na dissipação do excesso de irradiância (azul) e, dessa forma, favorecem a proteção do cloroplasto contra a formação de peróxidos (uma forma altamente reativa de oxigênio), evitando a foto-oxidação da clorofila. Mas os carotenoides estão presentes nos cloroplastos e também nas raízes e nos frutos. Os carotenoides são moléculas compostas de 40 carbonos, de natureza terpenoides, e compreendem duas famílias de pigmentos (os carotenos e as xantofilas), sendo que a molécula dos carotenoides não possui oxigênio como a das xantofilas. Os carotenoides são predominantemente laranja e vermelho, sendo o  $\beta$ -caroteno da raiz da cenoura o mais representativo por ser precursor da vitamina A. Licopeno é o caroteno vermelho do tomate e da melancia. No grupo das xantofilas, que são pigmentos amarelos, estão a luteína, zeaxantina e violaxantina. No outono, quando a destruição da clorofila começa a acontecer na folhagem das árvores, surgem as cores vistosas dos carotenoides: amarelo, alaranjado ou vermelho. Os carotenoides estão na rota metabólica da síntese de importantes hormônios, como giberelinas e ácido abscísico.

## Esquema Z

É um modelo que representa a transferência de elétrons da água até o NADP por meio de 2 cadeias transportadoras de elétrons entre o fotossistema 2 (P2),  $P_{680}$  e o fotossistema 1 (P1),  $P_{700}$ , em um fluxo não cíclico de elétrons.  $P_{680}$  e  $P_{700}$  fazem referência em nanômetros aos picos máximos de absorção de fótons da clorofila nos 2 complexos de antenas. A essência do esquema é transferir elétrons energizados, com perdas graduais de excitação, por meio das cadeias transportadoras de elétrons cujos elementos oxidam e reduzem alternativamente. O sistema funciona assim: o fotossistema 1, excitado pela luz incidente, libera elétrons que circulam por uma via de transporte de elétrons de ferredoxina até o NADP. Nessas circunstâncias, o fotossistema 1 fica deficiente de elétrons, mas logra repô-los por meio de um fluxo constante via fotossistema 2, que, por sua vez, repõe a partir da fotólise da água. Nesse deslocamento de elétrons a partir da água até o fotossistema 1, há uma diminuição gradual do gradiente energético dos elétrons, o qual é aproveitado na formação de ATP. O ATP também pode ser formado no chamado fluxo cíclico de elétrons, mas neste caso os elétrons são desviados para a parte final da cadeia transportadora de elétrons existente entre o fotossistema 2 e o 1, não havendo, portanto, formação de NADPH nem liberação de  $O_2$ . De qualquer maneira, dentro de um balanço geral, para cada 6 pares de elétrons que circulam pelos dois sistemas de transporte de elétrons são formados 6 ATP e 6 NADPH<sup>+</sup>. No entanto, a eficiência do processo ainda é limitada, pois apenas 30% da energia envolvida no processo é utilizada na formação de poder redutor. Não devemos esquecer que a fluorescência é uma fuga de energia sem retorno para a fotossíntese.

## Estômato

Interessante notar que, em grego, estoma significa boca e expressa a ideia de um espaço virtual, porque, conforme os estômatos estejam abertos ou fechados, o espaço desaparece. O estômato é uma estrutura epidérmica da folha e em geral representa um espaço rodeado por duas células fechadas ou células-guarda, as quais possuem cloroplastos. Em geral os estômatos são mais abundantes na face abaxial das folhas do que na adaxial, e seu número por  $cm^2$  pode variar. Nas folhas de monocotiledôneas, os estômatos se apresentam em filas paralelas e não dispersos sobre a epiderme, como nas folhas das dicotiledôneas. Conforme a turgescência das células oclusivas, o volume destas varia e com isso o estômato pode estar aberto ou fechado, permitindo ou não a passagem de  $CO_2$  para a câmara estomática, permitindo ou não a transpiração ou perda de água pela folha. Em geral, a perda de moléculas de água é maior do que a entrada de moléculas de  $CO_2$ . Isto ocorre porque este gás apresenta uma série de resistências à sua difusão até chegar ao estroma do cloroplasto. A proporção entre a assimilação de  $CO_2$  e transpiração pode ser um interessante parâmetro no estudo da resistência à seca. Este parâmetro é chamado de eficiência no uso de água pela planta. O mecanismo estomático de abertura e fechamento é complexo. Em geral, durante o dia os estômatos permanecem abertos e à noite ficam fechados. Vários fatores podem acionar esse mecanismo nas células-guarda: potencial hídrico da planta, ácido abscísico, óxido nítrico, bomba de prótons, níveis de íons de potássio, cloro, malato, além de sacarose, zeaxantina e luz azul ( $71 \text{ kcal mol}^{-1}$ ). Os estômatos também podem ser a via de penetração de muitos fungos biotróficos, que causam enormes problemas fitossanitários.

## Ciclo de Calvin

É o ciclo de reações químicas no qual ocorre a redução do  $CO_2$  a carboidratos mediante a ação da enzima rubisco ou ribulose bifosfato carboxilase no cloroplasto. Esta enzima é a proteína mais abundante do planeta Terra. Esta assimilação de  $CO_2$  representa a fase escura da fotossíntese, a qual está acoplada à fase clara ou luminosa por meio do uso de ATP e NADPH<sup>+</sup> gerado nesta última. Em essência, no ciclo uma pentose (ribulose 1,5 bifosfato) reage com o  $CO_2$  do ar para gerar transitoriamente uma molécula de ácido fosfoglicérico e, a seguir, duas moléculas de gliceraldeído-3-fosfato. Assim, uma destas trioses será precursora dos futuros carboidratos, e a outra será precursora da regeneração da ribulose bifosfato, via xilulose-5-fosfato. No balanço final, resulta que, para produzir uma hexose dentro deste processo de assimilação do carbono, são capturados 6 moles de  $CO_2$  a expensas de 18 ATP e 12 NADPH<sup>+</sup>. Por outro lado, a eficiência energética final do ciclo de Calvin – portanto, da fotossíntese – é de apenas 33%, eficiência esta que é exatamente a diferença entre as kcalorias para a síntese de uma hexose (2.000 kcal) e as kcalorias liberadas quando esta se oxida completamente (670 kcal) na cadeia respiratória. Isso considerando uma luz vermelha com 42 kcal por mol de fótons. Finalmente, deve ser assinalado que a rubisco pode ser inibida pela carboxiarabinitol-fosfato durante a noite, e esta inibição anulada pela rubisco ativase durante o dia.

## Fotorrespiração

A rubisco é uma enzima que pode tanto carboxilar como oxigenar a ribulose 1,5 bifosfato. No último caso, os produtos da reação são uma molécula de fosfoglicolato e uma de fosfoglicerato. O glicolato migra para o peroxissoma, oxidando-se a glioxilato com formação de água oxigenada; depois o glioxilato, por sua vez, transforma-se em glicina, a qual migra para a mitocôndria transformando-se em serina. No entanto, o fosfoglicerato permanece no cloroplasto para participar das reações do ciclo de Calvin. Este processo é o que se conhece como fotorrespiração e é favorecido por baixas concentrações de  $\text{CO}_2$  e altas temperaturas. Do esquema descrito, depreende-se que este fenômeno é um curto-circuito da fotossíntese, porque esta, em vez de aportar 2 moléculas de fosfoglicerato para a síntese de amido ou sacarose, aporta apenas uma molécula como matéria-prima, o que limita a eficiência da fotossíntese. Apesar disso, a fotorrespiração tem um papel protetor para o aparelho fotossintético de plantas C3, que, na presença de luz intensa, poderia ser destruído por foto-oxidação. Assim sendo, a fotorrespiração pode limitar a formação de biomassa nas plantas até aproximadamente 50%, embora represente um papel protetor para plantas C3. No entanto, as concentrações de  $\text{CO}_2$  sempre em alta na atmosfera podem atenuar este fenômeno e aumentar a razão  $\text{CO}_2/\text{O}_2$ .

## Plantas C3

Plantas C3 são aquelas nas quais a assimilação de carbono ocorre conforme descrito anteriormente no ciclo de Calvin, ou seja, o  $\text{CO}_2$  procedente dos estômatos é carboxilado no cloroplasto pela rubisco, formando triose fosfato nos cloroplastos das células do mesófilo.

## Plantas C4

Nas plantas C4, parte do processo de fixação do carbono ocorre nas células do mesófilo, bem como nas células que envolvem os vasos condutores (células da bainha, que apresentam anatomia Kranz). Nas células do mesófilo, o  $\text{CO}_2$  estomático é carboxilado pela enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP), mas não pela rubisco, para formar fosfoenolpiruvato. Este ácido, via malato desidrogenase, forma ácido málico (4 carbonos), o qual se difunde para as células que rodeiam os vasos condutores (células da bainha), onde é descarboxilado pela enzima málica, regenerando  $\text{CO}_2$  e piruvato. Neste ponto, o  $\text{CO}_2$  se incorpora ao ciclo de Calvin via rubisco e ribulose, mas o piruvato se difunde para as células do mesófilo, onde será fosforilado para formar novamente fosfoenolpiruvato. Por esta via, as plantas C4 são capazes de ter altas concentrações de  $\text{CO}_2$  nas células que rodeiam os vasos condutores, tendo uma oferta constante de  $\text{CO}_2$ , mesmo com os estômatos fechados por questões ambientais. Por esse motivo, as plantas C4 também apresentam baixa fotorrespiração. Gramíneas como milho, cana-de-açúcar e sorgo são exemplos clássicos de plantas C4. Outras plantas C4 são as quenopodiáceas e ciperáceas, em geral plantas tropicais, mas pelo que parece não está incluída nenhuma árvore.

## Plantas CAM

São plantas suculentas, como as cactáceas, que têm uma particular fisiologia estomática e assimilação de  $\text{CO}_2$ . O termo CAM (em inglês: *Crassulacean acid metabolism*) alude exatamente a crassuláceas porque foi primeiro nesta família que se descreveu este fenômeno. As plantas de folha suculenta do tipo CAM abrem seus estômatos durante a noite e fecham durante o dia para reduzir a perda de água, em consequência das condições rigorosas em que elas se encontram em seu habitat natural; portanto uma alta eficiência hídrica de sua fisiologia é de vital importância para sua sobrevivência em ambientes com baixa disponibilidade hídrica. Durante a noite, absorvem  $\text{CO}_2$  e o reduzem a malato via PEP carboxilase de forma similar às plantas C4, como o milho, nas células do mesófilo. Mas, durante o período noturno, o malato é armazenado no vacúolo dessas células. Então, nessas mesmas células, durante o dia o malato se descarboxila (enzima málica), e o  $\text{CO}_2$  liberado é catalisado pelo ciclo de Calvin, sendo o resultado final a produção de 2 moléculas de aldeído fosfoglicérico (triose fosfato), semelhante ao que ocorre nas plantas C3 e C4. O universo das plantas CAM é muito mais amplo do que o das plantas C4 e inclui kalanchoe, aloés, orquídeas e bromélias (especialmente as epífitas). Algumas árvores tropicais do gênero *Clusia* são também plantas CAM. Tanto as plantas CAM como C4 apresentam baixa ou nenhuma fotorrespiração porque a PEP carboxilase é uma enzima que não reage com o  $\text{O}_2$ . As plantas C4 são altamente produtivas em termos de matéria seca; já as plantas CAM são altamente eficientes no uso de água.

## Ponto de compensação luminoso

É a irradiância na qual a fotossíntese líquida é zero, ou seja, o que a planta fotossintetiza é igual ao que respira. Essa mesma definição pode-se aplicar à concentração de  $\text{CO}_2$  (ponto de compensação por  $\text{CO}_2$ ). Plantas de sol e de sombra têm diferentes pontos de compensação luminoso; nas primeiras, é maior. Isso sugere que as plantas de sombra usam mais eficientemente os fótons, quando a densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativo (PPFD: *photosynthetic photon flux density*) é baixa, por exemplo,  $6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  contra  $22 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Isso representa uma importante adaptação às condições ambientais, assim a disponibilidade de luz e  $\text{CO}_2$  afetam a fotossíntese líquida, ou seja, nos incrementos de biomassa. Por outro lado, as folhas de sombra têm maior proporção de clorofila b do que a, e menor respiração do que as folhas de sol. No entanto, as folhas de sol têm proporcionalmente mais rubisco, enquanto as folhas de sombra não toleram altas doses de PPFD e são foto-oxidadas. Por exemplo, uma dose de  $200\text{-}300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  de fótons pode queimar folhas de sombra.

## Índice de área foliar (IAF)

É um importante parâmetro para avaliar a interceptação da luz solar pela planta. O IAF representa uma relação entre a área foliar de uma planta por  $\text{m}^2$  de solo. Para muitos cultivos, um IAF ou LAI (*leaf area index*) de 5 a 7 pode representar valores de boa eficiência fotossintética e produção; já um IAF de 10 não, porque um excesso de folhas implicaria em mais autossombreamento.

## Transporte Vascular

As plantas que colonizaram a Terra tiveram que desenvolver um sistema de transporte bidirecional: um sistema de transporte de água e sais minerais no sentido raiz/copa (xilema), e outro no sentido copa/raiz transportando fotoassimilados (floema).

Foto: Luis Pedro Barrueto Cid.



Figura 6. Planta de guapuruvu (*Schizolobium parahyba* Vell.).

das raízes em contato com o solo, passando pelo caule, até as folhas e câmaras subestomáticas, por onde escapa da planta na forma de vapor e se integra na atmosfera, constituindo o fenômeno da transpiração, que, ao mesmo tempo, em dias quentes, também atua regulando a temperatura da folha (resfriamento).

Este sistema, em síntese, está constituído por dois tipos de células maravilhosamente adaptadas à sua função: traqueídes e elementos de vaso, que correm paralelamente em feixes vasculares transportando água e sais minerais que vão abastecer todo o sistema foliar.

Do ponto de vista evolutivo, a vida começou no mar e, gradualmente, colonizou a Terra. No tocante às plantas, estas tiveram que desenvolver um sistema vascular sofisticado para prover-se de água e sais minerais de forma expedita.

Já é bem conhecido que as plantas possuem dois sistemas condutores diferentes na distribuição, por toda a planta, de água, solutos inorgânicos e orgânicos, visando à produção de biomassa de forma alométrica ou proporcional.

Esses dois sistemas são o xilema e o floema. O primeiro conduz a água desde os pelos radiculares

Um detalhe interessante é que ambos os tipos de células, quando amadurecidas e funcionais, estão mortas via apoptose, sendo que as traqueídes são mais frequentes nas gimnospermas do que nas angiospermas. Nestas últimas, por exemplo, predomina o elemento de vaso; contudo, há exceções em ambos os casos. De qualquer maneira, há aqui um diferencial evolutivo importante.

O floema transporta fotoassimilados numa direção basípeta, isto é, desde as folhas para o resto da planta, dentro de uma lógica fonte/dreno, o qual confere ao sistema uma dinâmica própria e complexa de translocação, pois estes produtos podem se translocar tanto de noite como de dia, independentemente da transpiração.

O sistema floemático apresenta algumas particularidades, como vaso condutor, sendo constituído de células tubulares, crivadas nas suas extremidades e carentes de núcleos. Ademais, estas células são adjacentes às células companheiras, das quais podem receber metabólitos importantes para sua estabilidade ou missão transportadora.

Ambos os sistemas de vasos condutores percorrem paralelamente todos os órgãos da planta, conferindo a esta uma unidade anatômica e fisiológica, assegurando-lhe maior ou menor sobrevivência nos diferentes ecossistemas do planeta conforme a seleção natural e a evolução, milhares de anos atrás.

No presente tópico, conceitos-chave são analisados para se compreender melhor a funcionalidade do sistema vascular.

## **Xilema**

O xilema é o principal tecido condutor de água e sais minerais das plantas terrestres: Pteridófitas e Espermatófitas. Sua etimologia está relacionada com a palavra grega xilos, que significa madeira ou lenho, portanto associada também à resistência mecânica e de suporte com respeito a forças e pressões sofridas pela planta. Tem importância fisiológica e evolutiva. Nos musgos, por exemplo, está ausente. O xilema é primário quando se origina de meristemas apicais da parte aérea e secundário quando originado do câmbio vascular, tecido relacionado com o crescimento da planta em diâmetro.

## **Anéis concêntricos**

O lenho apresenta anéis circulares de crescimento, em consequência da atividade anual do câmbio secundário do tronco, que forma feixes de vasos condutores de maneira circular. Dependendo do número destes anéis e conforme a grossura deles, pode-se obter informações sobre a idade da árvore e as condições climáticas da estação. O albarno expressa a idade de um xilema, anéis concêntricos mais externos (jovem e ativo), os quais transportam a água e os sais minerais. Por outro lado, o cerne é um xilema mais central do tronco e constitui um xilema não funcional. Conforme as espécies, ambos podem variar em cor e composição de taninos, fenóis e resinas com importância para a indústria de móveis, vinhos, papel, etc.

## **Traqueídes**

São elementos predominantes do xilema das Pteridófitas e Gimnospermas, embora também presentes nas Angiospermas. Do ponto de vista vascular, são os elementos mais primitivos das Espermatófitas. São constituídos por células mortas, alargadas e estreitas, dispostas em séries longitudinais, e apresentam uma quantidade abundante de microperfurações laterais. Seu tamanho, suas formas e sua composição (celulose, lignina) diferem conforme o grupo taxonômico ao qual pertencem. Sua função está relacionada com o transporte de água por meio da planta, das raízes às folhas, sendo que a velocidade e pressão do fluxo podem variar em função de diferentes fatores. As traqueídes estão relacionadas também com a função de proporcionar suporte mecânico à planta. Neste sentido, sua influência é preponderante na densidade da madeira, o que tem impacto na indústria florestal. O estudo da xilogênese é um importante esforço dentro da fisiologia do desenvolvimento de plantas para entender a formação desse tipo de vaso e a participação da lignina com sua forma característica de se incrustar na parede secundária e dar origem aos diferentes tipos de traqueídes. Por outro lado, o xilema e, conseqüentemente, as traqueídes nas plantas lenhosas formam-se todos os anos (crescimento secundário). Sob condições *in vitro*, a indução de traqueídes é influenciada

pela ação de hormônios, tais como auxina, citocinina e brasinolide, e constitui um importante sistema experimental para estudos de genes relacionados com a síntese de lignina, com impacto na agropecuária e na silvicultura.

## Elementos de vaso

São elementos especializados no transporte de água e sais minerais como seus pares, as traqueídes. Do ponto de vista evolutivo, os elementos de vaso não são predominantes nas Gimnospermas, mas sim nas Angiospermas. Como as traqueídes, são células mortas alongadas que constituem cordões longitudinais, exclusivamente à base de parede celular, formando parte do xilema. Difere das traqueídes por apresentar células menores, mais largas e providas de uma placa crivada nos extremos. Tal placa desestimularia a embolia ou colunas de ar dentro dos vasos, evitando o rompimento da coluna de água, perigo este constante no xilema. O elemento de vaso também apresenta pequenas perfurações laterais que facilitam a circulação da água dentro do sistema e constituem uma espécie de atalho entre células vizinhas, no caso de um elemento de vaso em particular estar bloqueado pelo ar.

## Fibras

Nos caules de monocotiledôneas e dicotiledôneas, existem feixes de fibras associadas ao xilema e floema, no entanto sem função no transporte de seiva bruta ou elaborada, mas sim com função mecânica e de resistência do caule, pelo que sua importância está mais centrada na indústria florestal ou de fibras comerciais como linho e cânhamo. São de aspecto heterogêneo, normalmente alongadas, com forma de fuso, podendo ser longas, curtas ou às vezes lignificadas e com presença de pontuações, assemelhando-se a algo parecido com as traqueídes.

## Transpiração

É a perda de água das folhas da planta para o meio ambiente. Esta perda é principalmente a partir da câmara subestomática e, em muito menor grau, a partir da epiderme foliar, normalmente coberta pela cutícula. Essa perda de água acontece em consequência da abertura estomática durante o dia, para a difusão de  $\text{CO}_2$  como requerimento da fotossíntese, especialmente nas plantas C3. Sucede que, nas condições em que o potencial hídrico da atmosfera é muito negativo, a baixa umidade relativa produz uma difusão do vapor de água do estômato para a atmosfera. Vários fatores podem afetar a transpiração: intensidade do vento, disponibilidade da água no solo, nível de ácido abscísico nas folhas e número de estômatos por  $\text{cm}^2$ . Uma consequência fisiológica da transpiração é que facilita o movimento da água e seus sais pelo xilema, formando um contínuo solo-planta-atmosfera. Já a evapotranspiração representa a transpiração mais a evaporação do solo, conceito este importante dentro da ecofisiologia.

## Bomba de Scholander

A transpiração produz um gradiente de potencial hídrico das raízes até as folhas. Isso significa que a água está sob tensão no xilema (pressão negativa), onde a coesão das moléculas de água devido às pontes de hidrogênio é fundamental. Tal tensão pode ser medida pela bomba de Scholander. Em resumo, esta é uma câmara onde se aplica uma pressão de um gás sobre uma folha, cujo pecíolo está fora da câmara. A pressão é aplicada até sair uma gota de seiva bruta pela extremidade cortada. Essa pressão é considerada equivalente àquela do xilema antes da folha ser separada da planta. Assim, foi possível se determinar pressões de até 8 MPa no xilema. Por outro lado, atualmente aceita-se também que na raiz existe uma pressão positiva, forçando a água a entrar no xilema, favorecendo o movimento ascendente da coluna de água a vários metros acima do solo. Entretanto, essa ascensão de água pelo xilema é um assunto complexo, e ambos os mecanismos podem atuar de forma complementar.

## Floema

É o tecido condutor da seiva elaborada, portanto especializado no transporte de fotoassimilados na direção basípeta, ou seja, das folhas até a raiz e órgãos de reserva a uma velocidade variável, que pode alcançar 2,0 cm/min, conforme traçadores radioativos, sugerindo uma alta pressão de turgor. Seus elementos básicos são os tubos crivosos e as células companheiras. Adicionalmente, o floema poder ser uma via expedita para a disseminação de vírus dentro da planta.

## Tubos crivosos

São células que formam verdadeiros cordões, sendo que, de célula a célula, existe uma placa crivosa, ou seja, perfurações com aproximadamente  $10\ \mu\text{m}$  de diâmetro. Estas placas podem ser impregnadas de calose, um  $\beta$ -1,3-glucano, que em geral tem a particularidade de ser sintetizada em resposta a injúria ou estresse do tecido. Além disso, sua presença na região levanta o problema de como esses genes se expressam, considerando que as células crivosas não têm núcleo. Conforme estudos realizados em estiletes de afídeos, a seiva do floema tem aproximadamente 20% de açúcares, especialmente não redutores como a sacarose e o manitol, e pequenas quantidades de aminoácidos como glutamato, glutamina ou proteínas, como a P-proteína, uma caspase possivelmente com funções fitopatológicas em relação aos afídeos que podem transmitir vírus. Sais minerais também estão presentes nestes elementos: fosfatos, cloretos, potássio, etc.

## Células companheiras

São células adjacentes aos tubos crivosos e têm a mesma origem meristemática (câmbio secundário) que as células crivosas, mas com diferentes destinos de diferenciação. Comunica-se via plasmodesmos, e isso deve ter sua importância na passagem de fotoassimilados das células do mesófilo até as células crivosas. São abundantes em mitocôndrias, portanto ricas em ATP, apresentam citoplasma mais denso e são nucleadas.

## Modelo de Ernst Munch

É uma tentativa de explicar o fluxo de massa do floema das folhas maduras (fonte) até as partes jovens da planta (dreno). Em sua analogia, ele mostrou que dois reservatórios de membranas semipermeáveis contendo uma solução de açúcar diferenciada, mas ambos conectados por um tubo e imersos em recipiente (C), com uma solução hipotônica, estabeleciam um fluxo de massa do reservatório de maior concentração (A), para o de menor concentração (B), impulsionado pela água da solução hipotônica do recipiente C, que entraria no reservatório A. Neste modelo, o fluxo cessa quando os 2 recipientes igualam suas concentrações. Mas na planta isso não acontece, pelo menos durante o dia, porque as concentrações não se igualam, já que o centro produtor (A) continuará a aumentar seus solutos, pela fotossíntese, e o centro consumidor (B) continuará a consumi-los pela respiração. Isso criará um gradiente de fluxo por meio do floema (o tubo no caso é analogia) que gerará uma velocidade definida, mas que os radioisótopos têm mostrado não ser algo constante entre 20 e 100 cm/h. Um dado interessante é que os inibidores metabólicos podem afetar negativamente o movimento no floema. A explicação é que o gradiente de difusão é físico, mas o floema é um sistema vivo e não uma simples conexão por tubos.

## Transporte polar

Algumas moléculas circulam apenas em uma direção, como é o caso da auxina, que é produzida pelas folhas jovens e por ápices caulinares e depois se desloca na direção das raízes, onde esta polaridade é mais fraca. Esse movimento polar da auxina na parte aérea das plantas é rigoroso e contrasta com a mobilidade de certas moléculas (potássio, fósforo, nitrogênio, herbicida), que circulam livremente pelo xilema e floema. O mecanismo do transporte polar da auxina não é muito bem conhecido, e não se trata de um movimento gravitacional.

## Crescimento e Desenvolvimento

Desde sua origem, zigoto diploide, a partir da fecundação da oosfera por um dos gametas masculinos, no saco embrionário ou gametófito feminino, uma planta cresce e se desenvolve até que o final do ciclo encerra o período de vida de um determinado indivíduo.

Esse processo de crescimento e desenvolvimento é comandado por uma série de eventos e vias metabólicas concatenadas que permitem ao indivíduo sobreviver, florir, produzir sementes e se perpetuar.

É evidente que o crescimento das plantas, aumento de volume e massa, será pautado pelas condições ambientais, como já mencionado em tópicos anteriores: luz, temperatura,  $\text{CO}_2$ , água e nutrientes minerais. Mas isso não é suficiente, pois a morfogênese de órgãos e tecidos dependem de fatores internos, como



**Figura 7.** Após 10 dias, plântulas de eucalipto germinadas in vitro apresentaram um vigoroso crescimento, sob condições de luz e temperatura controlada. Destacam-se sua proliferação radicular, seus hipocótilos eretos e epicótilos recém-emergentes.

os genéticos e fisiológicos. Entre estes últimos, pode-se citar os sinais químicos, também chamados de hormônios ou fito-hormônios, os quais são encontrados em concentrações muito baixas ( $\mu\text{M}$ ).

Aspectos importantes dos mecanismos internos das plantas são regulados por esses hormônios, como, por exemplo, divisão, crescimento e diferenciação celular, floração, senescência e abscisão foliar, os quais têm efeitos estimulantes, inibitórios ou pleiotrópicos sobre esses processos.

Entre esses hormônios, existem diferentes grupos, como auxinas, citocininas, giberelinas, etileno e ácido abscísico, os quais podem ser encontrados em forma livre ou conjugada. No presente tópico, suas funções são descritas, fechando, assim, uma visão sinóptica sobre a fisiologia da planta, porém incluindo os principais avanços nesse campo.

## Crescimento

Crescimento é um conceito relacionado com o aumento irreversível de massa e ou de volume da planta, portanto perfeitamente quantificável. Em relação à massa, é preferível usar o peso da matéria seca, que é mais preciso, ao peso da matéria fresca, embora o primeiro seja mais difícil de determinar porque requer mais infraestrutura. O crescimento também pode ocorrer em termos de superfície, área foliar, altura da planta, etc. O crescimento celular pode implicar aumento do número de células ou o alongamento delas. Nos ápices radiculares, as duas variáveis operam, mas nos tubos polínicos ou tubos germinativos de alguns fungos apenas o alongamento opera. Em trabalhos de cultivo de tecidos in vitro, o crescimento de uma população celular pode ser acompanhado pela contagem das células ao microscópio ou por pesagem de sua massa e, assim, determinar se um fator  $x$  está ou não afetando essa população celular. Normalmente, o instrumento de contagem celular ao microscópio é a câmara de Neubauer.

## Desenvolvimento

Uma planta não pode reduzir-se apenas a um aumento de massa e volume, o que é óbvio, ela é muito mais do que isso; é o resultado de uma complexidade anatômica e fisiológica, perfeitamente harmônica desde a

germinação até a floração. Assim, o desenvolvimento expressa todo esse aspecto qualitativo do crescimento. Por exemplo, uma planta de tomate ou *Arabidopsis* pode crescer e se desenvolver, mas apresentar uma interação fenótipo-ambiente deficiente, porque os estômatos não regulam bem e, com isso, apresentar uma tendência de abertura, portanto ao murchamento, sob condições de estresse hídrico. O problema pode estar relacionado a uma deficiência na síntese de ácido abscísico. Assim, pode-se verificar que a planta não terá um bom desenvolvimento. No fundo, o desenvolvimento está relacionado com o funcionamento normal das vias metabólicas, que dependem da expressão do *pool* genômico da planta.

## Curva de crescimento

Quando se coloca no gráfico o crescimento numérico de um órgão da planta, como da folha, por exemplo, em função da área ou peso versus tempo, obtém-se uma curva similar a um S, chamada também de curva sigmoide. Nela é possível distinguir 4 fases: lenta, exponencial, estacionária e, finalmente, descendente, sendo esta última a fase de senescência, quando há o predomínio da respiração sobre a fotossíntese. Esta curva sigmoide é típica em matéria de crescimento e vale para células, órgãos ou a planta inteira. Matematicamente, o crescimento é uma derivada dos incrementos de peso, área, altura ou volume, em função do tempo ( $dx/dt$ ). A equação que descreve a curva de crescimento vegetal é similar à equação que descreve os juros bancários compostos ( $A_2 = A_1 e^{rt}$ ), sendo que a taxa de juro bancário pode ser comparada à taxa de crescimento  $r$  da planta, mediante a seguinte transformação logarítmica, sendo  $M_2$ , no lugar de  $A_2$  e  $M_1$ , no lugar de  $A_1$ :

$$\ln M_2 = \ln M_1 + r\Delta t, \text{ portanto, } r = (\ln M_2 - \ln M_1) / \Delta t$$

Ou seja,  $r$  representa os incrementos em biomassa em função do tempo. Tal parâmetro nos mostra a eficiência de crescimento da planta em área foliar ou peso ( $M$ ) para operar sob essas condições ambientais. Essa taxa recebe o nome de taxa de crescimento relativo ( $r$ ) e é possível calculá-lo também como a pendente  $\Delta y / \Delta x$  da curva, quando se coloca no gráfico o logaritmo dos valores numéricos da fase exponencial contra o tempo ( $\ln$  da área versus tempo).

## Crescimento de cultura de células em meio líquido

Bactérias ou células podem ser cultivadas em meio líquido, como já mencionado, descrevendo uma sigmoide em função do tempo. Interessante notar que sua multiplicação exponencial segue uma progressão geométrica com base no número 2. A fórmula que descreve o número de gerações depois de um período  $t$  na fase exponencial é  $N_2 = N_1 2^n$ . Portanto, conhecendo o número de células iniciais ( $N_1$ ) e finais ( $N_2$ ), é possível num intervalo de tempo  $t$ , 12 h, por exemplo, conhecer o número de gerações  $n$ :

$$n = (\log N_2 - \log N_1) / \log 2 \text{ e o tempo de duplicação da população } g = t/n.$$

Assim, conhecendo  $t$  e  $n$  pode-se calcular  $g$  para diferentes bactérias e populações celulares de diferentes espécies, o que é de grande importância no estudo de efeitos de drogas, hormônios, etc.

## Taxa assimilatória líquida – TAL

O crescimento e o potencial fotossintético de uma planta podem ser medidos por meio da taxa assimilatória líquida (TAL), que leva em consideração o peso da planta e a área foliar como uma medida da eficiência fotossintética das folhas, em consequência de um experimento relacionado com algum fertilizante, agrotóxico ou espaçamento. A equação é a seguinte:

$$TAL = \{P_2 - P_1 / A_2 - A_1\} \times \{\ln A_2 - \ln A_1 / (t_2 - t_1)\}$$

Sendo  $P_1$  o peso inicial da planta e  $P_2$  o peso final;  $A_1$  é a área foliar no momento  $t_1$ ;  $A_2$  é a área foliar no momento  $t_2$ ;  $\ln$  é o logaritmo natural desses valores.

## Polinização

As flores são os órgãos sexuais das plantas, e a polinização é a primeira etapa do cruzamento; esse é seu significado fisiológico. Da polinização resultam os frutos e as sementes. Existem muitos fatores que afetam o cruzamento; um dos mais importantes é a população de abelhas, que na procura pelo néctar favorecem a polinização. Fatores genéticos de incompatibilidade (*self-incompatibility*), que favorecem a alogamia, também estão presentes. A polinização consiste na chegada de grãos de pólen ao estigma da flor. No estigma, o grão de pólen germinará e seu tubo polínico se estenderá pelo estilo até o ovário para realizar a fecundação. Em algumas plantas, como milho e açucenas, o comprimento do tubo polínico é espetacular, ou seja, sua capacidade para produzir parede celular e celulose é assombrosa. O tubo polínico leva, na sua extremidade apical, o núcleo sexual que fecundará o óvulo. Nas angiospermas, o tubo penetra pela micrópila do óvulo, sendo que o núcleo sexual, já dividido dando origem a dois gametas masculinos, penetra no saco embrionário (megagametófito maduro) para realizar uma dupla fecundação. Um núcleo se fundirá com a oosfera, originando mais tarde o embrião diploide, e o outro se fundirá com um dos núcleos polares do saco embrionário, formando um núcleo triploide, o qual também se dividirá por mitose originando mais tarde o endosperma, tecido de reserva nos cereais, especialmente rico em amido. Nas gimnospermas, não é frequente a dupla fecundação, exceto nos gêneros *Ephedra* e *Gnetum*. Contudo, nestes gêneros, a dupla fecundação não produz endosperma, mas embriões adicionais. Finalmente, convém ressaltar que a polinização está associada a uma diminuição da longevidade floral e senescência das pétalas por produção de etileno; mas, por outro lado, resulta em um estímulo ao crescimento do ovário.

## Plantas autógamas e alógamas

Autógamas são as plantas autopolinizadas, que não dependem de polinizadores por serem monoicas, ou seja, apresentam os dois sexos numa mesma planta. Um caso extremo de autogamia são as plantas cleistógamas, nas quais a polinização e a fecundação ocorrem antes da abertura da flor (antese). Essas plantas podem ser consideradas verdadeiros clones. Contudo, em longo prazo, a autopolinização reduz a variabilidade genética porque tende à homozigose, mantendo blocos de alelos recessivos e/ou prejudiciais com mais tendência ao pareamento. Por outro lado, as plantas alógamas são aquelas de polinização cruzada, isto é, o pólen provém de outra planta. São plantas normalmente dioicas, ou seja, com sexos separados, e a sua polinização depende de polinizadores. A cor das corolas pode ter sido um mecanismo coevolutivo entre plantas e insetos para atrair os polinizadores: abelhas, mariposas, besouros, morcegos, etc. Esse tipo de polinização favorece a variabilidade genética, pois proporciona a oportunidade de alelos diferentes combinarem-se na meiose, promovendo, por exemplo, o vigor híbrido. Ademais, é mais difícil que alelos recessivos e prejudiciais cheguem à homozigose e se expressem. Por outro lado, a autoincompatibilidade de algumas plantas é um mecanismo genético que beneficia a alogamia, pois não toleram seu próprio pólen. Existem evidências de que tal incompatibilidade está relacionada com a presença de ribonucleases no estigma e no estilo.

## Protandria/Protoginia

É o caso em que os estames liberam o pólen antes que o estigma esteja fisiologicamente receptivo para a formação do fruto, fortalecendo a polinização cruzada (alogamia). É um mecanismo com potencial evolutivo, e as flores hermafroditas, neste caso, operam na prática como flores unissexuais. A protoginia é exatamente o contrário, isto é, o órgão feminino da flor fica madura antes da parte masculina.

## Fruto

Comumente, nas angiospermas, a fecundação estimula a formação do embrião a partir dos óvulos; já os frutos originam-se a partir do desenvolvimento do ovário da flor. Assim, a polinização é o estímulo fisiológico que desencadeia estes dois processos. Mas, não apenas isso, também ocorre a senescência das pétalas, cuja longevidade começa a declinar. Em flores polinizadas, a produção de etileno é várias vezes superior à das não polinizadas (ex.: *Vaccinium angustifolium* e *Fragaria chiloensis*). O grão de pólen, o embrião e o endosperma imaturos são efetivos produtores de auxina. Sabe-se que, em muitas espécies, este hormônio estimula o aumento de peso do ovário e o desenvolvimento do fruto, notadamente em solanáceas e cucurbitáceas, além do morango. Quando os aquênios (fruto verdadeiro) são retirados do fruto (pseudofruto) de morango (receptáculo floral), este não se desenvolve, a menos que receba um tratamento de auxina.

## Frutos partenocárpicos

Quando os frutos são desprovidos de sementes, recebem a denominação de partenocárpicos. Neste caso, trata-se de um estímulo autônomo e inusitado que estimula o desenvolvimento do ovário. Parece que nestes casos o balanço hormonal é suficiente para desencadear o processo de frutificação, sem o aporte natural da fecundação, o que tem enorme importância comercial e agrícola. Por outro lado, foi demonstrado que as giberelinas também participam da formação, do crescimento ou mesmo formato do fruto, particularmente nas variedades de uva Thompson, Perlette e Delaware. Interessante notar que tais variedades não apresentam sementes. Pelo cruzamento genético, melancias sem sementes também podem ser obtidas, mas neste caso é uma questão de ploidia e não de um problema de partenocarpia. Melancias triploides não apresentam sementes. Em plantações de manga (*Mangifera indica* vr Haden), foram observadas altas percentagens de frutos partenocárpicos espontâneos, todavia com má formação de frutos (frutos pouco desenvolvidos).

## Climatério

Os frutos formados crescem paulatinamente conforme o ciclo de crescimento e amadurecimento de cada variedade. Este ciclo pode ser determinado pela medição periódica do volume ou do peso. É interessante notar que alguns frutos (drupas) apresentam uma curva sigmoide dupla, quando a variável mensurada é o volume e não o peso. De qualquer maneira, alguns frutos no final de sua fase de amadurecimento, quando estão prontos para o consumo, apresentam uma elevação acentuada de seus valores respiratórios, fenômeno este denominado de climatério. Abacate, banana, maçã, pera, entre outros, são frutos climatéricos, ao contrário de morango, cítricos e uva, que não são climatéricos. Interessante notar que os frutos não climatéricos não amadurecem fora da planta-mãe, pelo que, se colhidos verdes, continuarão neste estado. O climatério é uma variável importante em relação ao momento de colheita do fruto. Por exemplo, em maçãs, o momento mais adequado para a colheita é um pouco antes do climatério. Em banana, um aumento da síntese de etileno precede o climatério. Assim, o etileno está fortemente correlacionado com este aumento respiratório (climatério) e com a senescência do fruto (sobrematuração). Um critério prático para a colheita de maçãs é o nível de amido da polpa do fruto, por meio do tratamento com lugol. Uma coloração fraca (pouco amido) poderia indicar o momento mais adequado. É claro que a variedade e o tipo de fruta devem ser levados em consideração.

## Semente

É uma estrutura típica das angiospermas e gnospermas relacionadas com a propagação e dispersão das espécies. Para o homem, desde tempos históricos, tem sido também fonte de alimentação. As sementes apresentam variadas características, como tamanho, forma e cor, e são notáveis por sua capacidade para esperar as condições adequadas para se desenvolverem, isto é, germinarem. As sementes de uma mesma planta quase sempre apresentam variabilidade genética, que vão resultar na segregação de caracteres dos parentais. Por outro lado, as sementes constituem uma das principais vantagens das plantas espermatófitas, para colonizar a Terra, já que, na maioria das vezes, constituem estruturas de resistência. Em síntese, uma semente consiste de um embrião que é um eixo bipolar com um meristema apical relacionado com o aparecimento de broto e um meristema radicular relacionado com a origem da raiz, sendo que ambas as estruturas estão unidas pelo hipocótilo. Estruturas anexas ao embrião são os cotilédones, um ou dois, segundo o caso, e o endosperma, presente ou não, dependendo da espécie. De qualquer maneira, tanto cotilédones como endospermas são tecidos relacionados com a nutrição do embrião durante a germinação. Protegendo o embrião, por fora, encontram-se a testa ou o tegumento que preservará o embrião enquanto este permanecer inativo no solo. A testa varia em cor, dureza e composição química conforme as espécies, e sua consistência é decisiva para a embebição, ou seja, para a hidratação da semente e posterior germinação e desenvolvimento. Todavia, nas monocotiledôneas, como trigo e cevada, existe a camada de aleurona, que é rica em proteínas e produtora de alfa amilase, enzima fundamental para a digestão do amido presente no endosperma.

## Apomixia

Esse fenômeno é frequente em gramíneas, asteráceas e rosáceas. Pode ser obrigatória ou facultativa. A apomixia pode ser do tipo esporófitica ou gametófitica. Na apomixia esporófitica, o embrião é formado diretamente de uma célula somática do ovário. Este processo é denominado também de embrionia adventícia

ou nucelar. A embrionia adventícia não exclui a formação de um embrião de origem sexual, como é o caso das espécies de *Citrus*. Por sua vez, a apomixia gametofítica envolve a formação e manutenção de um saco embrionário diploide, que não passou por meiose, logo, o embrião gerado pela oosfera é diploide. Há dois tipos de apomixia gametofítica: a diplosporia e a aposporia. Em ambas, a meiose – responsável pela redução do número de cromossomos – foi substituída pela mitose, com a formação de um saco embrionário e oosfera, com o mesmo número de cromossomos da planta-mãe. Assim, neste caso, o embrião se forma a partir da oosfera, que apresenta carga genética idêntica à da planta-mãe. Em todos os casos de apomixia, o embrião é diploide e constitui um clone verdadeiro da planta-mãe. Sob este ponto de vista, a apomixia esporofítica forma embriões adventícios a partir da parede do ovário e a gametofítica, a partir da oosfera do saco embrionário, porém esta é diploide. Além de seu interesse científico, cria enormes expectativas práticas para a agricultura, especialmente no tocante à formação de pastagens. Entretanto, resultados práticos sobre pesquisas em apomixia não vêm se desenvolvendo com a rapidez desejada, possivelmente porque os mecanismos genéticos e epigenéticos envolvidos no controle da expressão fenotípica conhecida como apomixia ainda demandem muitos estudos, sobretudo, de natureza multidisciplinar.

## Germinação

É o processo mediante o qual o embrião passa de um estado inativo para outro estado mais ativo e dinâmico. O processo todo começa com a entrada de água na semente, a embebição, que hidrata os tecidos e promove a atividade metabólica das células, ativando enzimas como a alfa amilase, fitase e lipase, ou em geral estimulando a respiração, o que tem reflexo no quociente respiratório, CR, que pode estar relacionado aos carboidratos (CR = 1), proteínas (CR = 0,7) ou lipídios (CR = 0,7-0,8), conforme o tipo de reserva no endosperma ou cotilédones. O aparelho de Warburg é utilizado para medir a respiração das sementes, em que mudanças de volume de um gás são medidas como mudanças de pressão em um líquido. Em termos práticos, considera-se germinada a semente cuja radícula tenha atingido entre 0,5 a 1,0 cm de comprimento. As sementes não germinam todas ao mesmo tempo, mas descrevem uma curva sigmoide, ou seja, não se trata de uma curva de distribuição normal, por isso, para a análise estatística, há que se transformar os dados, por exemplo, por meio da raiz quadrada de X, sendo X os dados observados.

## Germinação epígea e hipógea

A plântula emergida da germinação pode ser epígea ou hipógea. No primeiro caso, os cotilédones aparecem sobre o solo, como em feijão (*Phaseolus vulgaris*) e eucalipto (*Eucalyptus grandis*); no segundo, os cotilédones permanecem sob o solo, como em ervilha (*Pisum sativum*). Todavia, plantas germinadas e mantidas no escuro desenvolvem um longo hipocótilo (plantas epígeas) ou longos epicótilos (plantas hipógeas), sendo que, no primeiro caso, os cotilédones permanecem dobrados e não expandidos sobre o solo. As plântulas crescidas nestas condições são de cor amarelada, evidenciando a presença de carotenoides, e são denominadas de estioladas (do francês *etiole* = empalidecer). O fenômeno está relacionado com a fotomorfogênese, ou seja, com o controle do desenvolvimento pela luz, na qual se verifica a importância desta na síntese de clorofila e na inibição do estiolamento. A fotomorfogênese, fenômeno sob o controle do sistema de fitocromo, envolve a ação de luz azul e vermelha.

## Ponto de maturação fisiológica das sementes – PMF

É o momento depois da antese em que as sementes se encontram com seu máximo peso, vigor e poder germinativo. Neste ponto, cessa a translocação de fotoassimilados, e as sementes começam a se desprender da planta-mãe. Frequentemente há uma correlação positiva entre o caráter fenotípico do fruto e o ponto de maturação fisiológica da semente, que permite proceder à colheita e assegurar uma boa germinação. Em contraste com as sementes de uso intensivo na agricultura, o ponto de maturação de sementes de espécies selvagens não é uniforme, limitação esta que pode ser um inconveniente para programas de melhoramento genético e armazenamento em longo prazo.

## Sementes recalcitrantes e ortodoxas

As primeiras são sementes que não podem ser armazenadas por longos períodos de tempo, mesmo em condições adequadas de armazenamento, pois depois de seis meses ou um ano dificilmente conservam seu

poder germinativo. Não toleram perda de água além de um certo ponto, por exemplo, 70%. Estas sementes são chamadas também de heterodoxas e são frequentes em árvores tropicais, como *Hevea brasiliensis*, *Coffea arábica*, *Mangifera indica*, entre outras. Ortodoxas são as sementes que podem ser armazenadas por longos períodos de tempo, como trigo, milho, feijão e lentilhas, e toleram baixos níveis de hidratação (10% ou menos), ou seja, uma desidratação de 90%, sem afetar a germinação. Essas sementes, quando armazenadas com alta umidade, 20% ou mais, perdem rapidamente sua viabilidade.

## Umidade das sementes

Conhecer o valor da umidade de um lote de sementes é importante porque, no final do armazenamento, altos valores de umidade promovem o seu envelhecimento e a proliferação de fungos, com produção de micotoxinas em seus tecidos. Por outro lado, também é importante conhecer o grau de umidade porque na compra de um kg ou uma tonelada de material pode-se comprar uma certa quantidade de água. A quantidade de umidade de uma amostra é determinada pela pesagem e logo após a secagem em uma estufa ventilada a 80-100°C, até atingir peso constante, após resfriamento em um dessecador por 30 minutos. A fórmula seguinte dará o conteúdo de água da amostra:  $\text{Perda de peso da amostra (g) / peso original da amostra (g)} \times 100$ . É óbvio que um lote de sementes com umidade de 5% conserva-se por mais tempo do que um de 10%. Mesmo assim, o armazenamento das sementes de oleaginosas é problemático porque os lipídios podem se decompor em ácidos graxos livres. Para determinação rápida do teor de umidade de sementes, sobretudo em armazéns e portos, existem equipamentos apropriados, os medidores de umidade de grãos, que fazem uma estimativa bastante precisa do teor de umidade em questão de segundos.

## Teste de tetrazólio – TZ

Historicamente, este teste está relacionado com o grego Georg Lakon e com o americano Robert P. Moore, que o popularizaram no século XX, para avaliar a viabilidade das sementes de uma maneira simples e rápida, pois a qualidade fisiológica delas é um aspecto decisivo em vários setores de atividade, tais como comércio, agricultura, silvicultura e pesquisa. De uma maneira sucinta, o teste consiste em colocar as sementes em uma placa de Petri com uma solução de tetrazólio (2,3,5-trifenilcloreto de tetrazólio) a 0,1% no escuro por 6-12 h a 25°C, temperatura de laboratório. As sementes viáveis (vivas) se coram de tons de vermelho, especialmente o eixo embrionário. As sementes mortas ou de pouco vigor não se coram ou se coram suavemente. Como se trata de uma reação de oxidorredução, o TZ se reduz passando de incolor para vermelho, ao interceptar elétrons das desidrogenases do processo respiratório. As sementes coradas não são recuperáveis e morrem pela formação de trifenilformazana. O teste requer certa prática profissional para a interpretação dos resultados. As sementes, antes de serem imersas na solução de tetrazólio, devem passar por um período de embebição preliminar.

## Dormência das sementes

A dormência é um fenômeno presente nas sementes e gemas das plantas, condicionada por fatores internos e externos. Uma semente, quando está em dormência, não germina. Pode ser por causa da dureza dos tegumentos, que não permitem a entrada de água para a embebição, ou pela presença de algum inibidor. No primeiro caso, a simples remoção mecânica por métodos físicos (corte, raspagem) ou químicos (ácido sulfúrico) podem favorecer a germinação, já que a semente se encontra viável. É caso de muitas leguminosas tropicais, como *Schizolobium parahyva* (guapuruvu), *Cratylia floribunda* (copada) e *Pueraria phaseoloides* (kudzu tropical). Em se tratando de fatores internos, a dormência é mais complexa e pode apresentar diferentes causas. Uma delas é a presença de ácido abscísico (AAb), que impede a germinação precoce de muitas sementes dentro do fruto. Em milho, existem muitos mutantes (vp) nos quais a germinação dos grãos no sabugo não é inibida (viviparia), devido a uma deficiência na via de síntese de AAb. Por outro lado, em muitas sementes do grupo das orquídeas, o embrião está malformado, pelo que é necessário um período pós-amadurecimento que permite completar o seu desenvolvimento. Nas sementes fotoblásticas positivas, a dormência pode ser representada pelo requerimento de luz vermelha, 650 nm, a qual promove a germinação em algumas sementes, como *Lactuca sativa* cv Grand Rapids, mas não em outras, como a ranunculácea *Nitella damascena*, fotoblástica negativa. Este antagonismo é atribuído ao fitocromo na irradiação de 660 (vermelho próximo) e 730 nm (vermelho distante).

## Estratificação

Especialmente as sementes de clima frio ou temperado que passam por um rigoroso inverno apresentam este requerimento de frio e umidade para poder germinar na primavera. Do contrário, germinariam em condições adversas, com conseqüente risco para seu desenvolvimento. Muitas ervas daninhas passam por esse tratamento natural. No laboratório, estratificar sementes significa colocá-las em bandejas com areia úmida a 8°C por algumas semanas e depois fazê-las germinar sob condições normais. Algumas variedades de *Lilium* estratificadas podem germinar, emitir raiz a 20°C depois de 3 a 5 meses, mas o epicótilo não se desenvolve se as sementes não permanecerem por uns 30 dias mais sob 10°C. Em geral, a estratificação favorece um balanço positivo entre promotores do crescimento (citocininas, auxinas e ácidos giberélicos) e inibidores (AAb) da germinação, aumentando os primeiros e reduzindo os segundos.

## Dormência induzida

É uma segunda dormência em sementes que já haviam superado sua dormência e que estavam em condições de germinar em presença de umidade e temperatura adequadas, mas entram em processo de dormência secundária provocado por uma condição abiótica não adequada no ambiente, como alta temperatura ou baixo suprimento de oxigênio. Talvez isso esteja relacionado com a germinação cíclica das sementes em condições naturais no campo e forme parte de uma estratégia da natureza para fazê-las germinar quando estas plantas tenham uma condição mais propícia para se estabelecerem. Apesar de esta terminologia estar vigente na literatura, o seu conceito não está claro porque pode ser que não se trate exatamente de uma dormência secundária, e sim de uma perda da viabilidade das sementes.

## Dormência de caules de reserva

Nos países de clima temperado, o inverno começa com dias mais curtos e temperaturas mais baixas. Bulbos, tubérculos e rizomas são órgãos conhecidos de propagação assexuada. Têm uma ampla capacidade de adaptação para sobreviver a condições abióticas hostis e são caracterizados por possuir um alto grau de reservas para reiniciar seu crescimento depois de um período de latência ou dormência, por isso mesmo são facilmente armazenáveis. Bulbos de gladiolo ou cebola, bem como rizomas de lírios, retomam seu crescimento depois de um período de baixas temperaturas. É claro que a sensibilidade ao frio para remover sua dormência depende das variedades comerciais. A 5°C, alguns precisam de 24 h, outros, de 48 h e outros, de muito mais tempo para interromper essa dormência e iniciar sua brotação e posterior florescimento. O tamanho desses órgãos e sua viabilidade também podem influenciar estas respostas. Em geral, aceita-se que a quebra de dormência nesses casos esteja relacionada com a diminuição de algum tipo de inibidor, notadamente do AAb.

## Fotoperiodismo

A floração das plantas pode ser estimulada pela duração do dia. Este fenômeno recebe o nome de fotoperiodismo. Assim, existem plantas de dia curto (PDC), dia longo (PDL) e neutras ou indeterminadas. PDC são aquelas que florescem quando a duração do dia não excede 12 h - 14 h. Exemplos destas plantas são *Euphorbia pulcherrima*, *Xanthium strumarium*, *Glycine Max* e *Kalanchoe blossfeldiana*. PDL são aquelas que florescem quando a duração do dia excede 14 h. Exemplos são *Zea mays*, *Solanum tuberosum*, *Petunia*, *Trifolium* e *Lolium temulentum*. Plantas de dia neutro florescem independentemente do comprimento do dia. Exemplos deste grupo são *Ilex aquifolium*, *Impatiens walleriana* e *Lycopersicon esculentum*. Em floricultura, o fotoperíodo é manipulado para induzir florescimento. Se uma folha de uma planta induzida é enxertada em uma planta não induzida, esta florescerá. A razão fisiológica disso, todavia, não está suficientemente clara, apesar de que um hormônio chamado florígeno tenha sido postulado. Contudo, provas concretas da ação deste hormônio não foram obtidas. Atualmente se sabe que o período da noite é mais crítico do que o do dia. Assim, se durante o período de escuro uma PDC (noites longas) tem seu período noturno interrompido por luz vermelha ou branca, não florescerá. Por outro lado, PDL (noites curtas), submetidas a noites longas, não florescerá, mas, se iluminada brevemente durante o período noturno, florescerá. Essas evidências indicam a participação do fitocromo no florescimento. Interessante notar que plantas de abacaxi (*Ananas comosus*), quando pulverizadas com auxina artificial, florescem e o fazem uniformemente, o que tem uma grande vantagem para o produtor rural. A aplicação de auxina está correlacionada com a síntese de etileno, o qual,

em último termo, seria o responsável pelo florescimento nessa bromeliácea. Mas, sob todas as luzes, este é um caso especial.

## Fitocromo

É um fotorreceptor constituído por uma proteína ligada a uma molécula chamada cromóforo (fitocromobilina), estando esta molécula, holoproteína, associadas a respostas de morfogênese, como germinação de sementes e floração. Enquanto a proteína apoproteína é sintetizada no núcleo, a fitocromobilina é sintetizada nos plastídios. A maioria das respostas de morfogênese é estimulada pela luz vermelha  $\lambda$  650-680 nm, como mencionado em outros itens, a qual permite a conversão do cromóforo da forma isomérica Cis para a forma Trans, que é a forma ativa do fotorreceptor. Já a iluminação com vermelho distante,  $\lambda$  700-800 nm, anula a resposta do fitocromo, pois este reverte para a forma original,  $\lambda$  650-680 nm, isômero Cis, forma inativa do fotorreceptor. No entanto, em poucos casos conhecidos, o vermelho distante pode estimular a germinação (fotoblastismo negativo), como é o caso de algumas espécies do gênero *Phacelia*. Por outro lado, mutantes de *Arabidopsis* em relação ao fitocromo, quando iluminados com luz branca, seu hipocótilo se alonga demais, comportamento este diferente dos hipocótilos normais, que, em presença de luz branca, tem seu crescimento inibido. Este é outro exemplo de resposta morfogenética provocada pela luz vermelha e a importância do fitocromo no desenvolvimento normal das plantas, em que a forma Trans parece ser o interruptor que acende e apaga as vias de transdução de sinais. No interior de um bosque, onde a vegetação é densa, as folhas da copa das árvores são mais permeáveis ao vermelho distante, portanto este, chegando ao solo, impõe uma dormência que impede a germinação de sementes fotoblásticas positivas, até que as sementes e as plântulas encontrem melhores condições para germinarem e se estabelecerem.

## Vernalização

Como já mencionado, um período de frio úmido pode eliminar a dormência em muitas sementes de clima frio, o que é chamado de estratificação. No entanto, em outros casos, sementes não dormentes, mas que foram embebidas por um certo período de frio (por exemplo, 7 dias a 8°C) darão origem a plantas que irão florescer precocemente. Tal tratamento tem sido denominado de vernalização. Foi muito popular no começo do século XX na ex-União Soviética, partindo da hipótese de que as baixas temperaturas poderiam alterar a carga genética e o metabolismo das plantas. Foi assim no caso de linhagens anuais de inverno (*Triticum vulgare*, *Secale cereale*), quando a inclemência do clima impunha fazer alguma coisa. Mais tarde, a vernalização foi utilizada com outros materiais. No caso da alface, por exemplo, isso depende de o produtor desejar sementes ou hortaliças para o mercado. Entretanto, é bom distinguir plantas anuais de bianuais quanto ao seu requerimento de frio para florescer. Plantas bianuais tendem a florescer e produzir sementes no ano seguinte. O repolho (*Brassica oleracea*) é um exemplo clássico disso, pois, no primeiro ano permanece no estado de roseta e no segundo ano, depois de um período de frio, no inverno, floresce e produz sementes espontaneamente. Em geral, temperatura e horas de frio são duas variáveis correlacionadas. Assim, uma temperatura mais baixa estimulará um menor tempo de indução floral. No entanto, a correlação não é tão simples, porque às vezes está comprometida com o fotoperíodo. Em beterraba (*Beta vulgaris*), uma planta bianual, fotoperíodos acima de 14 h favorecem a floração precoce.

## Hormônios vegetais

Em geral, os hormônios vegetais são mensageiros químicos que influenciam processos fisiológicos na planta, tais como divisão e crescimento celular, enraizamento, amadurecimento do fruto, abertura e fechamento estomático, dormência e indução de formação de traqueídes. São produzidos em pequenas quantidades ( $\mu$ moles), podendo ser transportados via floema (direção basípeta) ou xilema (direção acrópeta) ou atuar mais localmente. Historicamente, o bioensaio foi a ferramenta para quantificação e identificação de hormônios. Como no genoma, sua ação foi vista correlacionada com o transcriptoma e proteoma, concluiu-se que os hormônios são ativadores de genes, portanto se comportam como moléculas sinais do transcriptoma; assim sendo, os “genes não mandam sozinhos”.

## Bioensaios

São testes biológicos de extratos de plantas sobre um tecido-alvo específico para reconhecer determinados fitorreguladores. Durante décadas no século XX, foram praticamente as únicas ferramentas que tinham os

fisiologistas vegetais para obter informação qualitativa e quantitativa acerca dos hormônios. Para que o bioensaio seja rigoroso, o tecido-alvo deve responder especificamente a um determinado tipo de hormônio. A sensibilidade do tecido-alvo deve ser tal que possa responder a baixíssimas concentrações do hormônio no extrato. A magnitude da resposta deve estar correlacionada com a concentração do hormônio. Um bioensaio clássico foi o efeito da auxina de ápices de coleótilos de aveia colocado em pequenos cubos de ágar, sobre o ângulo de curvatura do coleótilo no escuro (experimento de Went, 1926) ou alongamento de coleótilos em uma placa de Petri na presença de uma solução de auxina. Atualmente os bioensaios foram substituídos por técnicas mais modernas de identificação e avaliação, tais como cromatografia gasosa (HPLC), espectrometria de massa (MS) e radioensaios (RIA) com uso de anticorpos marcados.

## Genoma

É uma palavra que resultou da contração de gene e cromossoma. Denomina-se assim o conjunto de DNA existente nas células. No caso da planta, abarca o núcleo, as mitocôndrias e os cloroplastos, sendo que muitas proteínas são sintetizadas no núcleo e fora do núcleo, como é o caso da rubisco, em que uma parte é sintetizada no cloroplasto e outra no núcleo. Os genes são segmentos de DNA que são transcritos na forma de moléculas de RNA mensageiro (RNAm), as quais possuem informações para a formação de proteínas, mas outros genes estão relacionados com a síntese de RNA ribossômico (RNAr) e de transferência (RNAt). No entanto, a maior parte do DNA é formada por segmentos que não codificam nenhuma informação (íntrons), ao contrário daquelas que codificam, que são os éxons. Pouco se conhece sobre o papel dos íntrons, mas se sabe que é formado por sequências repetitivas que podem variar em tamanho e número de uma planta para outra. Estas variações em número e tamanho são denominadas de polimorfismo. Do ponto de vista prático, o polimorfismo tem sido explorado para a identificação de plantas e cultivares, o que tem importância genética e jurídica. Transcriptoma é um conceito que nos remete à síntese e conjuntos de RNAm. Por outro lado, proteoma é um conceito relacionado com a síntese de proteínas e seus diferentes tipos na célula e nos passam uma informação da classe de genes que estão sendo ativados por algum fator ou estímulo, como, por exemplo, hormônios.

## Auxina – AIA

O ácido 3-indolacético, AIA, é um hormônio historicamente associado ao alongamento celular do coleótilo e, por isso, é considerado uma auxina. Inclusive, este é um bioensaio para determinar sua presença em determinado tecido. Outra função, apesar de antagônica, é estimular a divisão celular, especialmente de explantes, que são segmentos de folha e hipocótilos para a formação de calos, uma etapa intermediária para a regeneração de plantas sob condições *in vitro*. Também promove a indução de traqueídes *in vitro* e, em geral, estimula a diferenciação vascular. Outras funções são estimular a formação de raízes adventícias, dominância apical, formação da semente, de fruto normal e de frutos partenocárpico, bem como retardar a formação da zona de abscisão do pecíolo da folha. Outras auxinas naturais são ácido 4-cloroindolacético e o ácido indol-3-butírico (AIB). Entre as auxinas sintéticas estão o ácido naftalenoacético (ANA), ácido 2,4-diclofenoxiacético (2,4-D), o ácido 2-metoxi-3,6-diclorobenzoico (dicamba) e o ácido 4-amino-3,5,6-tricloropicolínico (picloram). A via biossintética do AIA está associada ao triptofano, sendo propostas quatro vias para sua síntese, porém a mais comum é a desaminação do triptofano, formando o ácido indol-3-pirúvico (IPA), seguido por uma descarboxilação deste, com formação de um indol-3-aldeído, que, por sua vez, é oxidado a AIA por uma desidrogenase. Em oposição à auxina livre na planta, as conjugadas com carboidratos (glucose ou mioinositol) apresentam uma atividade fisiológica muito baixa. Por outro lado, a luz, as peroxidases e altas temperaturas do autoclave podem degradar a auxina.

## Citocininas – aspecto histórico

Na primeira metade do século XX, os fisiologistas vegetais estavam preocupados em regenerar plantas *in vitro* a partir de fragmentos de tecidos de plantas, mas tais tecidos não prosperavam, ou seja, não cresciam e nem se diferenciavam e muitas vezes terminavam contaminando-se ou morrendo. O primeiro sinal positivo de tais intentos chegou quando a esses meios nutritivos foi adicionada, na década de 1940, água de coco. Então surgiu a hipótese de que deveria haver um fator que promovia a divisão celular no endosperma líquido do coco. Depois, observaram que compostos autoclavados, ricos em adenina, como ácidos nucleicos, estimulavam a divisão celular de fragmentos de medula de tabaco *in vitro*. Nestes compostos foi descoberta

a cinetina, que, em presença de AIA promovia a formação de calos em tais tecidos, coisa que o AIA, por si só, não estimulava. Assim, fortaleceu-se a hipótese de que existia um poderoso fator comprometido com a indução da divisão celular nas plantas. A questão era como encontrar esse fator. Mais tarde, no final da década de 1950, foi descoberto que extratos imaturos de grãos de milho produziam um efeito parecido à cinetina. As pesquisas continuaram até que, no começo da década de 60 foi isolado um princípio ativo mais poderoso que a da cinetina, sendo batizado com o nome genérico de zeatina, por ter sido isolado de grãos imaturos de milho (*Zea mays*). Tal composto foi depois encontrado em outras plantas e bactérias em forma isomérica Cis e Trans.

### Citocininas – função

Citocininas são substâncias que promovem a divisão celular, notadamente sob condições in vitro, portanto participam do ciclo celular. Embora sua função específica não esteja suficientemente clara, provavelmente está ligada às ciclinas. Seu esqueleto carbônico básico é a adenina, que no carbono 6 se associa a uma cadeia lateral terpenoide de 5 carbonos. Além das citocininas naturais, existem as sintéticas. As naturais são 2-isopenteniladenina (2-IP) e zeatina, sendo que as duas podem ser encontradas na forma de ribotídeos ou ribosídeos, conforme a ribose se ligue ou não por meio do carbono 5 e um grupo fosfato. As citocininas sintéticas também têm uma base púrica; entre elas estão a cinetina (CIN) e a benzilamino purina (BAP). Outra citocinina sintética é o TDZ (thidiazuron), mas esta é um derivado da ureia. Nenhuma destas citocininas sintéticas possui ribose. Outras funções atribuídas às citocininas em planta são a quebra da dominância apical, indução de brotos e retardo da senescência foliar. As citocininas naturais podem ser conjugadas dentro da planta (glucose, alanina, etc.), resultando em sua inativação. Por outro lado, a enzima citocinina oxidase também é capaz de inativar as zeatinas, mas neste caso há uma quebra da molécula. As citocininas naturais podem ser sintetizadas em tecidos jovens da planta, e os ápices radiculares são notoriamente produtores deste hormônio. O tecido *crown gall* promovido pela *Agrobacterium tumefaciens*, em algumas plantas, produz também citocininas porque tem um gene (T-DNA) que codifica a isopentenil transferase, justamente a enzima que participa da síntese de zeatina. O segmento de T-DNA também tem um gene para a síntese de AIA. Uma outra bactéria, *Corynebacterium fascians*, já atua de outra forma, pois estimula as gemas em dormência das plantas que coloniza a se desenvolverem, porque a bactéria produz altas concentrações de zeatina no lugar que infecta, dando origem ao sintoma denominado de vassoura-de-bruxa. O transporte polar neste tipo de hormônios não foi demonstrado. Por outro lado, é oportuno registrar que culturas de células in vitro (tabaco e *Arabidopsis*) tratadas com citocininas liberam óxido nítrico (ON) acima de seus níveis basais, conforme detectado com 4,5-diaminofluoresceína, um indicador fluorescente de ON.

### Giberelinas (GAs) - aspecto histórico

Este grupo de hormônios foi descoberto por acaso no oriente, antes da segunda guerra mundial. Os produtores de arroz do Japão notaram que algumas plantas nos seus arrozais cresciam muito em altura, inclusive, com perdas da produção. Mais tarde, esses produtores associaram essa enfermidade com a presença de um fungo nas plantas. Como a ciência sempre avança, fitopatologistas curiosos examinaram esse fungo e descobriram que o bakanae (nome dado à enfermidade em japonês) era estimulado por secreções de uma substância produzida pelo dito fungo. Os fitopatologistas então estudaram essas secreções in vitro e as passaram a chamar de giberelinas por serem oriundas do fungo *Giberella fujikuroi*. No ocidente, as giberelinas somente começaram a ser conhecidas por volta de 1950, ou seja, depois do término da segunda guerra mundial, e só no final da década foram quimicamente identificadas como substâncias produzidas pelas plantas.

### Giberelinas – síntese e função

Estes hormônios constituem um grupo numeroso de mais de 100 compostos diferentes, mas todos têm a base comum de serem diterpenos originados a partir do geranilgeranil difosfato, grupo este que por ciclização origina o ent-kaureno em plastídios dos tecidos meristemáticos de gemas, folhas jovens e sementes imaturas. Em cloroplastos, esta via não opera por precisar das duas enzimas que participam na síntese do kaureno. O kaureno, por sucessivas oxidações e hidroxilações, dá origem às várias giberelinas, começando pela GA<sub>12</sub>, a qual é precursora do resto das giberelinas no citoplasma, com o auxílio de mono-oxigenases e dioxigenases. A nomenclatura das giberelinas é GA<sub>x</sub>, ou seja, GA = ácido giberélico, sendo x o número correspondente à

giberelina. As funções das giberelinas nas plantas são várias, sendo que a interface com outros hormônios não está clara, pois muitas vezes se somam a seus efeitos. De qualquer maneira, entre suas funções, podem ser citadas o crescimento do caule de plantas anãs promovido por GA<sub>1</sub> (*Arabidopsis*, ervilha, milho); de plantas em roseta, GA<sub>3</sub> (repolho, espinafre, alface), nas quais estimula o bolting (espigamento); indução por parte do embrião de  $\alpha$ -amilase e enzimas hidrolíticas na camada de aleurona de sementes de gramíneas durante a germinação, GA<sub>3</sub>; desenvolvimento e crescimento do fruto e, em alguns casos, partenocarpia, GA<sub>4</sub> e GA<sub>7</sub>; produção de flores feminina em lugar de flores masculina (milho) e vice-versa (pepino) se aplicadas exogenamente em flores unissexuais. Em sementes em dormência, por problemas de luz ou frio, a aplicação exógena de GA pode estimular sua germinação. Por outro lado, a aplicação exógena de giberelinas (GA<sub>3</sub>) em cachos de uva em formação, variedade Thompson, estimula o crescimento do cacho por alongamento do eixo floral. Inibidores da rota metabólica de síntese das giberelinas pode ser bloqueada por inibidores, tais como AMO 1618, paclobutrazol, BX-112, ancymidol e cycocel (CCC). De um modo geral, o mecanismo genômico das giberelinas parece estar relacionado com a ativação de fatores de transcrição incumbidos com a remoção de certos repressores de DNA e modulação do transcriptoma e, dessa forma, expressão de genes específicos como os relacionados com a  $\alpha$ -amilase, xilogucano-endotransglicolase, guanil-ciclase e ciclinas, especialmente do tipo CDK (ciclinas dependentes de kinases) em um impressionante cenário de pleiotropia hormonal, ou seja, existência de várias respostas frente a um só estímulo (GA). No entanto, o papel de muitas GAs ainda não é conhecido.

### Ácido abscísico (AAb) – aspecto histórico

Nas árvores decíduas de altas latitudes, o outono começa com a mudança de coloração das folhas e sua queda. Paralelamente a isso, as gemas vegetativas permanecem em dormência até a primavera seguinte. Ambos os fenômenos despertaram a curiosidade dos fisiologistas vegetais. Foi assim que, no outono, ao analisar extratos foliares de um grupo de árvores da família sapindáceas (*Acer pseudoplatanus*, *Platanus occidentalis*) foi encontrada um composto químico que se destacava por seu caráter inibitório, o qual chamaram de dormina, que posteriormente foi purificado e identificado como sendo o ácido abscísico. Dada sua baixíssima concentração nos tecidos das plantas, seus bioensaios não foram fáceis de realizar e sua detecção exigiu técnicas de alta sofisticação, como cromatografia do tipo HPLC e imunoensaios. O descobrimento de mutantes contribuiu muito para melhor conhecer a via biossintética deste hormônio, a qual está relacionada com a biossíntese dos carotenoides.

### Ácido abscísico (AAb) – síntese e função

A via biossintética do ácido abscísico se inicia com o isopentenil difosfato, seguido pelo farnesil difosfato, até configurar uma molécula estável de 15 carbonos (sesquiterpeno) que constitui o AAb, o qual apresenta dois tipos de isomeria: CIS e TRANS, em função da posição do grupo carboxílico COOH, no carbono 2 e outra ótica: (+) e (-), em função da assimetria do carbono 1 no anel da molécula, sendo que o isômero (+) é a forma mais ativa. Em geral, AAb é sintetizado nos cloroplastos e plastídios de raízes, observando-se a partir de radioisótopos um livre trânsito pelo xilema e floema. A forma Cis é a mais predominante nos tecidos da planta. Na formulação comercial ou sintética, sua forma mais comum é uma mistura de isômeros (+) e (-), mas ambos ativos funcionalmente. Suas propriedades fisiológicas são variadas e pleiotrópicas. Sob condições de estresse hídrico, o AAb aumenta muito nas folhas, e este fenômeno está relacionado com o fechamento dos estômatos, dentro de uma estratégia de economia hídrica. Em mutantes e, sob condições de estresse hídrico, estes apresentam sintomas de murchamento e estômatos abertos, mas que, ao aplicar-lhes AAb exogenamente, são capazes de restabelecer o turgor, devido ao fechamento dos estômatos e à redução da perda de água por transpiração. Em matéria de sementes, o AAb inibe a viviparia, isto é, a germinação precoce de sementes no fruto. Também em semente, mas já na etapa final da maturação do embrião, o AAb promove o endurecimento ou a tolerância do embrião à dessecação via síntese de proteínas do tipo LEA (*late embryogenesis abundant*). Por outro lado, em muitas sementes e gemas maduras de clima frio, o AAb promove uma dormência temporal durante o inverno (função das horas de frio). Depois, com a chegada do calor, a dormência declina em função de um balanço mais favorável aos promotores de crescimento GA e Citocinina. Dentro deste antagonismo GA/AAb, cabe mencionar que, em gramíneas, o AAb inibe a produção de alfa-amilase, inclusive na presença de GA. Nos trabalhos in vitro, 20 a 30  $\mu$ M de AAb

inibiram o crescimento e desenvolvimento de gemas de mandioca (*Manihot esculenta*). Por outro lado, no começo da estação fria, o AAb promoveu a senescência e abscisão foliar, embora talvez de maneira indireta, estimulando a indução do etileno, que é responsável por este sintoma. Interessante notar como tudo isso reflete uma ação liga/desliga do genoma por parte do AAb e sugere a existência de uma via de transdução de sinais com participação de receptores celulares e mensageiros secundários. O AAb nem sempre está ativo na planta; ele pode estar conjugado com monossacarídeos, oxidar-se a ácido faseico e ser inativado.

### Etileno – aspecto histórico

No século XIX, a iluminação pública das ruas foi associada à senescência foliar das árvores próximas aos postes de iluminação. Posteriormente, verificou-se que o etileno era produzido pela combustão de hidrocarbonetos usados para a iluminação. O etileno, quimicamente, é um gás que pertence à família dos hidrocarbonetos não saturados (olefina), cuja fórmula é  $C_2H_4$ . Já no início do século XX, foi reconhecido como produto natural do metabolismo de bactérias, fungos e plantas, mas sua análise quantitativa teve que esperar até o advento da cromatografia gasosa, no começo da década de 1960, para se conhecer melhor suas propriedades fisiológicas como hormônio.

### Etileno – síntese e função

Sua via sintética começa com a metionina, um aminoácido de 5 carbonos que contém enxofre em sua molécula e que, ao fosforilar-se mediante a enzima adenosil metionina sintetase (AdoMet Sint), dá origem ao composto S-adenosil metionina (SAM), composto este que, pela ação de uma outra enzima, a 1-ácido carboxílico 1-aminociclopropano sintase (ACC sintase), dá origem a 1-ácido carboxílico-1-aminociclopropano (ACC), que, por ação da ACC oxidase mais  $O_2$ , é convertido em etileno. Assim, fica claro que o ACC é o precursor mais imediato da síntese de etileno, pelo que sua aplicação em um fruto promoverá sua maturação desde que esteja também presente a enzima no tecido. É bom mencionar que a ACC oxidase requer  $Fe^{+2}$  e ascorbato como cofatores. A via biossintética do etileno pode ser inibida em dois pontos. O primeiro, ao nível da ACC sintase, mediante dois inibidores: AOA (aminoxiacético) e AVG (aminoetoxi-vinil-glicina). O segundo ponto, ao nível da AAC oxidase, pelo cobalto. Todavia, esta via pode apresentar uma via alternativa ao nível de ACC e originar N-Malonil ACC. Além dos inibidores da síntese, existem os inibidores da ação do etileno, tais como nitrato de prata ( $AgNO_2$ ) e tiosulfato de prata [ $Ag(S_2O_3)_2$ ]. A prata é um elemento sensível à luz e tóxico, além de ser poluente. O  $CO_2$  também é um inibidor da ação do etileno, em uma faixa de 5 a 10%, mas sua eficiência é menor do que o íon prata, embora altamente prático no rareamento de atmosferas de armazenamento de frutos. Outro inibidor da ação do etileno é o MCP (1-metil-ciclopropano), que se liga irreversivelmente ao receptor do etileno no plasmalema, embora seja ativo apenas na forma Trans. A via biossintética do etileno é estimulada por auxina, estresse do tecido (encharcamento, frio, enfermidades, lesões, seca), senescência e maturação dos frutos, especialmente para os climatéricos como banana, maçã e tomate; já nos não climatéricos, como cereja, uva, limão e morango, a via é menos ativa durante a maturação. Outros efeitos fisiológicos deste hormônio são epinastia, encurvamento do pecíolo foliar em tomate e coleus (*Solenostemon scutellaroides*), e senescência floral. A senescência floral pode ser retardada mediante aplicações de nitrato ou tiosulfato de prata em plantas de vaso como o cravo. Em petúnias transgênicas nas quais a ACC oxidase foi bloqueada, observou-se um adiamento da senescência das pétalas das flores. A abscisão foliar é outro efeito, que é a queda natural das folhas das árvores decíduas ou quando provocada por desfoliantes como o 2,4,5-T, usado amplamente na guerra do Vietnã. Em ambos os casos, há um incremento na produção de etileno na folha e um estímulo à formação da camada de abscisão do pecíolo, com aparecimento de enzimas hidrolíticas na região. Interessante notar que, no caso de plantas geneticamente transformadas, nas quais o receptor de etileno foi bloqueado, a abscisão foliar não foi observada quando a planta recebeu aplicações foliares de etileno. Comercialmente, existe um produto chamado etefon, com o qual é possível aumentar a produção de látex no caso de seringueira (*Hevea brasiliensis*). A maturação de frutos como a banana e o tomate, os quais muitas vezes são colhidos verdes para facilitar o transporte, podem ser estimulados pela aplicação de etefon antes da comercialização. Biologicamente, o etileno pode ser oxidado transitoriamente pelos tecidos a ácido oxálico, e finalmente a  $CO_2$ . Em espaços confinados que contenham frutas, o permanganato de potássio ( $KMnO_4$ ) pode ser usado para adsorver o etileno e reduzir sua concentração.

## Poliaminas – PAs

São compostos orgânicos presentes em forma ubíqua na maioria dos seres vivos e são conhecidos desde longo tempo na biologia, mas em plantas somente a partir da década de 70 do século passado. Especialmente com a intensificação da cultura de tecidos *in vitro* é que elas se tornaram mais conhecidas e passaram a ter um status hormonal ou de reguladores de crescimento. As poliaminas são moléculas fortemente alcalinas com dois ou mais grupos aminos e de baixo peso molecular. Entre seus representantes, estão a putrescina ( $H_2N-(CH_2)_4-NH_2$ ), a espermina  $N_2H-(CH_2)_3-NH-(CH_2)_4-NH_2$  e várias outras. Moléculas precursoras de sua biossíntese são a arginina, ornitina e SAM, esta última também precursora da síntese de etileno. Pelo seu caráter catiônico dentro da célula, as PAs têm muita afinidade por fenóis (ácido cumárico e ácido cafeico), DNA e fosfolipídeos das membranas. As PAs têm sido detectadas em vacúolos, mitocôndria, cloroplastos e citoplasmas. Na prática, tem sido observado que as PAs estabilizam culturas de protoplastos e promovem a divisão celular, bem como estimulam a embriogênese somática e retardam a senescência dos tecidos, talvez em função da competição por SAM, em detrimento da síntese de etileno. Também em plantas, tem sido observada uma correlação entre aumento de poliaminas e fatores abióticos como frio, calor e seca. Mutantes que não sintetizam PAs não se desenvolvem normalmente.

## Brassinosteroides – BRs

Sobre este grupo de compostos fitoesteroidais, tem havido considerável interesse nos últimos anos, especialmente por seu efeito no crescimento das plantas. Inicialmente, foram isolados do pólen de *Brassica napus*, por isso também o nome, mas agora a lista de plantas das quais tem sido isolado aumentou muito, bem como a fonte de extração se diversificou: caule, folhas, gemas, flores, sementes e raízes. Quimicamente, são moléculas complexas e são aparentados da estrutura dos hormônios sexuais humanos, razão da sua natureza fitoesteroidal. Molecularmente, são constituídos por 4 anéis (A, B, C e D) e uma cadeia lateral ligada ao anel D. Sua síntese está relacionada com os isoprenoides e, em geral, apresentam 29 carbonos. Exemplos de tais compostos são brasinolide, epibrasinolide, castasterone, tiferasterol e campesterol. Seus efeitos fisiológicos são variados e surpreendentes. Estimulam a divisão celular, efeito constatado em cultura de células *in vitro* de *Arabidopsis* e em raízes de trigo. Promovem a expansão celular de hipocótilos, o que sugere um importante papel na alteração da parede celular, permeabilidade osmótica, aquaporinas, expansinas,  $\beta$ -1,4-glucanases e uma ligação cruzada com GA. Tem sido constatada a diferenciação celular em cultivo *in vitro*, que promove a formação de traqueides a partir de células do mesófilo em *Zinnia* e *Arabidopsis*, especialmente na última etapa da diferenciação vascular das células. Entretanto, é bom ressaltar que o óxido nítrico, as auxinas e citocininas também participam no processo de diferenciação do xilema. Em relação à promoção do crescimento, plantas que receberam aplicações exógenas de BRs responderam positivamente ao tratamento e aumentaram seu peso fresco e seco, o que sugere uma boa atividade fotossintética por parte da planta e revela o potencial uso de BRs na agricultura. Experimentalmente, também foi constatado que sementes de arroz, com doses altas de NaCl, mas tratadas com BRs, não foram inibidas pelo estresse osmótico em sua germinação. Inclusive, seus níveis de DNA, RNA e proteínas solúveis aumentaram em comparação com o controle, pelo que se pode concluir sobre o efeito sinérgico de BRs sobre a germinação. Em geral, deve-se levar em consideração que todas as propriedades fisiológicas, mais do que um efeito independente dos BRs, são resultados da combinação com outros hormônios. Em trabalhos sobre o aumento da dormência das gemas de batata, a aplicação de 24-brasinolide teve um efeito positivo, embora uma análise cuidadosa tenha revelado que este efeito foi mediado pelo aumento de AAb nos tecidos, provocado pelo etileno induzido pelos BRs. Finalmente, o conhecimento mais exaustivo dos BRs tem sido devido à identificação de mutantes de laboratório e ao uso de inibidores como uniconazole e brassinazole; o primeiro é inibidor da síntese de giberelina, enquanto que o segundo é um inibidor mais específico da síntese de BRs, que também são chamados de brassinas.

## Ácido jasmônico – AJ

O ácido jasmônico, bem como seu derivado metilester (MeAJ), são descobertas recentes na fisiologia vegetal, ou seja, nas últimas décadas do século XX. Sua função tem sido relacionada principalmente com o fato de que as moléculas de jasmonatos estão correlacionadas com respostas a injúrias ou estresse por parte da planta (sinalizadores sistêmicos da planta). O MeAJ, não obstante, foi detectado como formador

de parte do aroma dos frutos e flores (Jasmim). Nas diferentes partes da planta, precursores da biossíntese de AJ são o ácido linoleico, a enzima lipoxigenase e  $O_2$ . A respeito de sua função específica, não tem sido fácil determinar, porquanto existem vários isômeros (+) e (-) do AJ com diferentes atividades fisiológicas. Os jasmonatos são reconhecidos por sua participação no sistema de defesa da planta, ativando vários genes com este propósito, os quais codificam proteínas como inibidor de proteinase, sintase de chalcona, fenilamoliase, lipoxigenase e tioninas. Supondo que o tronco de uma planta sofre um ferimento ou um ataque por algum microrganismo, há a ativação de seu sistema de defesa, entre eles a síntese de AJ para ativar os genes de lignina e fitoalexinas. Como hormônio, os jasmonatos podem atuar como inibidores da germinação ou promover senescência, neste caso sendo muito parecido com o papel de AAb e etileno, respectivamente, e revelando com isso a intrincada inter-relação entre estes fitorreguladores no reino vegetal.

## Ácido salicílico – AS

Do ponto de vista empírico, talvez o AS seja o fitoquímico de conhecimento prático mais antigo. Os gregos já conheciam as propriedades terapêuticas da casca de salgueiro, pois a usavam como analgésico e antipirético. No século XIX, a empresa Bayer lançou no mercado a Aspirina, um composto sintético à base de ácido acetilsalicílico, justamente com aquelas propriedades que os gregos já conheciam. A via biossintética do AS está relacionada com a rota de síntese de fenóis, isto é, com a via dos fenilpropanoides, que começa com a fenilalanina, como já mencionado anteriormente. Evidências experimentais em plantas mostram que ácido cinâmico exógeno marcado com  $C^{14}$  promoveu, no tecido foliar, síntese de ácido benzoico e AS radioativo, pelo que ambos os compostos podem ser considerados precursores do AS. Aplicações exógenas de AS tem promovido respostas como inibição da germinação, síntese de etileno, transpiração e abscisão foliar. Outros resultados mostraram termogênese floral (produção de calor), resistência a enfermidades pelo estímulo à reação de hipersensibilidade (RH) e resistência adquirida sistêmica (SAR), neste caso pela indução de proteínas de resistência (PR) como quitinase,  $\beta$ -1,3-glucanase e outras. SAR aqui foi utilizada como uma resistência adquirida depois do subsequente ataque de um patógeno, inclusive esta resistência persistiu por vários dias depois da infecção inicial, o que implica mobilização de PR, AS ou outro hipotético mensageiro por meio do sistema vascular. Interessante notar que tudo isso tende para uma ponte para a hipótese de um sistema de imunização da planta, no qual o AS desempenha um papel central. Dessa forma, considerando a clássica definição de hormônio como substâncias que não são nutrientes nem vitaminas e que atuam em pequeníssimas quantidades, o AS é considerado um hormônio.

## Dominância apical

Dominância apical é o controle repressivo que a gema apical de uma planta ou de um ramo lateral exerce sobre o crescimento de gemas axilares, de modo que estas ficam inibidas e não podem crescer. Dessa forma, a arquitetura de uma planta vai se modelando, o que na área florestal tem muita importância para o crescimento do tronco, ou seja, em  $m^3$  de madeira. Trata-se de uma correlação tipicamente fisiológica porque, ao eliminar a gema apical, as gemas axilares subjacentes espontaneamente se desenvolvem. A natureza desta força repressora é de caráter hormonal, porque plantas decapitadas que receberam uma pasta de lanolina impregnada com auxina (AIA ou ANA) no lugar da gema apical, continuam com suas gemas axilares reprimidas. Por outro lado, plantas com pasta de lanolina mais TIBA (ácido tri-iodobenzoico, um inibidor do transporte polar da auxina) sobre a gema apical não apresentaram inibição das gemas axilares, sugerindo fortemente que o traslado basípeto da auxina é fundamental para a repressão das gemas subjacentes. A aplicação exógena de AAb em plantas decapitadas também mostra inibição das gemas axilares. Na prática, observou-se uma correlação entre altos níveis de AAb nas gemas axilares e seu alto grau de inibição, e vice-versa. A propósito desta repressão, é oportuno assinalar que a aplicação exógena de citocininas (zeatina) às gemas axilares ajuda a romper o bloqueio que as mantém dormentes, e esse efeito é maior nas plantas decapitadas. Interessante notar que a hadacidina, um inibidor da síntese de bases púricas, quando aplicada em plantas decapitadas ao nível das gemas reprimidas, inibe o seu crescimento, o que sugere a importância da síntese endógena de citocinina para interromper a inibição. Por outro lado, em geral não se conhece muita coisa sobre a ação de GA e etileno sobre a inibição natural das gemas axilares. Em termos moleculares, a explicação desta inibição deve ser buscada na ativação ou inativação de genes relacionados com o cenário do ciclo celular no meristema das gemas axilares, em que as ciclínas, MAP kinases, bem como as diferentes fases do ciclo celular, são chaves para entender o funcionamento do

sistema sob a ação hormonal. Por outro lado, ao falar de gemas em geral, não se pode deixar de mencionar a metilação do DNA como fenômeno de repressão ou silenciamento de certos genes, sendo que seu estudo inclui mudanças e regulação epigenética.

## Metilação

Gemas, sementes, grãos de pólen e capacidade de enraizamento ou regeneração podem estar relacionados com a metilação do DNA. É nesse sentido que a mitose, o crescimento e a diferenciação celular podem ser inibidos em função do grau de metilação do DNA. Em *Arabidopsis thaliana* e *Zea mays*, o grau de metilação do genoma pode chegar a 6 e 25%, respectivamente, apenas para citar duas espécies de duas famílias diferentes. Na metilação, a citosina ganha um grupo  $\text{CH}_3$  no carbono 5 pela citosina metil transferase, sendo SAM a fonte destes grupos. SAM é uma molécula-chave na bioquímica e fisiologia das plantas, pois, como vimos, ela foi também mencionada a propósito da síntese de poliaminas e etileno.

## Estresse

As plantas são organismos eucarióticos que, em um determinado local, emitem raízes e se fixam para sempre. Elas não têm a capacidade de mudar de um lugar para outro, em função das adversidades do ambiente como chuva, seca, ataque de vírus, insetos, etc. Sua sobrevivência, então, depende das características de seu genoma, bem como do meio ambiente. Por exemplo, no cenário de que algum fator ambiental exerça uma influência negativa sobre a planta (estresse), esta responderá conforme sua programação genética. Assim, frente a um estresse do tipo biótico, como em uma situação de seca, os genes relacionados com a síntese do AAb serão ativados na raiz e o hormônio será translocado para as folhas por meio da coluna de água do xilema provocada pela transpiração. Na folha, o hormônio altera o balanço iônico das células guardas do estômato, fechando-se, via plasmólise transitória ou permanente conforme o potencial hídrico do solo. Para um estresse hídrico permanente, de umas seis atmosferas, a planta poderá evadir-se via abscisão foliar generalizada, nesse caso provocada por um outro mecanismo, como um aumento nos níveis de etileno, por declínio da auxina na lâmina foliar, portanto favorecendo a zona de abscisão dos pecíolos. Mas, passado o estresse, a planta voltará ao normal e produzirá novos brotos por ativação de genes provavelmente relacionados com esses novos órgãos, tecidos e moléculas como a clorofila e os carotenoides. De fato, o metabolismo das plantas é surpreendentemente versátil para tolerar diferentes estresses como frio, calor, solos empobrecidos, salinidades, ventos, hipóxia e radicais livres, mas sem dúvida o autotrofismo em relação ao carbono é uma das características mais regulares.

## Radicais livres

Quando uma planta é sujeita a um estresse biótico, ela imediatamente ativa seus sinais de alarme. Quando uma bactéria ou um fungo lesiona a parede celular, portanto quebram moléculas de  $\beta$ -glucanos e xiloglucanos, a planta pode responder defensivamente de muitas maneiras. Por exemplo, a partir do ácido linolênico da membrana celular, resultado da lesão, pode estimular a síntese de jasmonatos, os quais estimulam fatores de transcrição para a ativação de genes relacionados com enzimas importantes dentro de um quadro de reação de hipersensibilidade. No local lesionado, aparecem radicais livres como  $\cdot\text{O}$  (superóxido),  $\text{H}_2\text{O}_2$  (peróxido de hidrogênio),  $\cdot\text{OH}$  (radical hidroxilo) e  $\text{ON}$  (óxido nítrico), os quais, em seu conjunto, são denominados de espécies reativas de oxigênio (em inglês, *Reactive oxygen species* – ROS). Interessante notar que o  $\text{ON}$  também pode atuar como hormônio. A interação entre elementos de ROS é complexa, mas, de forma sucinta, pode-se assinalar que, entre as enzimas que podem aparecer no local da lesão, estão a superóxido dismutase (SOD) e a catalase; a primeira transforma o superóxido em peróxido, e este é convertido em água e  $\text{O}_2$  pela catalase. No caso de uma planta resistente, pode ocorrer um adiamento do aparecimento da catalase e, com isso, a presença de  $\text{H}_2\text{O}_2$  tornar-se mais prolongada e matar o tecido no início da infecção e, em consequência, matar também o patógeno. É o que se conhece por reação de hipersensibilidade, que aparece nas folhas como pontos necróticos. A interação planta-patógeno é um campo fascinante dentro da biologia e pode ser estudada por várias disciplinas, às vezes isoladamente, outras vezes com uma abordagem sistêmica ou interdisciplinar.

## Cultura de tecidos in vitro de plantas

Também chamada de micropropagação, é uma técnica relacionada com a propagação de plantas em tubos de ensaio. Portanto, com a propagação clonal a partir de explantes foliares, caulinares, gemas apicais e axilares e anteras em um meio nutritivo composto de sais minerais, hormônios, vitaminas e ágar, sob estritas condições de assepsia. As plantas induzidas e enraizadas in vitro, por organogênese ou embriogênese somática, são logo transferidas para casa de vegetação sob condições de aclimatização transitória, antes de submetê-las abertamente às condições ambientais de casa de vegetação ou de campo. Tais plantas são genótipos superiores e livres de enfermidades. A micropropagação se tornou um excelente campo de provas para a ação hormonal, especialmente no tocante a auxinas e citocininas que são a *alma mater* da multiplicação in vitro. A micropropagação é uma aliada da agricultura moderna e de ciências básicas como a fitopatologia, genética, fisiologia vegetal, bioquímica e transformação genética de plantas. Apenas para se ter uma ideia, a micropropagação, em escala global, representa centenas de milhões de dólares em propagação de flores. Todavia, a cultura in vitro de plantas oferece várias modalidades, como cultura de células em meio líquido, protoplastos, haploides, poliploides, limpeza clonal, sementes sintéticas, seleção in vitro, mutagênese e conservação de germoplasma, as quais têm um profundo impacto no setor agropecuário e florestal, pois estão relacionadas com a competitividade e a produtividade, ou seja, com a inovação, que é o verdadeiro motor de uma economia.

## Índice Remissivo

### A

Ácido abscísico (AAb) – aspecto histórico, **54**  
Ácido abscísico (AAb) – síntese e função, **54**  
Ácido jasmônico - AJ, **56**  
Ácido salicílico - AS, **57**  
Água, **24**  
Alcaloides, **34**  
Anéis concêntricos, **41**  
Antena, **37**  
Aparelho de Golgi, **16**  
Apomixia, **47**  
Apoplasto, **27**  
Apoptose, **20**  
Arabinogalactanoproteínas – AGP, **16**  
Argila, **28**  
Auxina, **52**

### B

Banda de Caspary, **24**  
Bioensaios, **51**  
Bomba de Scholander, **42**  
Brassinosteroides - BRs, **56**

### C

Cadeia de transporte de elétrons e fosforilação oxidativa, **32**  
Calor de vaporização, **22**  
Calor específico, **22**  
Capacidade de campo - CC, **23**  
Carotenoides, **37**  
Célula, **14**  
Células companheiras, **43**  
Celulose, **15**  
Ciclo celular, **19**  
Ciclo de Calvin, **38**  
Ciclo de Krebs, **32**  
Citocininas – aspecto histórico, **52**

Citocininas – função, **53**  
Citoplasma, **18**  
Climatério, **47**  
Clorofila, **37**  
Cloroplasto, **17**  
Clorose, **27**  
Compostos fenólicos, **33**  
Concentração crítica, **27**  
Crescimento, **44**  
Cultura de células em meio líquido, **45**  
Cultura de tecidos in vitro de plantas, **59**  
Curva de crescimento, **45**

### D

Denitrificação, **30**  
Desenvolvimento, **44**  
Diagnóstico nutricional, **26**  
Dominância apical, **57**  
Dormência das sementes, **49**  
Dormência de caules de reserva, **50**  
Dormência induzida, **50**

### E

Elementos de vaso, **42**  
Elementos essenciais, **26**  
Energia livre ( $\Delta G^\circ$ ), **23**  
Energia livre padrão ( $\Delta G^\circ$ ), **23**  
Energia solar, **35**  
Equação de Michaelis-Menten, **26**  
Esquema Z, **38**  
Estômato, **38**  
Estratificação, **50**  
Estresse, **58**  
Etileno – aspecto histórico, **55**  
Etileno – síntese e função, **55**

**F**

Fibras, **42**  
Fitocromo, **51**  
Fixação biológica de nitrogênio, **29**  
Floema, **42**  
Fluorescência, **36**  
Fosfolípidios, **16**  
Fóton, **36**  
Fotoperiodismo, **50**  
Fotorrespiração, **39**  
Fotossíntese, **35**  
Fragmoplastos, **18**  
Fruto, **46**  
Frutos partenocárpicos, **47**

**G**

Genoma, **52**  
Germinação, **48**  
Germinação epígea e hipógea, **48**  
Giberelinas – síntese e função, **53**  
Giberelinas (GAs) – aspecto histórico, **53**  
Glicólise, **32**  
Glioxissomos, **18**  
Glutamato sintetase, **29**  
Gutação, **24**

**H**

H<sup>+</sup>-ATPase, **28**  
Hemicelulose, **15**  
Hidrogenase, **30**  
Hidroponia, **27**  
Hormônios vegetais, **51**

**I**

Índice de área foliar, **40**  
Inibidores da respiração, **33**  
Irradiância, **36**

**L**

Lei de Fick, **23**  
Lignina, **15**  
Luz, **36**

**M**

Macroelementos, **26**  
Membrana celular, **16**  
Metabólitos secundários, **33**  
Metilação, **58**  
Micorrizas, **28**  
Microelementos, **26**

Microfilamento, **18**  
Microtúbulos, **18**  
Mineralização do nitrogênio, **30**  
Mitocôndria, **17**  
Mobilidade dos elementos químicos, **26**  
Modelo de Ernst Munch, **43**

**N**

Necrose, **27**  
Nitrato redutase, **28**  
Nitrificação, **30**  
Nitrito redutase, **29**  
Nitrogenase, **29**  
Nódulos radiculares, **30**  
Núcleo, **19**

**O**

Oleossomas ou corpos graxos, **18**  
Osmose, **22**

**P**

Parede celular, **15**  
Pascal (Pa), **22**  
Pectina, **15**  
Periciclo, **24**  
Peroxisomas, **18**  
pH, **21**  
Plantas autógamas e alógamas, **46**  
Plantas C3, **39**  
Plantas C4, **39**  
Plantas CAM, **39**  
Plasmodesmo, **20**  
Plasmólise, **22**  
Plastídeos, **17**  
Poliaminas - PAs, **56**  
Polinização, **46**  
Poliploides, **19**  
Pontes de hidrogênio, **22**  
Ponto de compensação luminoso, **40**  
Ponto de maturação fisiológica das sementes, **48**  
Ponto de murcha permanente (PMP), **23**  
Ponto iônico da água (kw), **24**  
Potencial hídrico ( $\Psi_w$ ), **22**  
Protândria/Protoginia, **46**  
Proteína fosfatase, **20**  
Proteína quinase – PK, **20**  
Proteossoma, **20**  
Protoplasma, **20**

## **R**

- Radicais livres, **58**
- Rendimento energético da respiração aeróbica, **32**
- Respiração, **31**
- Respiração anaeróbica ou fermentação, **32**
- Retículo endoplasmático, **17**
- Rizosfera, **26**

## **S**

- Semente, **47**
- Sementes recalcitrantes e ortodoxas, **48**
- Simplasto, **27**
- Sol, **35**
- Solo, **25**

## **T**

- Taxa assimilatória líquida – TAL, **45**
- Terpenos, **34**
- Teste de tetrazólio, **49**
- Transpiração, **42**
- Transportadores, **26**
- Transporte polar, **43**
- Traqueídes, **41**
- Tubos crivosos, **43**
- Turgescência, **22**

## **U**

- Umidade das sementes, **49**

## **V**

- Vacúolo, **17**
- Vernalização, **51**

## **X**

- Xilema, **41**

## Referências

- BARRUETO, L. P. (Ed.). **Hormônios vegetais em plantas superiores**. Brasília: Embrapa, 2005. 188 p.
- BARRUETO, L. P. (Ed.). **Cultivo in vitro de plantas**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2010. 303 p.
- BARRUETO, L. P.; CARVALHO, L. J. C. B. Importance of abscisic acid (ABA) in the in vitro conservation of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Chilean Journal of Agricultural Research**, v. 68, p. 304-308, 2008.
- BENDER, J. DNA methylation and epigene. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 41-68, 2004.
- EPTSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. Londrina: Ed. Planta. 2006, 403 p.
- FRIAS, D. **Principios de genética de poblaciones y evolución: modelos de especiación**. Santiago: Comunicarte, 2008. 99 p.
- GABALDÓN, C.; ROS, L. V. G.; PEDREÑO, M. A.; BARCELÓ, A. R. Nitric oxide production by the differentiating xylem of *Zinnia elegans*. **New Phytologist**, v. 165, p. 121-130, 2005.
- GRIFFITHS, A. J. F.; WESSLER, S. R.; CARROLL, S. B.; DOEBLEY, J. **Introdução à genética**. 10. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013. 710 p.
- HOLK, N. N.; SCHERER, G. F. E. Rapid increase of NO release in plant cell cultures induced by cytokinin. **FEBS Letters**, v. 509, p. 174-176, 2001.
- HOPKINS, W. **Introduction to plant Physiology**. New York: John Wiley & Sons Inc., 1995. 512 p.
- MOURÃO, R. R. de F. **O livro de ouro do universo**. Rio de Janeiro: Ediouro Publicações, 2001. 509 p.
- NABORS, M. W. **Introdução à botânica**. São Paulo: Roca Ltda., 2012. 646 p.
- NELSON, D. L.; COX, M. M. **Principios de bioquímica de Lehninger**. 5. ed. Porto Alegre: Arned, 2011. 1273 p.
- NIEVES, N.; CID, M.; PINA, D.; LEZCANO, Y.; TORNE, J. M. Efecto del tiosulfato de plata sobre la embriogênese somática y la semilla artificial de caña de azúcar. **Agronomía costarricense**, v. 31, p. 87-94. 2007.
- PEDROSO, M. C.; MAGALHÃES, J. R.; DURZAN, D. A nitric oxide burst precedes apoptosis in angiosperm and gymnosperm callus cells and foliar tissues. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, p. 1057-1036, 2000.
- PRIETO, H. E.; JORDAN, M.; BARRUETO, L. P.; CORDEIRO, M. C. R.; DURZAN, D. J. **Biotechnologia vegetal**. Santiago: INIA, 2005. 211 p.

- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S. A., 2007. 830 p.
- RIDGE, I. **Plants**. Oxford: Oxford University Press, 2002. 344 p.
- SÁNCHEZ, A. M. H.; TAFUR, J. C.; RODRIGUEZ-MONROY, M.; SEPÚLVEDA-JIMENEZ, G. Las proteínas arabionogalactanos em cultivo de células vegetais. **Interciência**, v. 34, p. 170-176, 2009.
- SASSE, J. M. Physiological actions of brassinosteroides: an update. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 22, p. 276-288, 2003.
- SINCLAIR, T. R.; GARDNER, F. P. (Eds). **Principles of ecology in plant production**. New York: CABI Publishing, 2001. 189 p.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. (Eds). **Plant Physiology**. 3. ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 2002. 690 p.
- VASIL, V.; HILDERBRANDT, A.C. Differentiation of Tobacco Plants from Single, Isolated Cells in Microcultures. **Science**, v. 150, n.12, p.889-892. 1965.
- WATSON, J. D.; MYERS, R. M.; CAUDY, A. A.; WITKOWKI, J. A. **Recombination DNA genes and genomes: a short course**. New York: W. H. Freeman & Company, 2007. 474 p.
- WILLIAMS, D. E.; VLAMIS, J. Acid soil infertility. In: REISENAUER, H. M. **Soil and plant tissue testing in California**. California: University of California, p. 47-49, 1983.



---

*Recursos Genéticos e  
Biotecnologia*