

A microscopic image of a plant stem cross-section, stained with a blue dye. The image shows various tissues: a thick epidermis on the left, a cortex with large parenchyma cells, a vascular cambium, and secondary xylem with prominent growth rings. The text is overlaid on the upper portion of the image.

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**INSTITUTO DE FÍSICA DE SÃO CARLOS**  
**Licenciatura em Ciências Exatas**

**Introdução à Biologia Vegetal**

São Carlos - 2001

## Sumário

<b>10 O movimento da água e dos solutos nas plantas</b>	<b>1</b>
<b>10.1 Absorção pelas raízes</b>	<b>2</b>
10.1.1 Fatores que afetam a absorção	2
10.1.2 Pressão da raiz	3
<b>10.2 Transporte da água</b>	<b>4</b>
10.2.1 O mecanismo de coesão-tensão	4
10.2.2 Regulação da transpiração	4
<b>10.3 Translocação no floema</b>	<b>6</b>
10.3.1 O mecanismo do fluxo por pressão	6
<b>11 Solos e nutrição das plantas</b>	<b>7</b>
<b>11.1 Composição do solo</b>	<b>7</b>
11.1.1 Elementos minerais	7
<b>11.2 Funções dos minerais nas plantas</b>	<b>7</b>
11.2.1 Macronutrientes	7
11.2.2 Micronutrientes	8
<b>12 Hormônios vegetais</b>	<b>9</b>
<b>12.1 Auxinas</b>	<b>9</b>
<b>12.2 Giberelinas</b>	<b>11</b>
<b>12.3 Citocininas</b>	<b>13</b>
<b>12.4 Etileno</b>	<b>14</b>
<b>12.5 Ácido Abscísico</b>	<b>15</b>
<b>13 Crescimento e Desenvolvimento</b>	<b>18</b>
<b>13.1 Mudanças no turgor</b>	<b>18</b>
<b>13.2 O Relógio Biológico</b>	<b>18</b>
<b>13.3 Tropismos</b>	<b>19</b>
<b>13.4 Fotoperiodismo</b>	<b>19</b>
<b>13.5 Dormência</b>	<b>20</b>
<b>14 Respiração e Fotossíntese</b>	<b>22</b>
<b>14.1 Fatores que afetam a taxa de respiração</b>	<b>22</b>
<b>14.2 Fotossíntese</b>	<b>23</b>
<b>14.3 Fotossíntese e Respiração</b>	<b>31</b>
<b>Bibliografia</b>	<b>32</b>
<b>Glossário</b>	<b>33</b>
<b>Questões para revisão</b>	<b>34</b>

## 10 O movimento da água e dos solutos nas plantas

No início do século XVIII, Stephen Hales observou que as plantas assimilam uma maior quantidade de água que os animais. De fato, a quantidade de água absorvida por qualquer planta é enorme - incomparavelmente maior que a água utilizada por qualquer animal de peso equivalente. Nas plantas, mais do 90 % da água absorvida pelas raízes, são perdidos para o ar sob a forma de vapor d'água. Este processo é conhecido como **transpiração**, definida como a perda de vapor d'água por qualquer parte do organismo vegetal.

Por que as plantas perdem tanta água? Analisando a estrutura da folha encontramos que a principal função da folha é a fotossíntese, que constitui a fonte de todo o alimento para o corpo da planta. A energia necessária para a fotossíntese provém da luz solar. Por conseguinte, para que ocorra o máximo de fotossíntese, a planta precisa oferecer uma superfície máxima à luz solar e o cloroplasto necessita de dióxido de carbono.

O dióxido de carbono é encontrado no ar que circunda a planta; porém, para que o dióxido de carbono penetre na célula vegetal, o que é feito por difusão, é preciso que esteja em solução. Deve, portanto, existir um contato com uma superfície celular úmida. É importante lembrar contudo que, sempre que a água estiver exposta ao ar, ocorre evaporação.

As moléculas de água são eletricamente neutras, mas são assimétricas em sua conformação. Isto resulta em moléculas tendo cargas muito positivas de um lado e muito negativas na outra extremidade. Tais moléculas são ditas polares. Quando as extremidades negativamente carregadas de uma molécula de água aproximam-se da extremidade positivamente carregada de outra molécula de água, pontes de hidrogênio são formadas, unindo as moléculas. Antes de analisarmos com mais detalhes a relação existente entre a água e as plantas, é preciso relembrar algumas das propriedades da água como a tensão superficial; coesão e adesão, que formam a base dessa relação e alguns princípios do movimento da água, que estão brevemente descritos a seguir.

Difusão: movimento de moléculas ou íons de uma região de alta concentração para uma região de menor concentração;

Osmose: passagem de solvente (água) através de uma membrana diferencialmente permeável, tendendo a igualar as concentrações em ambos os lados. Porém, os fisiologistas vegetais preferem definir e discutir osmose mais precisamente, em termos de *potenciais*. Isso é possível se pensarmos que a osmose pode ser impedida pela aplicação de pressão. Essa pressão, suficiente para prevenir o movimento do fluido como resultado da osmose, é chamada de *potencial osmótico* da solução.

A água entra na célula por osmose até que o potencial osmótico seja balanceado pela resistência da parede celular à expansão. A água ganhada por osmose pode manter a célula firme, ou *túrgida*, e a pressão que se desenvolve contra as paredes celulares como resultado da entrada da água no vacúolo celular é chamada de *potencial de pressão* ou *potencial de turgor*. Os potenciais osmótico e de turgor combinados resultam no *potencial hídrico* da célula vegetal. Se nós tivermos duas células adjacentes com dois potenciais hídricos diferentes, a água se moverá da célula de maior para aquela de menor potencial hídrico.

## 10.1 Absorção pelas raízes

O sistema radicular serve para fixar a planta ao solo e, sobretudo, para satisfazer as exigências hídricas das folhas. Quase toda a água que a planta recolhe do solo penetra através da epiderme da raiz, em grande parte na região dos pêlos radiculares.

A partir dos pêlos radiculares, a água move-se através do córtex, da endoderme e do periciclo, penetrando no xilema primário (figura 10.1). A água, uma vez nos elementos condutores do xilema, ascende através da raiz e do caule e penetra nas folhas.

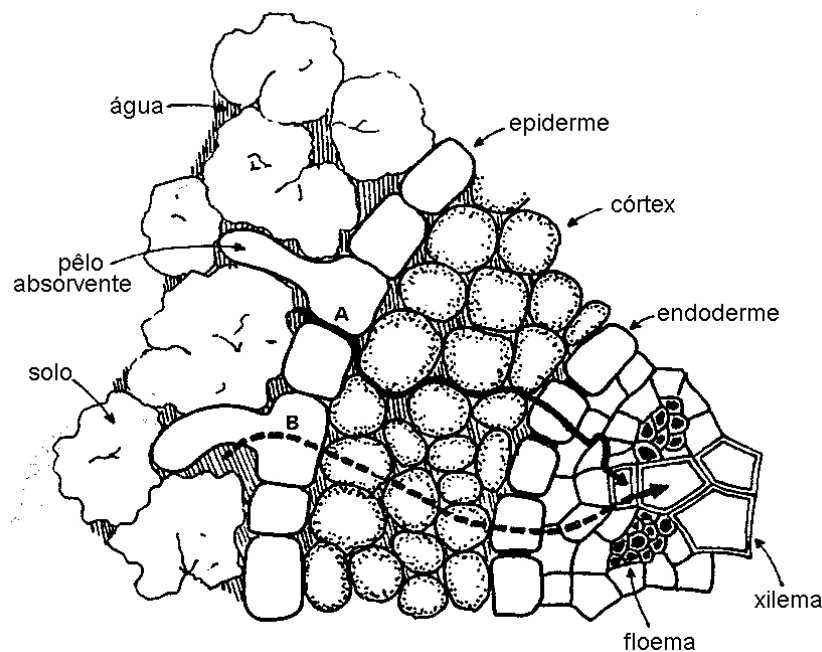


Figura 10.1: Esquema de corte de raiz, indicando o movimento de água do solo para o xilema.

A – através das paredes celulares (apoplasto); B – através do protoplasma (simplasto). As áreas escuras entre as células da endoderme constituem as estrias de Caspary, que são áreas suberizadas, impermeáveis à água.

De modo geral, as raízes entram em contato com a água através de seu crescimento. As raízes de algumas espécies penetram no solo atingindo grandes distâncias; por exemplo, encontra-se freqüentemente um sistema radicular estreito e profundo nas plantas que crescem em dunas de praia. Contudo, na maioria das espécies, a maior extensão das raízes é lateral. Em conseqüência, se uma árvore for regada na base, a maior parte da água não será absorvida. Geralmente, pode-se esperar encontrar a maior área de crescimento radicular logo abaixo das folhas mais externas.

### 10.1.1 Fatores que afetam a absorção

A absorção salina depende de uma série de fatores, alguns internos, ligados à própria planta ou tecido considerado, e outros externos:

*aeração*: o oxigênio do ar é necessário para a respiração das raízes, por esta razão é necessário se manterem no solo condições que facilitem a penetração, o movimento e o armazenamento do ar.

*temperatura*: entre os 0 e 30 °C aumenta a quantidade de íons absorvida e também a atividade metabólica.

*umidade*: a absorção dos sais não se dá com a mesma velocidade e os elementos não penetram na célula com a mesma velocidade; como regra geral é obedecida a seguinte ordem decrescente: ânions  $\text{NO}_3^- > \text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{H}_2\text{PO}_4^-$   
cátions  $\text{NH}_4^+ > \text{K}^+ > \text{Mg}^{+2} > \text{Ca}^{+2}$

*presença de outros íons*: podem ocorrer três situações: antagonismo (a presença de um íon diminui a absorção de um segundo), inibição (diminuição reversível ou não da absorção de um íon pela presença de outro), sinergismo (aumento na absorção de um íon pela presença de outro).

*presença de cálcio*: o cálcio mantém a integridade funcional das membranas, estimulando a absorção de outros cátions.

*estado iônico interno*: se todos os sítios da raiz disponíveis para a “troca” inicial estiverem tomados, fica diminuída a possibilidade de absorção, o mesmo ocorre se o suco vacuolar estiver saturado.

*potencialidade genética*: a capacidade de absorção pode variar com a espécie e a variedade da planta.

*pH*: os valores baixos de pH (inferiores a 7,0) favorecem a absorção de ânions, enquanto os valores mais próximos da neutralidade ajudam a de cátions.

A corrente de transpiração, além de fornecer água às folhas da planta, também distribui íons minerais para o caule. Após serem absorvidos pelas células externas da raiz, os íons são transferidos para as células corticais e, finalmente, para o xilema. Quando a transpiração está ocorrendo, os íons são transportados rapidamente através de toda a planta.

### 10.1.2 Pressão da raiz

Quando a transpiração é muito lenta ou ausente, como à noite, as células da raiz podem secretar íons dentro do xilema. Como o tecido vascular da raiz é circundado pela endoderme, que é uma camada de células com paredes impermeáveis à água e aos íons, os íons não tendem a escapar do xilema. Em consequência, o potencial de água do xilema torna-se mais negativo, e a água penetra no xilema por osmose através das células circundantes. Deste modo desenvolve-se uma pressão positiva, denominada **pressão da raiz**, que força tanto a água quanto os íons dissolvidos para cima no xilema.

Um dos efeitos da pressão de raiz é um processo denominado **gutação**. Formam-se gotículas de água nos ápices de folhas de gramíneas, semelhantes ao orvalho, mas estas provém do interior da folha. Exsudam através de poros especiais denominados hidatódios, que se encontram localizados nos ápices e nas margens das folhas. A água da gutação é literalmente forçada para fora das folhas pela pressão radicular.

A pressão radicular se apresenta menos eficaz durante o dia, quando o movimento da água através da planta é máximo. A pressão radicular deve ser considerada, em parte, como um meio auxiliar de mover a água no caule sob condições especiais.

## 10.2 Transporte da água

### 10.2.1 O mecanismo de coesão-tensão

Quando as células do mesófilo da folha perdem água para o ar durante a transpiração, seus íons e moléculas tornam-se mais concentrados, isto é, o potencial hídrico das células torna-se cada vez mais negativo (menor em relação às células adjacentes). Como as células adjacentes têm um potencial hídrico relativamente maior, a água é repostada nas células do mesófilo por osmose. Como a água intracelular se encontra em conexão direta com a água nas paredes, através das membranas plasmáticas permeáveis à água, uma tração é exercida sobre essa água quando ela se evapora das paredes, aumentando seu potencial negativo. A água da parede está em contato com a água do xilema, de forma que o potencial negativo é transmitido também aos conteúdos do xilema, causando o desenvolvimento de tensão nesse local. Devido à extraordinária propriedade de coesão da água, essa tensão é transmitida ao longo de todo o caule até a raiz, de forma que a água é retirada das raízes, puxada pelo xilema e distribuída às células que estão perdendo água para a atmosfera. Todavia, essa perda faz com que o potencial de água das raízes se torne mais negativo, aumentando assim sua capacidade de retirar água do solo. A coesão necessária para mover a água até o topo de árvores altas é considerável, mas a força coesiva da coluna de água é geralmente mais que adequada. Qualquer quebra na tensão, pela introdução de uma bolha de gás por exemplo, pode resultar num bloqueio temporário ou até permanente do transporte de água. Esse problema é raro, entretanto, porque pequenas bolhas podem ser redissolvidas, enquanto as grandes bolhas raramente bloqueiam mais que poucos capilares do xilema.

A passagem de água se dá parcialmente através do protoplasma celular e parcialmente através dos espaços entre as células, entre as fibras de celulose nas paredes celulares e pelos espaços no centro das células mortas. A maior parte da água e dos solutos que alcançam o xilema da raiz podem atravessar a epiderme e o córtex via paredes celulares até atingir a endoderme, onde a água é forçada pelas *estrias de Caspary* a passar através do protoplasto das células endodérmicas para atingir o xilema. Assim, a coesão das moléculas de água no xilema é aumentada pelo efeito da filtração radicular (pelas estrias de Caspary) e pelo pequeno diâmetro dos vasos do xilema, por onde a água se movimenta.

Note que a energia para a evaporação das moléculas de água – e para o movimento de água e nutrientes inorgânicos através da planta – não é proveniente da planta, mas diretamente do sol. Observe também que o movimento é possível devido à extraordinária propriedade de coesão e adesão da água, para a qual a planta é tão adaptada.

A teoria de coesão e tensão é muitas vezes chamada de teoria da “transpiração – tração”. Isso não é correto, pois a “transpiração – tração” implicaria que a transpiração é essencial para o movimento da água nas folhas. Apesar da transpiração aumentar a taxa com que a água se movimenta, qualquer uso da água pelas folhas produz forças que causam seu movimento em direção das folhas.

### 10.2.2 Regulação da transpiração

A transpiração é extremamente dispendiosa para a planta, especialmente quando o suprimento de água se encontra limitado e a captação de dióxido de carbono é absolutamente essencial para a fotossíntese. Existem numerosas adaptações especiais

que diminuem a perda de água e, ao mesmo tempo, melhoram a captação de dióxido de carbono.

### **a) A cutícula e os estômatos**

As plantas encontram-se recobertas por uma cutícula, que torna a superfície da folha em grande parte impermeável à água e ao gás carbônico. Uma pequena fração é perdida através das lenticelas da casca. A maior quantidade de água transpirada por uma planta superior é perdida através dos estômatos.

A transpiração estomática envolve dois processos: 1) evaporação da água das superfícies das paredes celulares que estão em contato com os espaços intercelulares ou espaços aeríferos do mesófilo, e 2) difusão do vapor d'água dos espaços intercelulares para a atmosfera por intermédio dos estômatos.

Os estômatos comunicam-se com uma estrutura alveolar de espaços cheios de ar dentro da folha, que circunda as células de paredes delgadas do mesófilo. O ar desses espaços, os quais formam 15 a 20 % do volume total da folha, encontra-se saturado de vapor d'água que se evaporou das superfícies úmidas das células do mesófilo. Embora as aberturas estomáticas ocupem apenas cerca de 1 % da superfície total da folha, mais de 90% da água transpirada pela planta são perdidos através dos estômatos.

O fechamento dos estômatos não apenas evita a perda de vapor d'água da folha, como também previne naturalmente a entrada de dióxido de carbono na folha.

### **b) O mecanismo dos movimentos estomáticos**

Os estômatos se abrem quando as células-guarda se apresentam mais túrgidas que as células circundantes, e se fecham quando as células-guarda se encontram menos túrgidas. A turgência é mantida ou perdida devido ao movimento osmótico passivo da água para dentro e para fora das células ao longo de um gradiente de concentração de solutos que é estabelecido ativamente.

### **c) Fatores que afetam os movimentos estomáticos**

Vários fatores ambientais afetam a abertura e o fechamento dos estômatos, sendo a perda de água o principal fator. Quando a turgescência de uma folha cai abaixo de um certo ponto crítico, que varia de acordo com as diferentes espécies, a abertura estomática torna-se menor.

Além da perda de água existem outros fatores como a concentração de dióxido de carbono, luz e temperatura. Na maioria das espécies, um aumento na concentração de gás carbônico nos espaços intercelulares provoca o fechamento dos estômatos. Assim, um aumento na temperatura resulta num incremento da respiração e num aumento concomitante na concentração de dióxido de carbono intercelular, que pode constituir a causa do fechamento do estômato.

O estômato da maioria das plantas abrem-se durante o dia e fecham-se a noite, mas muitas plantas de regiões áridas abrem seus estômatos somente a noite como forma de economizar água, já que as temperaturas são mais amenas. Tais plantas têm uma forma especializada de fotossíntese, chamada de *fotossíntese CAM* ( de metabolismo ácido crassuláceo), pois o CO<sub>2</sub> capturado a noite é “armazenado” na forma ácida para a fotossíntese que será realizada durante o dia.

#### **d) Outros fatores que afetam a intensidade da transpiração**

Um dos mais importantes é a temperatura. A velocidade da evaporação da água duplica sempre que a temperatura se eleva cerca de 10° C. No entanto, como a evaporação esfria a superfície da folha, sua temperatura não se eleva tão rapidamente quanto a do ar circundante. Os estômatos se fecham quando a temperatura ultrapassa 30 a 35°C.

A umidade é também importante. A água perde-se muito mais lentamente para o ar já sobrecarregado de vapor d'água.

### **10.3 Translocação no floema**

A seiva de um tubo crivado contém 10 a 25 % de matéria seca, 90% ou mais sendo açúcar, principalmente sacarose, na maioria das plantas. Verifica-se também a presença de baixas concentrações (menos de 1 %) de aminoácidos e outras substâncias nitrogenadas.

#### **10.3.1 O mecanismo do fluxo por pressão**

De acordo com a hipótese do fluxo por pressão, as substâncias assimiladas deslocam-se através dos tubos crivados, ao longo de gradientes de concentração, entre as fontes dos produtos assimilados e os locais de sua utilização. As fontes são os locais onde as substâncias nutritivas estão disponíveis para o transporte, tais como folhas fotossintetizantes ou regiões de armazenamento. Exemplos locais de utilização são as regiões de tecidos em crescimento e diferenciação ou regiões de armazenamento.

O açúcar fabricado nas células do mesófilo da folha é ativamente secretado ou “bombeado” para os tubos crivados das nervuras por células parenquimatosas vizinhas, tais como células companheiras. Essa secreção diminui o potencial hídrico no tubo crivado e faz com que a água se desloque do xilema para o interior do tubo crivado. Com o movimento da água no tubo crivado, o açúcar é transportado passivamente até o ápice da raiz em crescimento, onde o açúcar é removido do tubo através de gasto de energia pelas células parenquimatosas vizinhas. Esse processo resulta num aumento do potencial de água, no tubo crivado, e na saída subsequente de água do tubo, no local de utilização.

O mecanismo do fluxo por pressão depende de diferenças no potencial de água em ambos os lados das membranas diferencialmente permeáveis (as membranas plasmáticas), e entre as fontes e os locais de utilização. Essas diferenças no potencial de água resultam em osmose e fornecem a força propulsora para o mecanismo do fluxo por pressão.



## 11 Solos e nutrição das plantas

### 11.1 Composição do solo

O solo representa o produto final de fenômenos físicos, químicos e biológicos e constitui a porção da crosta terrestre onde as plantas crescem. É composto de uma mistura de materiais inorgânicos (fragmentos da rocha desintegrada) e de substâncias orgânicas. Alguns dos materiais orgânicos do solo, tais como raízes e animais pequenos, são vivos, ao passo que outros são mortos e, frequentemente em processo de desintegração. Os espaços entre os componentes do solo podem estar ocupados por ar ou água. Por conseguinte, o solo é um complexo mosaico formado por numerosos materiais inter-relacionados.

Em consequência dos processos envolvidos na sua formação, o solo possui muitas vezes três camadas. A primeira camada, ou horizonte A, contém a maior porção do material orgânico do solo, tanto vivo quanto morto (folhas em decomposição, partes vegetais mortas, pequenos artrópodes, vermes, protozoários, nemátodos, fungos e bactérias. O horizonte B contém muito menos material orgânico e, em geral, sofre menos desintegração que o horizonte A. Finalmente, o horizonte C, que forma a base do solo verdadeiro, é composto por rochas intemperizadas e minerais a partir dos quais o verdadeiro solo dos horizontes superiores é formado.

#### 11.1.1 Elementos minerais

Sabe-se que as plantas superiores requerem um total de 16 elementos para seu crescimento normal. Destes, o carbono, o hidrogênio e o oxigênio provêm do ar e da água. O restante é absorvido pelas raízes sob a forma de íons. Estes 13 elementos são algumas vezes classificados em macronutrientes e micronutrientes. Os **macronutrientes** são o nitrogênio, potássio, cálcio, fósforo, magnésio e enxofre e são necessários em grandes quantidades. Os **micronutrientes** são o ferro, cloro, cobre, manganês, zinco, molibdênio e boro.

### 11.2 Funções dos minerais nas plantas

As plantas requerem elementos minerais para o desempenho de muitas funções diferentes. Por exemplo, os íons minerais afetam a osmose e, assim, regulam o balanço d'água. Por outro lado, um elemento mineral pode constituir uma parte funcional de uma molécula biológica essencial e, neste caso, sua necessidade é altamente específica (por exemplo: magnésio na estrutura da clorofila).

Alguns minerais são constituintes necessários das membranas celulares, outros controlam sua permeabilidade, e outros são componentes indispensáveis de vários sistemas enzimáticos que catalisam reações biológicas na célula.

#### 11.2.1 Macronutrientes

**Nitrogênio:** fundamental para síntese de proteínas, limitante porque não pode ser assimilado em forma gasosa. É assimilado sob forma de nitrato ou amônia, com a cooperação de organismos fixadores de nitrogênio.

Fósforo: compõe os ácidos nucleicos e compostos de “alta” energia como o ATP entre outros. Forma sais insolúveis que a planta é incapaz de absorver. Absorvido sob a forma de  $\text{HPO}_4^{2-}$  ou  $\text{H}_2\text{PO}_4$ .

Magnésio: faz parte da estrutura da clorofila e também importante na ativação de muitas enzimas. É absorvido na forma iônica  $\text{Mg}^{2+}$ .

Potássio: é cofator de muitas enzimas. Participa na translocação dos açúcares no floema e na abertura e fechamento dos estômatos. É absorvido sob a forma  $\text{K}^+$ .

Enxofre: Aparece na composição de certos aminoácidos e, conseqüentemente, proteínas. Assimilado como  $\text{SO}_4^{2-}$ .

Cálcio: atua no transporte de íons na membrana plasmática das células; cofator enzimático.

### 11.2.2 Micronutrientes

Ferro: síntese da clorofila, citocromos e ferredocina. Formas assimiláveis:  $\text{Fe}^{2+}$  e  $\text{Fe}^{3+}$ .

Cobre: catalisador de reações de óxido-redução.

Manganês: catalisador a nível de fotossíntese e ciclo de Krebs.

Zinco: participação na síntese das auxinas e enzimas.

Molibdênio: participa na absorção do enxofre e fixação de  $\text{N}_2$ .

Boro: atua nos processos de traslocação.

Cloro: Osmose, equilíbrio iônico, essencial na fotossíntese. Absorvido sob a forma iônica  $\text{Cl}^-$ .

Os minerais tornam-se disponíveis na solução edáfica (do solo) para as plantas sob a forma de íons. Estas utilizam a energia metabólica para concentrar os íons de que necessitam. Alguns dos íons são captados por processos de transporte ativo, ao passo que outros fluem aparentemente de modo passivo, devido aos gradientes eletroquímicos criados pelos íons que se movem ativamente e suas bombas.

Numa comunidade natural, os elementos são retirados do solo pelas plantas e, a seguir, retornam a ele quando as plantas ou animais que delas se alimentam morrem. As associações do tipo micorriza entre fungos e raízes de plantas são importantes no funcionamento deste sistema e na mediação direta da captação dos íons.

Sob condições agrícolas, o nitrogênio, o fósforo e o potássio tornam-se, mais comumente, fatores limitantes para o crescimento vegetal; portanto, estes elementos são comumente fornecidos ao solo nos fertilizantes.

## 12 Hormônios vegetais

Em plantas, como em animais, hormônios regulam o desenvolvimento e o crescimento. Os hormônios vegetais são compostos orgânicos produzidos em uma parte da planta e transportados para outra, onde eles irão induzir respostas fisiológicas. Os hormônios são efetivos em quantidades extremamente pequenas. Em plantas, seu estudo é cada vez mais difícil, pois cada fitormônio (hormônio vegetal) provoca muitas respostas diferentes e os efeitos de diferentes hormônios se sobrepõem, dificultando a determinação de qual deles é o causador primário de uma resposta particular. Para complicar ainda mais, os fitormônios podem ser estimulantes a uma determinada concentração e inibidores em concentrações diferentes. Cinco tipos de hormônios vegetais foram identificados: **auxinas**, **giberelinas**, **citocininas**, **etileno** e **ácido abscísico**. Juntos, eles controlam o crescimento e desenvolvimento vegetal em todos os estágios de sua vida.

### 12.1 Auxinas

Embora Darwin seja mais conhecido por ter desenvolvido o conceito de Seleção Natural para explicar a evolução, ele foi um naturalista privilegiado que fez experimentos com muitas plantas e animais. Darwin e seu filho eram interessados pelo fototropismo, o crescimento das plantas influenciado pela luz.

Num de seus experimentos, eles expuseram coleoptiles (bainha que recobre o meristema apical e primórdios foliares do embrião das gramíneas) de uma gramínea à luz unidirecional e elas se inclinaram em direção à luz, sendo que a curvatura ocorreu perto mas não no ápice da coleoptile (figura 12.1). Vários experimentos foram realizados tentando entender o porque dessa inclinação. Num deles, eles cobriram a ponta das coleoptiles tão logo elas emergiram do solo e essas plantas não mostraram inclinação para a luz. Da mesma forma, a inclinação não ocorria quando o ápice da coleoptile era removido (decapitação). Porém, quando a parte basal era protegida da luz, a coleoptile ainda se curvava.

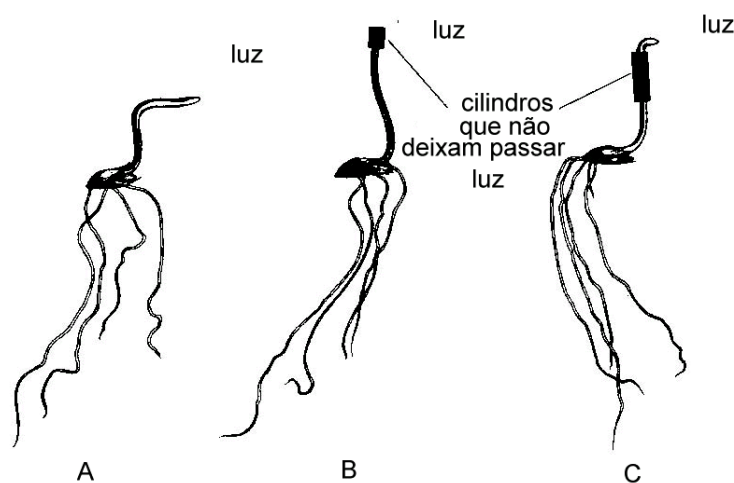


Figura 12.1: Experiência dos Darwin.

Destes experimentos, Darwin concluiu que "algumas influências são transmitidas da parte superior para a inferior, causando a inclinação". Esta conclusão se encaixa exatamente na definição de um hormônio. Assim, Charles Darwin foi o primeiro a produzir dados que sugeriam a existência de hormônios vegetais.

Entretanto, isso foi muitos anos antes que as técnicas necessárias para extração e identificação dessas substâncias estivessem disponíveis. Em torno de 1920, Fritz Went, um cientista alemão, isolou o hormônio fototrópico de coleoptile de aveia. Ele removeu o ápice da coleoptile e o colocou em finos blocos de ágar por um certo período de tempo. Quando ele colocou um daqueles blocos de ágar sobre o lado decapitado de uma coleoptile no escuro, ocorreu a inclinação da coleoptile. Essa substância que promoveu a inclinação foi chamada **auxina** (do grego "aumentar").

Uma auxina é qualquer substância que estimule a curvatura fototrópica em coleoptiles, caules e outras estruturas vegetais. A principal auxina encontrada nos vegetais é o AIA (ácido indolacético). Sua estrutura é similar àquela do aminoácido triptofano, a partir do qual é sintetizada (figura 12.2). O AIA é produzido no meristema apical de gemas, folhas jovens e sementes. Esse hormônio não é translocado no xilema ou no floema, mas move-se através do vegetal pelas células do parênquima, numa taxa muito rápida para ser realizada por difusão. O movimento da auxina é chamado de **transporte polar**, porque ele é sempre unidirecional, do ápice dos meristemas para a base. Esse transporte polar requer energia e não é influenciado pela gravidade.

A auxina promove o crescimento através do alongamento celular (lembre-se que este fenômeno ocorre em meristemas apicais). Ela aparentemente exerce este efeito pela alteração da parede celular e conseqüente expansão. De acordo com a hipótese de crescimento ácido, a auxina desengatilha uma bomba de prótons ( $H^+$ ) na membrana plasmática. Isto causa um fluxo de íons  $H^+$  através da parede celular, acidificando-a e ativando certas enzimas que quebram ligações moleculares na parede celular. Como resultado, a parede torna-se flexível e pode "esticar" quando a água acumula-se no vacúolo.

O efeito da auxina no alongamento celular explica o fototropismo, bem como vários outros tropismos. Quando uma planta é exposta a uma fonte unidirecional de luz, a auxina migra para o lado escuro do caule antes do movimento para baixo (transporte polar). Como resultado, as células do lado escuro do caule se alongam mais que as do lado claro e, por isso, o caule se curva (figura 12.1).

A auxina influencia também o geotropismo, embora o mecanismo não esteja ainda completamente entendido e outros hormônios tenham sido relacionados ao geotropismo em adição ao AIA.

Certas plantas tendem a se ramificar muito pouco. O crescimento nessas plantas ocorre a partir do meristema apical, ao invés dos laterais. Tais plantas exibem uma **dominância apical**. Em plantas com uma forte dominância apical, parece que a auxina produzida no meristema apical inibe o desenvolvimento das gemas laterais. Se o meristema apical é retirado, a fonte de auxina é removida e as gemas laterais desenvolvem-se em ramos.

O AIA produzido nas sementes estimula o desenvolvimento do fruto. Quando auxina é aplicada a flores nas quais a fertilização não foi permitida acontecer, seu ovário aumenta e desenvolve-se num fruto sem semente. Tomates sem sementes foram produzidos deste modo. Entretanto, a auxina não é um hormônio envolvido somente no desenvolvimento do fruto.

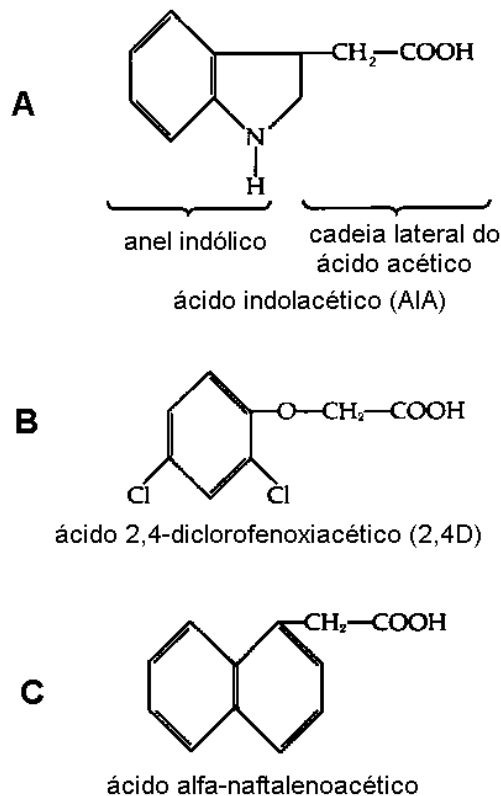


Figura 12.2: Auxinas. A) auxina natural; B e C) auxinas sintéticas.

Um grande número de auxinas manufaturadas (sintéticas) foi feito e tem estrutura similar ao AIA. Elas têm várias aplicações comerciais, como o ácido naftaleno acético (ANA), que é usado para estimular o desenvolvimento de raízes em caules cortados para propagação vegetativa, particularmente de plantas lenhosas. Uma outra auxina sintética, o ácido 2,4 diclorofenoxiacético (2,4D, figura 12.2), é usado como um herbicida seletivo, principalmente para plantas de folhas largas. Ele é aplicado em altas concentrações e causa um crescimento exagerado em algumas partes da planta e a inibição do crescimento em outras. Por razões ainda não bem entendidas, monocotiledôneas são menos sensíveis à concentrações similares de 2,4D aplicadas. Portanto, a aplicação de 2,4D num campo de milho matará as ervas daninhas de folhas largas (dicotiledôneas), mas provavelmente não danificará o milho.

## 12.2 Giberelinas

Em 1926, o fisiologista japonês, E. Kurosawa, trabalhava com uma doença do arroz chamada "Bakanae" (plantinha boba), na qual plântulas cresciam extremamente altas e espiraladas mas depois caíam, diminuindo seriamente o rendimento. A causa desta doença foi descoberta ser um fungo, *Gibberella fujikuroi*, que produzia a **giberelina**, substância causadora desses sintomas.

Em 1935, Yabuta purificou parcialmente a substância ativa e obteve cristais que denominou giberelinas A e B por causa do fungo. Essa descoberta, agora considerada importante, não atraiu inicialmente muita atenção, por causa da publicação

ter sido feita em japonês e, além disso, no início da Segunda Guerra Mundial. A produção em larga escala do fungo para obter a substância só se deu mais tarde, no Ocidente, e por volta de 1955 a giberelina já podia ser comercialmente obtida.

As giberelinas estão envolvidas em muitas funções normais da planta. No caso da doença do arroz, os sintomas foram causados por uma alta concentração, anormal, de giberelina no tecido vegetal. As giberelinas têm uma estrutura química complexa, composta de cinco anéis (diterpenos cíclicos, que possuem um esqueleto ent-giberelano, figura 12.3). Mais de 70 giberelinas que ocorrem naturalmente já foram descobertas e todas têm a mesma estrutura básica, diferindo no número de duplas ligações e na localização de grupos químicos. Entretanto, essas diferenças estruturais são importantes. Algumas giberelinas têm um efeito pronunciado no crescimento vegetal, enquanto outras são inativas e talvez estas sejam formas precursoras das ativas.

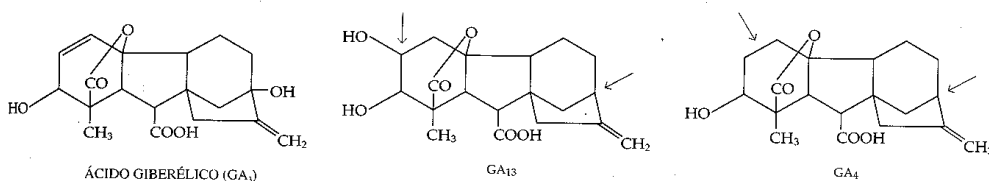


Figura 12.3: Três exemplos de giberelinas que foram isoladas de fontes naturais. O ácido giberélico (GA<sub>3</sub>) é a giberelina mais abundante nos fungos e a mais ativa do ponto de vista biológico em muitos testes. As setas indicam as pequenas diferenças estruturais que distinguem as outras duas giberelinas.

As giberelinas são produzidas em meristemas apicais do caule e raiz, em folhas jovens e no embrião da semente. O modo de translocação deste hormônio ainda não está esclarecido, provavelmente são translocados via xilema e floema. Elas promovem o alongamento do caule em muitas plantas. Quando a giberelina é aplicada numa planta, este alongamento pode ser espetacular, particularmente em plantas que normalmente têm o caule muito curto. Mutantes anões num único gene de milho e ervilha crescerão até uma altura normal quando tratados com giberelinas.

As giberelinas também estão envolvidas no rápido alongamento do caule que ocorre quando muitas plantas iniciam a floração. Em todos esses casos, as giberelinas causam alongamento caulinar por indução da divisão e alongamento celular. Entretanto, o mecanismo de alongamento celular parece ser diferente daquele causado pela auxina.

As giberelinas estão envolvidas em vários processos reprodutivos nas plantas. Elas estimulam o florescimento, particularmente em plantas de dias longos. Em adição, podem substituir a necessidade de frio que plantas bienais têm antes de iniciar a floração. Se giberelinas são aplicadas em plantas bienais durante seu primeiro ano de crescimento, ocorre a floração sem o período frio. Como as auxinas, as giberelinas afetam o desenvolvimento dos frutos. Comercialmente, elas são aplicadas a uma larga variedade de uvas para produzir maiores bagas.

Estão também envolvidas na germinação de sementes em muitas plantas. O embrião na semente produz giberelinas que desencadeiam outras respostas fisiológicas envolvidas na germinação. Em plantas que necessitam de luz ou frio para a germinação da semente, aplicações artificiais de giberelinas podem substituir essas necessidades ambientais específicas. Esses fitormônios têm um importante papel na produção de

enzimas na germinação de sementes de cereais. O mecanismo de ação foi estudado em detalhes na germinação de sementes de cevada. O embrião da planta jovem produz giberelinas que estimulam a semente a sintetizar enzimas digestivas. Essas enzimas digerem o amido estocado no endosperma, tornando-o disponível para a plântula na forma de açúcar.

As giberelinas parecem ser um fator no **vigor do híbrido**, a superioridade de um híbrido sobre o selvagem está nas plantas geneticamente uniformes. Por exemplo, linhagens selvagens de milho não são tão produtivas como sua descendência híbrida. Até recentemente, a razão fisiológica para essas diferenças era desconhecida. Em 1988, uma análise de giberelinas em linhagens híbridas e selvagens de milho revelou que as híbridas têm um maior nível de giberelina. Quando a giberelina foi aplicada a linhagens selvagens de milho, seu crescimento se aproximou daquele das linhagens híbridas. Assim, parece que a produção de giberelinas é aumentada no milho híbrido ou, alternativamente, que a produção de giberelina é menor no milho selvagem.

### 12.3 Citocininas

Entre 1940 e 1950, um grande número de pesquisadores tentaram encontrar substâncias que pudessem induzir a divisão de células vegetais em cultura de tecido. Skoog e outros na Universidade de Wisconsin descobriram que células não poderiam se dividir sem algumas substâncias que eram transportadas nos tecidos vasculares vegetais. Esta substância ativa foi também encontrada na água-de-coco. Finalmente, em 1956, essa substância foi isolada e chamada de **citocinina**, porque induz a divisão celular, ou citocinese. Em 1963, a primeira citocinina de ocorrência natural foi identificada a partir de milho e chamada de **zeatina**. Desde então, várias moléculas similares foram extraídas de outras plantas.

As citocininas são similares a uma base purina, a adenina, que é um importante componente dos ácidos nucleicos (figura 12.4). Elas podem ser encontradas fazendo parte de certos RNAs (transportadores), não somente em plantas, mas também em animais e microrganismos. Nas plantas, as citocininas são produzidas nas raízes e transportadas via xilema para todas as partes do vegetal.

As citocininas promovem a divisão e diferenciação celular em plantas inteiras. Elas são um ingrediente necessário num meio de cultura para tecidos vegetais, devendo estar presentes para induzir a mitose. Em cultura de tecidos, a citocinina interage com a auxina durante a organogênese (formação dos órgãos vegetais). Por exemplo, em cultura de tecido de tabaco, uma alta proporção de citocinina para auxina induz a formação de brotos, enquanto uma baixa proporção induz a formação de raiz.

Citocininas e auxinas interagem no controle da dominância apical. Aqui sua relação é antagônica, com a auxina inibindo o crescimento de gemas laterais, enquanto a citocinina promove esse crescimento. A relação é revertida na raiz, com a auxina promovendo a ramificação radicular a citocinina inibindo-a.

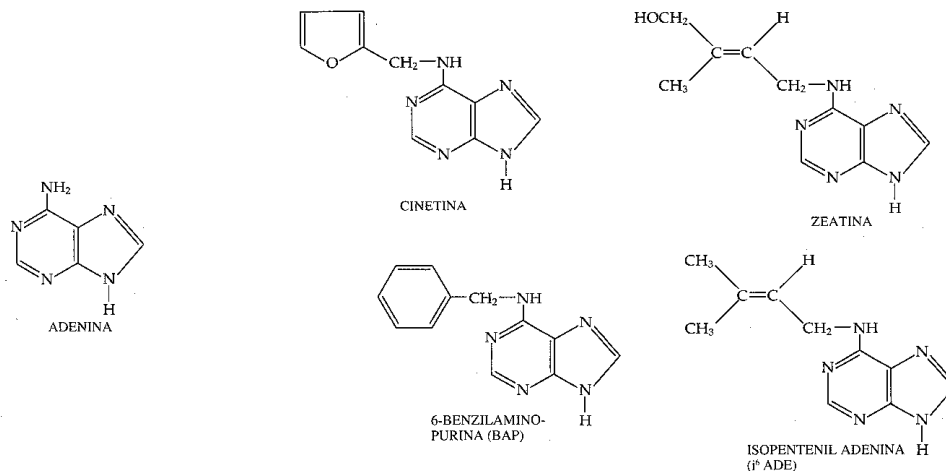


Figura 12.4: Observe as semelhanças entre a purina adenina e as quatro citocininas.

Um efeito muito interessante da citocinina nas células vegetais é um atraso em sua senescência, ou envelhecimento. Células vegetais, como todas as células vivas, apresentam um processo natural de envelhecimento. Esse processo é acelerado nas células de órgãos vegetais que foram cortados, tais como flores cortadas. As citocininas, de alguma forma, fazem com que as células mantenham seus níveis normais de proteínas e ácido nucleicos e, com isso, retardam o envelhecimento acelerado associado ao corte do órgão vegetal. Acredita-se que as plantas devam ter um suprimento contínuo de citocininas das raízes. Flores cortadas, é claro, perdem sua fonte de citocininas por isto essas são comercialmente usadas para borrifar flores colhidas, prevenindo sua acelerada senescência.

## 12.4 Etileno

O etileno é o único hormônio vegetal gasoso (figura 12.5). Seus efeitos nos vegetais foram percebidos no século 19, muito antes de ser reconhecido como um hormônio vegetal. Antes do advento da eletricidade, uma mistura de vários gases era usada para iluminar casas e também na iluminação de ruas. Percebeu-se que as plantas que cresciam perto dos pontos de iluminação nas ruas eram diferentes, em vários aspectos, de plantas normais. As árvores perdiam suas folhas cedo, as flores murchavam rapidamente, perdiam as pétalas e as sementes que germinavam também próximas aos focos de luz cresciam mais horizontalmente. Em 1901, um fisiologista vegetal determinou que o etileno era a substância presente nos pontos de iluminação e que causava esses efeitos. Porém, somente em 1934, cientistas puderam afirmar que o etileno também era produzido pela própria planta.

O etileno é incolor e tem um cheiro que lembra o éter. É produzido em várias partes do vegetal: nos nós do caule, em frutos maduros e em tecidos senescentes, tais como folhas velhas.

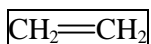




Figura 12.5: Etileno. Um hidrocarboneto simples envolvido na maturação do fruto.

Muitos processos vegetais são influenciados pelo etileno. Ele inibe o alongamento celular, promove a germinação de sementes e está relacionado à resposta do vegetal a ferimentos ou invasão por patógenos. Seu papel principal está na senescência, incluindo o processo de amadurecimento dos frutos. Um grande número de mudanças fisiológicas ocorrem durante o amadurecimento dos frutos, como mudanças de cor (pela degradação da clorofila e síntese de outros pigmentos), conversão de amido e ácidos estocados em açúcar, tornando o fruto com sabor adocicado, etc. O etileno desencadela estas mudanças fisiológicas promovendo um "efeito dominó". O fruto maduro produz etileno, este inicia uma aceleração do processo de amadurecimento, o que, por sua vez, induz o fruto a produzir mais etileno, acelerando mais e mais o processo.

Por apresentar esses efeitos, o etileno é usado comercialmente para promover o amadurecimento uniforme de frutos, por exemplo, a banana. Estas são apanhadas verdes e transportadas até seu destino, onde são então expostas ao etileno.

O etileno tem também sido relacionado à indução da abscisão foliar. Na verdade, a abscisão foliar está sob o controle de dois hormônios vegetais que são antagonistas: o etileno e a auxina. Com o aumento da idade das folhas e a chegada do inverno, os níveis de auxina nas folhas decrescem. Isto inicia várias mudanças na zona de abscisão foliar. Paralelamente, as células da zona de abscisão começam a produzir etileno, tendo início novos fenômenos. Para complicar ainda mais o processo, é possível que citocininas possam estar envolvidas. Assim como as auxinas, as citocininas decrescem em quantidade com o aumento da idade do tecido foliar.

O modo como as plantas reconhecem o etileno, bem como respondem à sua presença é ainda desconhecido. Em 1988, um mutante de *Arabidopsis* (uma planta da família do agrião) foi observado ser imune ao etileno. Talvez, estudos posteriores desse mutante possam elucidar o modo de ação do etileno.

## 12.5 Ácido Abscísico

O último hormônio a ser tratado aqui é o ácido abscísico, que foi descoberto em 1963 por dois grupos de pesquisadores, simultaneamente. P. F. Wareing na Inglaterra trabalhava com um hormônio que induzia a dormência de brotos em plantas lenhosas, enquanto F. T. Addicott, na Califórnia, trabalhava com um hormônio que promovia a abscisão de frutos de algodão.

Mais tarde, quando as estruturas de ambos hormônios encontrados mostraram-se idênticas, esta substância foi chamada de ácido abscísico. A denominação foi uma infeliz escolha porque o ácido abscísico está primariamente envolvido na dormência, não sendo a abscisão sua principal área de atuação.

O ácido abscísico, ou simplesmente ABA, é composto por um anel de 6 carbonos com um número variado de radicais (figura 12.6). Pode ser produzido na folha, raiz e caule, sendo transportado no floema. O nível de ABA também é alto em sementes e frutos, mas não está claro se ele é sintetizado por ou transportados para eles.

### ÁCIDO ABCSÍCICO (DORMINA)

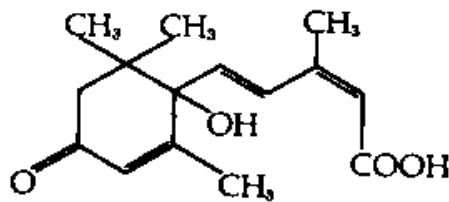


Figura 12.6: Ácido abscísico (dormina), o inibidor que bloqueia a ação de hormônios promotores do crescimento.

O ABA é algumas vezes referido como o "hormônio do estresse", embora o etileno também afete as respostas vegetais em certos casos de estresse. O ácido abscísico promove mudanças nos tecidos vegetais que estão estressados ou expostos à condições desfavoráveis, sendo que em plantas que sofrem estresse hídrico seu efeito é melhor entendido. Há um aumento dramático de ABA em folhas de plantas que estão expostas à condições severas de seca. Este aumento no nível hormonal nas folhas é o responsável pelo início de um fluxo de íons  $K^+$  para **fora** das células-guarda. Isso induz a água a deixar as células por osmose, provocando o colapso das células-guarda (perda de turgor). O fechamento estomático em plantas com estresse hídrico poupa uma grande quantidade de água que normalmente seria transpirada, aumentando com isso a probabilidade de sobrevivência da planta. Quando a água é restaurada na planta, os estômatos não são capazes de abrir imediatamente, pois o nível de ABA nas células foliares deve decrescer antes para que isso aconteça. O começo do inverno poderia também ser considerado um tipo de estresse para o vegetal.

Uma outra "adaptação" das plantas ao inverno e que envolve o ácido abscísico é a dormência de sementes. Muitas sementes que têm altos níveis de ABA em seus tecidos são incapazes de germinar nessas condições, que geralmente coincidem com estações climáticas desfavoráveis à germinação.

A giberelina é um hormônio que também está envolvido com a dormência de sementes, mas ela aparece revertendo os efeitos do ABA. Em sementes, o nível de ABA decresce durante o inverno, enquanto o nível de giberelina aumenta. As citocininas também têm sido relacionadas ao fenômeno de dormência. Mais uma vez, vemos que uma única atividade fisiológica em plantas pode ser controlada pela interação de vários hormônios.

Tabela 12.1: Interações entre os hormônios vegetais durante várias etapas do crescimento vegetal

<b>Atividade fisiológica</b>	<b>AUXINA</b>	<b>GIBERELINA</b>	<b>CITOCININA</b>	<b>ETILENO</b>	<b>ABA</b>	<b>OUTROS FATORES</b>
<b>germinação de sementes</b>		promove	?	promove	inibe	-frio -luz
<b>crescimento da plântula</b>	alongam/o celular; organogênese	-divisão celular -alongamento celular	-divisão e diferenciação cel. -organogênese	inibe o alongamento celular		
<b>dominância apical</b>	inibe o desenvolvimento de gemas laterais		-promove o desenvolvimento de gemas laterais	?		
<b>florescimento</b>		estimula, em algumas plantas	?			-frio -fotoperiodismo
<b>Desenvolvimento do fruto</b>	estimula	estimula		promove amadurecimento		luz (formação de pigmentos)
<b>abscisão foliar</b>	inibe		inibe	promove	?	luz
<b>dormência da semente</b>		quebra	?		promove	

## 13 Crescimento e Desenvolvimento

Os seres vivos precisam regular suas atividades de acordo com o mundo que os circunda. Os animais, sendo móveis, são capazes de modificar suas circunstâncias até certo grau. No entanto, uma planta superior, uma vez emitida sua primeira raiz, torna-se imobilizada e incapaz de modificar o ambiente no qual deve crescer e reproduzir-se. Por esta razão, as plantas superiores caracterizam-se por notável capacidade de ajustar e mesmo antecipar alterações em seu ambiente. Estas adaptações especiais se manifestam principalmente em padrões de modificação do crescimento.

### 13.1 Mudanças no turgor

Mudanças no turgor das células podem induzir movimentos vegetais. *Mimosa pudica* (conhecida como “dorme-João”), a planta **sensitiva**, fecha dramaticamente suas folhas em resposta a um estímulo externo. Este pode ser mecânico, elétrico, químico ou térmico. É possível que esse comportamento incomum proteja a planta de predadores.

Quando a folha de *Mimosa* é estimulada pelo toque, um impulso elétrico se move para baixo da folha para células especiais num órgão que fica na base do pecíolo, os **pulvinos**. Enquanto se sabe que em plantas como *Mimosa* sinais elétricos são uma forma de comunicação intercelular, não é completamente entendido o mecanismo da transmissão desses sinais. Quando o sinal elétrico alcança as células do pulvino, provocam a perda de turgor naquelas células e íons  $K^+$ , taninos e água deixam as células. A rápida mudança na turgidez causa o movimento foliar. O tanino, que normalmente é estocado no vacúolo, dá um gosto amargo ao tecido e alguns pesquisadores sugerem que esta seria uma adaptação adicional para prevenir a predação.

Mudanças no turgor são também responsáveis por movimentos orientados pelo Sol (a capacidade de flores e folhas acompanharem os movimentos do Sol através do céu). Frequentemente, as folhas dessas plantas são arranjadas perpendicularmente aos raios solares, indiferente da hora do dia ou posição do Sol no céu. Isto para permitir a máxima absorção de luz. Como exemplo desses “seguidores do Sol” podemos citar o girassol, a soja e o algodão.

### 13.2 O Relógio Biológico

Plantas, animais e microrganismos parecem ter um *timer* interno ou relógio biológico, que se aproxima de um ciclo de 24 horas. Esses ciclos internos são conhecidos como **ritmos circadianos** (*circadiano* provém do Latim e significa “cerca de um dia”). Os ritmos circadianos estão, geralmente, entre 20 e 30 horas. Na natureza, o nascer e o pôr-do-Sol reajustam o relógio a cada dia (para um ciclo de 24 horas). O **fitocromo** (fotorreceptor envolvido no fotoperiodismo) tem sido cotado para ser o fotorreceptor envolvido no reajuste do relógio biológico para muitas plantas.

Um exemplo de ritmo circadiano em plantas é a abertura e o fechamento estomático que ocorrem independentemente da luz ou escuro. Plantas colocadas no

escuro contínuo por extensos períodos de tempo continuam a abrir e fechar seus estômatos, mantendo um horário aproximado de 24 horas. Observa-se também que algumas plantas abrem suas flores de manhã e fecham-nas ao anoitecer, ou expandem suas folhas durante o dia dobrando-as para o caule à noite. Atividades menos evidentes como fotossíntese, produção de auxina e velocidade de divisão celular, possuem também ritmos diários regulares, que continuam mesmo quando todas as condições ambientais são mantidas constantes.

A principal utilidade do relógio é a de capacitar a planta a reconhecer as várias estações do ano ao medir precisamente a modificação no comprimento do dia. Dessa forma, o organismo está preparado para a ocorrência de modificações no ambiente, regulando seu crescimento, reprodução e outras atividades.

### 13.3 Tropismos

Tropismo é o crescimento vegetal, positivo ou negativo, dependendo se a planta cresce na direção (positivo) ou contra (negativo) o estímulo. O **fototropismo** é o crescimento da planta devido à luz. A maioria dos caules exibem fototropismo positivo e vão em direção à luz. Um crescimento em resposta à gravidade é chamado **geotropismo**. Caules, geralmente, exibem geotropismo negativo, enquanto raízes exibem geotropismo positivo.

Alguns órgãos, como os pecíolos, caules e especialmente as gavinhas, respondem ao contato com um objeto sólido por crescimento diferencial. Esse tipo de crescimento é conhecido como **tigmotropismo** ou **haptotropismo**. No caso das gavinhas, a resposta é geralmente muito rápida. Uma gavinha pode se enrolar em torno de um suporte em poucos minutos em certas espécies. As células que tocam o suporte têm seu crescimento diminuído, enquanto que aquelas células do lado oposto alongam-se rapidamente. Essas mudanças são permanentes e a gavinha é reforçada pelo crescimento secundário. Os mecanismos dessas respostas ainda não são claros, embora se acredite que ocorra um transporte transversal de substâncias hormonais da parte em contato com o suporte e a parte oposta.

Os tropismos podem ser também causados por outros estímulos do ambiente, como água, temperatura, compostos químicos e oxigênio.

### 13.4 Fotoperiodismo

O fotoperiodismo é uma resposta biológica a uma modificação nas proporções de luz e escuridão num ciclo diário de 24 horas.

Os investigadores descobriram que as plantas são de três tipos gerais: **plantas de dias curtos**, **plantas de dias longos** e **plantas indiferentes**, sendo o comprimento do dia um fator crítico para a floração das plantas.

A planta, na verdade, mede o comprimento do período escuro e não o período de luz. Portanto, o mais importante em fotoperiodismo é o comprimento da noite. Uma planta de dias curtos, como capim-colonião por exemplo, precisa de uma longa noite para florescer.

A percepção do fotoperíodo é possível no vegetal através de um pigmento chamado **fitocromo**.

O fitocromo, comumente presente em pequenas quantidades nos tecidos de plantas superiores, é sensível às transições de luz e escuro. O pigmento pode existir

sob duas formas interconversíveis;  $P_{660}$  e  $P_{730}$ . O  $P_{660}$  absorve luz vermelha de comprimento de onda 660 nanômetros e, desta forma, é convertido em  $P_{730}$ . O  $P_{730}$  é convertido em  $P_{660}$  durante um período de horas no escuro; pode ser também convertido em  $P_{660}$  por exposição ao vermelho extremo. O  $P_{730}$  é a forma ativa do pigmento; promove a floração nas plantas de dias longos e a inibe nas plantas de dias curtos. O  $P_{730}$  é também responsável pelas alterações que ocorrem nas plântulas à medida que emergem do solo para a luz, pela germinação de sementes e pelo desenvolvimento de antocianinas, que produzem as cores vermelho e púrpura nas maçãs e em muitas flores.

Tanto nas plantas de dias longos quanto nas plantas de dias curtos, o fotoperíodo é percebido nas folhas, mas a resposta ocorre na gema. Aparentemente, o estímulo químico que ocasiona a floração da gema é transmitido da folha para a gema.

As plantas de dias curtos florescem no início da primavera ou do outono; devem ter um período de luz mais curto que um determinado comprimento crítico. Por exemplo, o *Xanthium strumarium* é induzido a florescer num período de luz de 16 horas ou menos (figura 13.1). Outras plantas de dias curtos são representadas por alguns crisântemos, morangos e primulas.

As plantas de dias longos, que florescem principalmente no verão, só o fazem se os períodos de luz forem maiores que um determinado valor crítico. O espinafre, algumas batatas, certas variedades de trigo e a alface constituem exemplos de plantas de dias longos. As plantas indiferentes florescem sem nenhuma relação com o comprimento do dia.

Dentro de espécies individuais de plantas, que abranjam uma grande faixa norte-sul, observou-se freqüentemente a existência de diferentes ecótipos fotoperiódicos. Diferentes populações estão precisamente ajustadas às demandas do regime fotoperiódico no qual ocorrem.

A resposta fotoperiódica pode ser extremamente precisa e varia com diferentes espécies. Algumas plantas requerem apenas uma única exposição ao ciclo dia-noite apropriado, ao passo que outras exigem várias semanas de exposição. Em muitas plantas, existe uma correlação entre o número de ciclos de indução e a rapidez da floração ou o número de flores formadas. Algumas plantas devem atingir um certo grau de maturidade antes de florescer (embora outras respondam ao fotoperíodo apropriado quando se encontram no estágio de plântula). Algumas plantas, ao envelhecer, florescem eventualmente mesmo se não forem expostas ao fotoperíodo apropriado, embora floresçam muito mais cedo com a exposição adequada.

As condições ambientais afetam também o comportamento fotoperiódico.

### 13.5 Dormência

As plantas não crescem todo o tempo com a mesma velocidade. Durante as estações desfavoráveis, entram em repouso, limitando o seu crescimento ou parando totalmente de crescer. Esta capacidade de repousar permite às plantas sobreviver a períodos de escassez de água ou de baixa temperatura e é denominado dormência.

A dormência constitui uma condição especial de repouso. Após períodos de repouso ordinário, o crescimento recomeça quando a temperatura se torna mais clemente ou quando a água ou qualquer outro fator limitante se torna novamente disponível. No entanto, uma gema ou um embrião dormente só pode ser “ativado” por certos fatores ambientais, muitas vezes bastante precisos. Esta adaptação é de grande importância para a sobrevivência da planta.

### Dormência nas sementes

Quase todas as sementes que crescem em áreas com acentuadas variações estacionais de temperatura requerem um período de frio antes de sua germinação. Muitas sementes necessitam dessecar-se antes de germinar. Esta exigência previne sua germinação dentro do fruto úmido da planta-mãe. Algumas sementes, como a da alface, requerem exposição à luz, mas outras são inibidas por ela. Algumas sementes não germinam na natureza até que se tornem fissuradas pela ação do solo. Esta abrasão rompe o tegumento, permitindo a penetração de água ou oxigênio no interior da semente e, em alguns casos, removendo a fonte de inibidores.

Algumas sementes são capazes de sobreviver por longo tempo na condição de dormência, permitindo sua existência durante muitos anos, décadas e até séculos sob condições favoráveis.

### Dormência em gemas

Da mesma forma que as sementes, as gemas de muitas espécies requerem frio para interromper a dormência. Em muitas plantas, incluindo particularmente as árvores, a resposta fotoperiódica interrompe a dormência no inverno, sendo as gemas dormentes os órgãos receptores. O fotoperiodismo freqüentemente também regula o início da dormência, presumivelmente através de algum mecanismo hormonal.

A dormência pode constituir um estado de equilíbrio entre inibidores e estimulantes do crescimento. A adição de qualquer estimulante do crescimento (ou a remoção de inibidores) pode alterar o equilíbrio de forma a iniciar o crescimento.

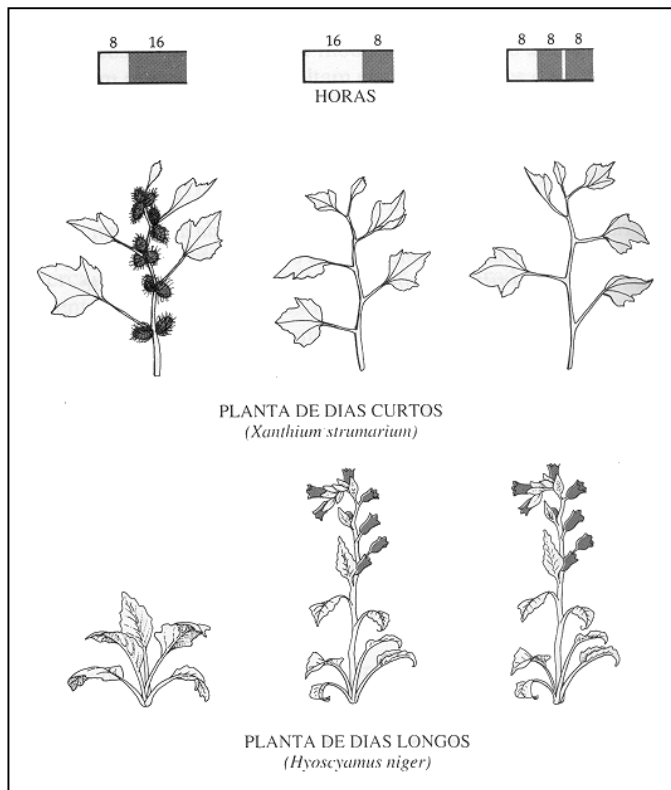


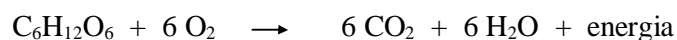
Figura 13.1: Plantas de dias curtos florescem somente quando o fotoperíodo é menor do que um certo valor crítico. O *Xanthium strumarium*, uma planta de dias curtos, requer menos de 16 horas de luz para florescer. Plantas de dias longos florescem apenas quando o fotoperíodo é maior do que um certo valor crítico. A planta de dia longo *Hyoscyamus niger* requer cerca de 10 horas (dependendo da temperatura) ou mais para florescer. Se o período escuro for interrompido por breve período de luz, as plantas de *Hyoscyamus niger* florescerão mesmo quando o período luminoso for menor do que 10 horas. Entretanto, um pulso de luz durante o período escuro apresenta um efeito oposto em uma planta de dias curtos – ele previne a floração. As barras na parte de cima da figura indicam a duração do período de luz e escuro em 24 horas do dia (Raven, 1996).

## 14 Respiração e Fotossíntese

A respiração é o processo pelo qual a energia dos carboidratos é transferida para o ATP, a molécula universal que transporta energia, tornando-se disponível para as necessidades energéticas imediatas da célula (figura 56).

A respiração em si é geralmente considerada como tendo início com a glicose que constitui o bloco de construção da sacarose e do amido.

A molécula de glicose é gradualmente degradada em três etapas distintas: a *glicólise*, o *ciclo de Krebs* e a *cadeia de transporte de elétrons*. Na glicólise, a molécula de glicose de seis carbonos é fragmentada em duas moléculas de ácido pirúvico (de três carbonos). Na segunda e terceira etapas, o ciclo de Krebs e a cadeia de transporte de elétrons, as moléculas de ácido pirúvico são fragmentadas em dióxido de carbono e água. A equação global, de forma simplificada, é:



carboidrato + oxigênio → dióxido de carbono + água + energia

À medida que a molécula de glicose é oxidada, uma certa parte da energia, que foi armazenada nela pelas reações ocorridas nos cloroplastos, é extraída numa série de pequenas etapas e convertida à ATP.

A primeira fase de clivagem da glicose é a glicólise, na qual a molécula de glicose, com seis carbonos, se fragmenta em duas moléculas de piruvato de três carbonos, com a formação de duas novas moléculas de ATP e duas de NADH. Esta reação ocorre na matriz citoplasmática da célula.

Durante a respiração, as moléculas de piruvato, de três carbonos, são fragmentadas em grupos acetil de dois carbonos que, a seguir, entram no ciclo de Krebs. No ciclo de Krebs, o grupo acetil é cindido em uma série de reações até o dióxido de carbono. No decorrer da oxidação de cada grupo acetila, quatro receptores de elétrons (3 NADH e 1 FAD) são reduzidos, formando-se outra molécula de ATP.

O estágio final da fragmentação da molécula de combustível é a cadeia de transporte de elétrons, que envolve uma série de transportadores de elétrons e enzimas situadas nas membranas internas da mitocôndria. Ao longo desta série de transportadores de elétrons, os elétrons de alta energia, aceitos pelo NADH e FADH<sub>2</sub> durante o ciclo de Krebs, são transferidos para o oxigênio. Cada vez que um par de elétrons passa pela cadeia de transporte de elétrons, formam-se moléculas de ATP a partir de ADP e fosfato. Durante a fragmentação da molécula de glicose, são formadas 38 moléculas de ATP, a maioria delas na mitocôndria.

### 14.1 Fatores que afetam a taxa de respiração

a) Temperatura: quando a temperatura do ar se encontra entre 20 e 30°C, a taxa de respiração das plantas se duplica e em algumas até triplica. Ocorre uma respiração mais rápida e uma rápida remoção de energia a partir das moléculas de açúcar, com uma diminuição do peso. Em plantas em crescimento, este peso perdido é maior que o compensado pela produção de novos açúcares por fotossíntese. A temperaturas muito



altas ocorre a destruição das proteínas envolvidas na respiração o que provoca uma queda na taxa de respiração que pode matar a planta.

b) Água: quando o conteúdo de água diminui, a respiração não cessa completamente, mas continua com uma taxa drasticamente reduzida, resultando em somente uma minúscula quantidade de calor e dióxido de carbono liberado.

c) Oxigênio: quando o suprimento de oxigênio é reduzido, a taxa de respiração decresce e o crescimento da planta é retardado. Se as condições persistem por muito tempo pode levar a morte da planta.

As folhas mais jovens apresentam uma maior intensidade respiratória do que as folhas maduras. A idade de cada órgão influi na respiração, então, temos que os meristemas respiram mais que os tecidos diferenciados.

Durante o processo de desenvolvimento do fruto há uma intensa divisão celular, acompanhada de uma atividade respiratória bastante intensa (figura 57), que declina nas fases seguintes do desenvolvimento do fruto até sua senescência.

## 14.2 Fotossíntese

A fotossíntese representa o caminho pelo qual praticamente toda a energia penetra na biosfera. Sem a existência desse fluxo de energia proveniente do sol e canalizado através dos cloroplastos (nas células eucarióticas), a vida nesse planeta se extinguiria por completo.

As plantas convertem energia solar (luminosa) numa forma química utilizável, através do processo fotossintético. Os produtos da fotossíntese são carboidratos formados a partir de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ . Esses produtos da síntese fotossintética são importantes para os vegetais por duas razões: (1) são a fonte de energia para o vegetal, ou seja, podem ser quebrados pela respiração para liberar a energia necessária para os processos vitais; (2) esses carboidratos podem ser modificados de várias formas para compor diversos tipos moleculares importantes biologicamente (proteínas, lipídeos, etc.)

Além da importância para o próprio organismo fotossintético, todos os organismos vivos que utilizam o oxigênio na respiração são dependentes de sua produção pelos vegetais. E não pára aí a importância da fotossíntese, o carvão e óleo fósseis que usamos hoje representam produtos fotossintéticos de milhões de anos atrás.

Plantas, algas e cianobactérias são produtores que obtêm sua energia do sol. A cada ano esses organismos produzem bilhões de toneladas de alimento. A energia química estocada nesse alimento supre as reações químicas que sustentam a vida. Os consumidores também obtêm sua energia direta ou indiretamente do produto fotossintético, uma vez que se alimentam dos vegetais (produtores) ou de animais (que foram alimentados pelos produtores). A única exceção, são alguns tipos de bactérias e certos organismos que vivem em fontes termais e/ou mares profundos e que metabolizam o enxofre para seus requerimentos energéticos.

Já que nosso planeta depende da luz, parece apropriado começar a discussão pela natureza da luz e como ela permite que a fotossíntese ocorra.

### 14.2.1 A luz exhibe propriedades de onda e partícula

A luz se comporta com se fosse composta não somente de ondas, mas também de discretos pacotes de energia. Essas partículas de energia são denominadas fótons. A quantidade de energia num fóton depende do comprimento de onda da luz. Os comprimentos de onda mais curtos têm maior energia e vice-versa. Em outras palavras, a energia do fóton é inversamente proporcional ao comprimento de onda.

Por que a fotossíntese depende da luz visível mais de que qualquer outro comprimento de onda da radiação? Uma razão pode ser que a maioria da radiação do sol que alcança nosso planeta está dentro desta porção eletromagnética do espectro. Uma outra consideração é que somente a radiação dentro da porção do espectro visível da luz é capaz de excitar certos tipos de moléculas biológicas, movendo elétrons para níveis de energia mais elevados. Os comprimentos de onda da radiação que são maiores que a luz visível não possuem energia suficiente para excitar moléculas biológicas. Comprimentos de onda menores que a luz visível possuem energia demais e acabam destruindo a molécula biológica pela quebra das ligações químicas.

Fótons interagem com átomos numa variedade de formas, mas todas dependem do arranjo eletrônico dos átomos. O menor estado de energia que um átomo possui é chamado estado fundamental ("ground state"), mas energia pode ser adicionada para que o elétron alcance um nível de energia mais elevado. Quando isto acontece, diz-se que o átomo está excitado.

Quando um elétron é elevado a um estado energético maior, ele pode retornar logo ao seu nível estacionário, dissipando a energia como calor ou luz (referida como fluorescência), ou, alternativamente, o elétron excitado pode ser perdido, levando o átomo a uma carga líquida positiva. Nesse último caso, o elétron pode ser aceito por um agente redutor e é isto o que ocorre na fotossíntese.

### 14.2.2 Pigmentos fotossintéticos

Os pigmentos que participam da fotossíntese incluem as clorofilas, os carotenóides e as ficobilinas.

A clorofila é o principal pigmento usado na fotossíntese. Um pigmento pode ser definido como qualquer substância que absorva luz. Diferentes pigmentos não absorvem diferentes comprimento de onda nas mesmas intensidades. As plantas são na maioria verdes. Isto porque suas folhas refletem a maior parte da luz verde incidente. Se há reflexão, a maior parte da luz verde não está sendo absorvida ou usada. A clorofila, principal pigmento vegetal utilizado na fotossíntese, absorve luz primariamente nas regiões azul, violeta e vermelha do espectro.

Existem vários tipos diferentes de clorofila que diferem uns dos outros apenas em pequenos detalhes de suas estruturas moleculares. A clorofila *a* ocorre em todos os eucariotos fotossintéticos e nas algas azuis procarióticas, sendo considerada essencial para a fotossíntese destes organismos. A clorofila *b* é também encontrada nas plantas vasculares, briófitas, clorófitas e euglenófitas. A clorofila *b* é considerada um pigmento acessório e, a exemplo de outros pigmentos acessórios, amplia o espectro de absorção de luz na fotossíntese. Esta clorofila absorve luz de comprimentos de onda diferentes da clorofila *a*, aumentando a faixa de luz que pode ser utilizada para a fotossíntese. Em alguns grupos vegetais, a clorofila *c* toma o lugar da clorofila *b*.

Além das clorofilas, existem duas outras classes de pigmentos que podem estar envolvidos na captação de energia luminosa na fotossíntese: os carotenóides e as

ficobilinas. Os carotenóides são pigmentos lipossolúveis vermelhos, alaranjados ou amarelos que podem ser encontrados em todos os cloroplastos e também em associação com a clorofila *a* nas cianófitas. Na folha verde, a cor dos carotenóides é mascarada pelas clorofilas, que se encontram em maior quantidade. Em alguns tecidos há predominância da cor dos carotenóides, como nos tomates maduros ou em pétalas de flores amarelas.

A terceira classe de pigmentos acessórios, as ficobilinas, encontrada nas algas azuis, nos cloroplastos das algas vermelhas e em alguns outros grupos de algas eucarióticas. Ao contrário dos carotenóides, as ficobilinas são hidrossolúveis.

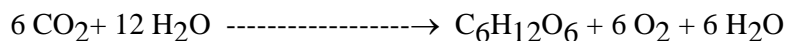
Cada molécula de clorofila tem um átomo de magnésio localizado no centro de uma estrutura em anel (anel porfirínico) que é, realmente, excitado pela luz. Há também uma longa cauda **fitol** na molécula, formada por uma grande cadeia de átomos de C e H.

A clorofila e outros pigmentos fotossintéticos são localizados dentro das membranas dos **tilacóides**, que são finos "sacos" achatados presentes no interior dos cloroplastos (em procariotos fotossintetizantes ocorrem, às vezes, como extensões da membrana plasmática).

O cloroplasto é uma organela circundada por duas membranas, com uma porção de tilacóides empilhados no seu interior, chamados de **grana**. Cada **granum** (a unidade) aparece como uma pilha de moedas, sendo que cada moeda representa um tilacóide. Algumas membranas dos tilacóides podem-se estender de um grana a outro. A região do cloroplasto que circunda os tilacóides é denominada **estroma**.

#### 14.2.3 Os vegetais utilizam energia luminosa para produzir açúcar

A matéria bruta para a fotossíntese é H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub>. Usando a energia que as moléculas de clorofila absorvem da luz solar, a H<sub>2</sub>O é quebrada, liberando O<sub>2</sub> e hidrogênio. Este hidrogênio liberado junta-se ao CO<sub>2</sub> para formar carboidratos. Embora a fotossíntese seja um processo composto por muitas etapas, podemos resumi-la como segue:



Esta equação descreve o que acontece durante a fotossíntese, mas não como isto acontece. Por conveniência, dividiremos a fotossíntese em duas partes: (a) reações dependentes da luz e (b) reações independentes da luz.

#### 14.2.4 Reações dependentes da luz

A energia luminosa é utilizada para sintetizar compostos de alta energia (ATP e NADPH + H<sup>+</sup>).

As reações dependentes da luz podem ocorrer somente na presença de luz e durante esta etapa vários eventos importantes acontecem:

a) A clorofila absorve energia luminosa, que desencadeará um fluxo de elétrons excitados da molécula de clorofila;

b) Uma parte da energia desses elétrons excitados da clorofila é transformada em energia química e utilizada para produzir ATP;

c) Uma certa quantidade de energia luminosa captada pela clorofila é usada para quebrar a água, num processo conhecido como **fotólise**. O oxigênio da molécula de água é liberado, sendo uma pequena parte usado na respiração celular e o restante liberado na atmosfera.

d) O hidrogênio da água combina-se com a molécula carregadora de hidrogênio  $\text{NADP}^+$ , formando  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  ( $\text{NADP}^+$  reduzido). Portanto, a energia elétrica é novamente convertida em energia química.

É possível resumir as reações dependentes da luz assim:



Desta forma, nas reações dependentes da luz, a energia do sol é usada para sintetizar ATP e para reduzir o  $\text{NADP}^+$ . Uma parte da energia capturada da luz solar é temporariamente estocada nestes dois compostos de alta energia. Observe que o  $\text{CO}_2$  não é usado nesta fase e também não há produção de açúcar.

## Os fotossistemas I e II

De acordo com as evidências científicas disponíveis, as moléculas de clorofila e os aceptores de elétrons associados estão fisicamente organizados em unidades chamadas fotossistemas. Há dois tipos de fotossistemas (fig. 14.1), cada um contendo cerca de 400 moléculas de clorofila.

O fotossistema I contém um pigmento reativo (provavelmente uma forma especial da clorofila *a*) conhecido como **P700**, porque absorve luz a 700 nm muito fortemente. O fotossistema II utiliza um pigmento, o **P680**, cuja absorção máxima ocorre em 680 nm.

Todas as moléculas de clorofila de um fotossistema servem, aparentemente, como antenas para captar a luz solar. Quando absorvem energia luminosa, esta energia é passada de uma molécula de clorofila para outra, até que ela alcance uma molécula de pigmento especial (P700 ou P680), chamada de centro de reação. Somente essas moléculas são capazes de doar seu elétron energizado para um composto aceptor de elétrons.

No fotossistema I, o elétron energizado é transferido para vários aceptores de elétrons e finalmente é aceito pelo  $\text{NADP}^+$ . Quando o  $\text{NADP}^+$  aceita elétrons, estes se unem com os prótons presentes no cloroplasto para formar hidrogênio, reduzindo o  $\text{NADP}^+$  a  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ . Deste modo, os elétrons são restaurados do fotossistema I para o fotossistema II.

Como o fotossistema I, o fotossistema II é ativado por um fóton e doa um elétron a uma cadeia de aceptores de elétrons, sendo o aceptor final a molécula P700 no fotossistema I. Os elétrons que deixam o fotossistema II são repostos pelos átomos de hidrogênio da água. Quando P680 absorve energia da luz, torna-se positivamente

carregado exercendo uma forte atração sobre o elétron da molécula de água. Esta, por sua vez, sofre fotólise gerando prótons ( $H^+$ ), elétrons e oxigênio. Os prótons são transferidos para o  $NADPH + H^+$  e o oxigênio é liberado para a atmosfera.

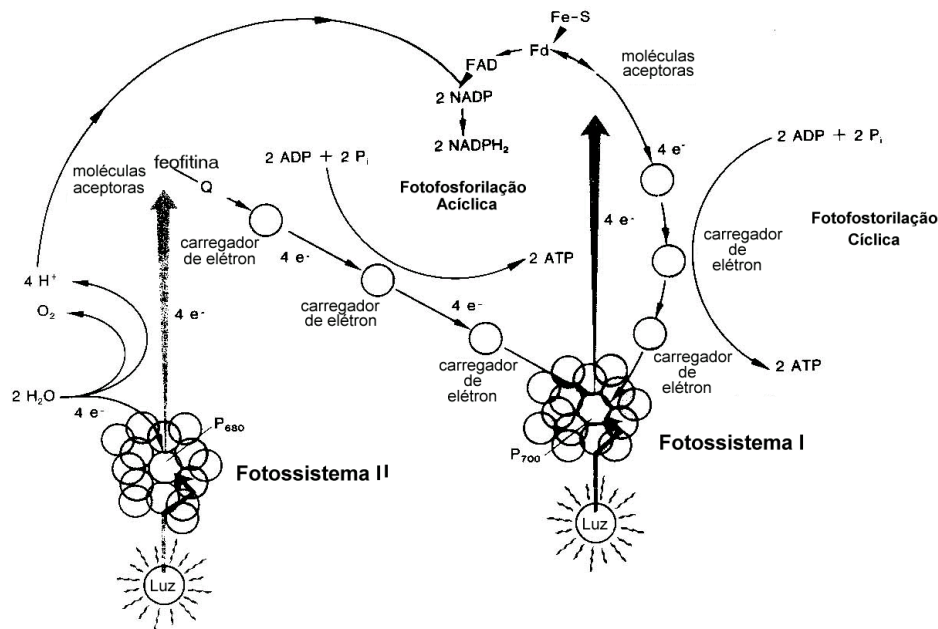


Figura 14.1: Sumário das reações dependentes da luz da fotossíntese (Segundo Stern, 94).

O elétron que foi emitido pelo fotossistema II passa de um receptor para outro através de uma cadeia de compostos facilmente oxidáveis e redutíveis. A cada transferência, os elétrons tornam-se menos energizados. Uma parte dessa energia liberada é usada para estabelecer um gradiente de prótons, o qual leva a síntese de ATP. Um elétron emitido do fotossistema II é eventualmente doado ao fotossistema I. Este processo é conhecido como **fotofosforilação acíclica**, isto é, a energia dos fótons de luz destinadas à produção de ATP. Não é cíclico porque existe um caminho para o fluxo de elétrons da água para o  $NADP^+$ .

Mas as reações dependentes da luz também incluem a **fotofosforilação cíclica**, que na verdade é um "atalho" da versão acíclica. Na fotofosforilação cíclica, somente o fotossistema I está envolvido. Os elétrons são originados do fotossistema I e retornam a ele no final. Para cada dois elétrons que entram na via, uma molécula de ATP é formada.  $NADPH + H^+$  não é produzido e não há fotólise (conseqüentemente, não há produção de oxigênio).

A fotofosforilação cíclica pode não ocorrer sob condições normais em plantas fotossintetizantes. Muitos biólogos acreditam que esse processo foi usado por bactérias ancestrais para produzir ATP a partir da energia luminosa. Uma via de reação análoga à fotofosforilação cíclica está presente em bactérias fotossintéticas atuais.

### O transporte de prótons através das membranas dos tilacóides

Os fotossistemas e os receptores de elétrons envolvidos nas reações dependentes da luz da fotossíntese estão "embebidos" na membrana dos tilacóides. A energia

liberada dos elétrons passando através da cadeia de aceptores é usada para bombear prótons (íons  $H^+$ ) do estroma através da membrana do tilacóide. Assim, íons  $H^+$  acumulam-se no interior do tilacóide, diminuindo o pH e criando uma diferença de cargas elétricas entre ambos os lados da membrana. Diferenças na concentração e carga elétrica, conhecidas como gradiente de concentração e gradiente elétrico, possuem energia que pode ser usada para formar ATP.

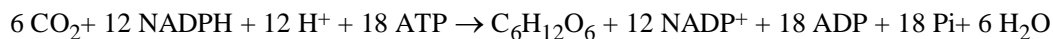
De acordo com os princípios gerais de difusão, poderia ser esperado um aumento na concentração de íons  $H^+$  dentro do tilacóide que implicaria em difusão. Entretanto, eles são impedidos de fazer a difusão porque a membrana do tilacóide é impermeável ao íon, exceto em certos pontos onde há uma enzima chamada **ATP sintetase**. Esta proteína estende-se através da membrana do tilacóide, projetando-se a partir da superfície da membrana tanto para dentro como para fora do tilacóide. Ela forma um canal através do qual prótons podem "fugir" do tilacóide. Quando os prótons passam através do complexo proteína-membrana, energia é liberada e utilizada pela ATP sintetase para produzir ATP.

#### 14.2.5 A fixação do $CO_2$ em compostos orgânicos (fase independente da luz)

Durante as reações dependentes da luz, a água é quebrada e energia luminosa é utilizada para produzir duas moléculas de alta energia, ATP e  $NADPH^+ + H^+$ . Embora essas moléculas providenciem uma fonte de energia e poder redutor para várias funções metabólicas dos organismos, nenhuma delas serve como energia química para longos períodos de estocagem. As células possuem quantidades muito limitadas dos precursores dos quais elas são feitas, assim grandes quantidades de ATP e  $NADPH^+ + H^+$  não podem ser acumuladas. Nas reações da fotossíntese independentes de luz, açúcar é produzido a partir de  $CO_2$ . Este açúcar é uma fonte de energia para a célula que pode ser produzida em grandes quantidades e estocada para futura utilização.

Embora as reações independentes de luz não necessitem de luz, elas utilizam os produtos das reações dependentes de luz. Aqueles compostos de alta energia produzidos na fase dependente são utilizados para fixar o dióxido de carbono do ar em carboidratos.

Resumindo:



As reações da fase independente de luz prosseguem num ciclo conhecido como Ciclo de Calvin (figura 14.2). Melvin Calvin e Andrew Benson, na Universidade da Califórnia, foram capazes de elucidar os detalhes deste ciclo. Calvin recebeu o prêmio Nobel por esta contribuição científica em 1961.

O Ciclo de Calvin começa com um açúcar de 5C que foi ativado pela adição de um grupo fosfato, formando **Ribulose fosfato**. Na primeira transformação química, ATP (formado na fase dependente da luz) é gasto para adicionar um segundo fosfato à

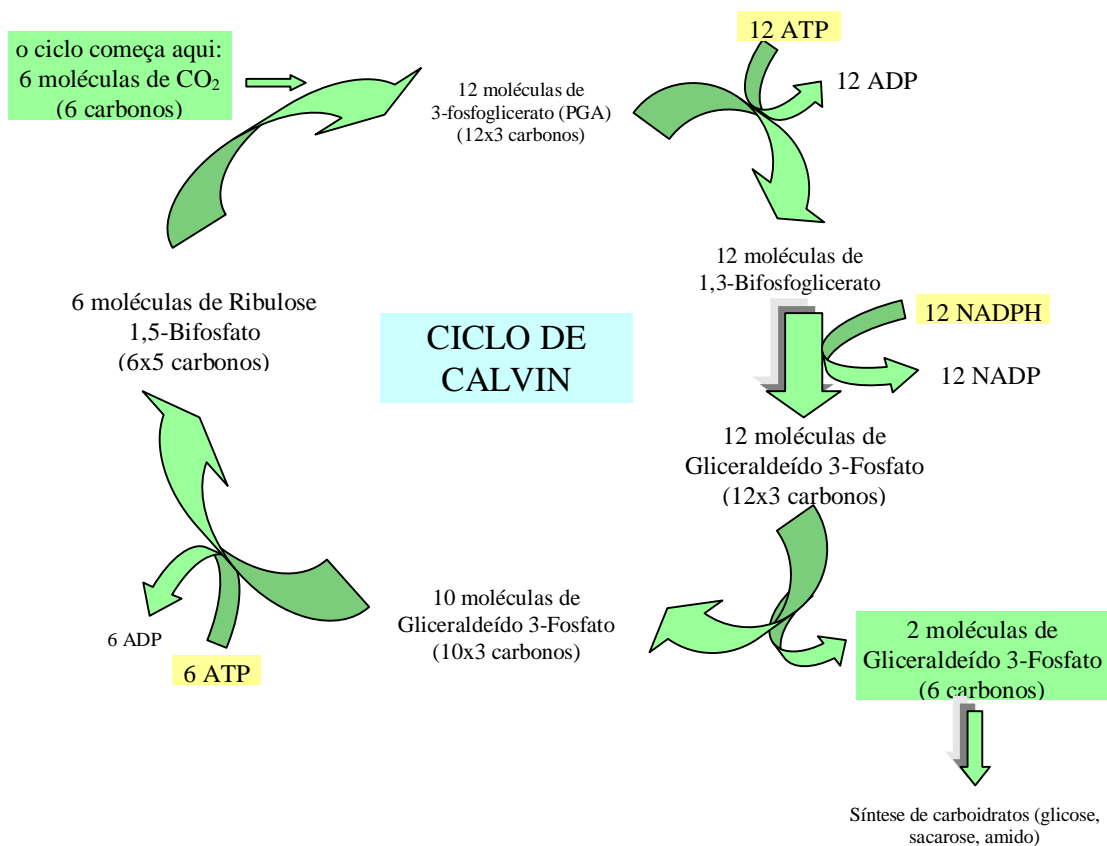


Figura 14.2: Um resumo do ciclo de Calvin. A cada volta completa, uma molécula de dióxido de carbono entra no ciclo. Seis voltas são resumidas aqui (o número necessário para produzir duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato e, portanto, uma molécula de glicose). Seis moléculas de ribulose 1,5-bifosfato (RuBP), um composto de cinco carbonos, combinam-se com 6 moléculas de CO<sub>2</sub>, produzindo 12 moléculas de 3-fosfoglicerato, um composto de três carbonos. Estes são reduzidos a 12 moléculas de gliceraldeído 3-fosfato. Então, essas moléculas de três carbonos são combinadas e rearranjadas para formar 6 moléculas de 5 carbonos da RuBP. As moléculas “extras” de gliceraldeído 3-fosfato representam o ganho líquido do ciclo de Calvin; elas servem como ponto de partida para a síntese de açúcares, amido e outros componentes celulares. A energia que movimenta o ciclo de Calvin é o ATP e o NADP produzidos pelas reações dependentes de luz.

ribulose fosfato. Esta reação química converte-o à ribulose difosfato (RuBP). Uma enzima chave, a RuBP carboxilase, então combina a molécula de CO<sub>2</sub> com a RuBP. Isto é chamado de fixação de CO<sub>2</sub>. Instantaneamente, esta molécula de 6C quebra-se em duas moléculas de 3C chamadas **fosfoglicerato** (PGA). Com a energia de mais um ATP e com o hidrogênio doado do NADPH<sup>+</sup> + H<sup>+</sup>, as moléculas de PGA são transformadas em **fosfogliceraldeído** (PGAL).

Para cada 6 voltas do Ciclo de Calvin, duas das 12 moléculas de PGAL deixam o sistema para serem usadas na síntese de carboidratos. Cada um desses três átomos de

carbono do PGAL é metade de uma molécula de hexose (açúcar de seis carbonos). Eles são unidos em pares para produzir glicose e frutose.

Note que, embora 2 das 12 moléculas de PGAL formadas durante as seis voltas do ciclo foram removidas deste, 10 delas permaneceram. Isto representa 30 átomos de carbono no total. Através de uma série complexa de reações, estes 30 carbonos e seus átomos associados são rearranjados em 6 moléculas do composto com 5 carbonos (ribulose fosfato), que reinicia o ciclo.

#### 14.2.6 A via fotossintética com compostos de quatro carbonos

O mecanismo de fixação do  $\text{CO}_2$ , descoberto por Calvin e seus colaboradores, não representa o único mecanismo utilizado pelos vegetais para fixar esse elemento. Em certas plantas (como a cana-de-açúcar, por exemplo), o primeiro produto fotossintético não é o PGA de 3 carbonos, mas um composto de 4 carbonos, o ácido oxalacético. Este forma-se quando o  $\text{CO}_2$  é acrescentado ao fosfenolpiruvato (PEP) de 3 carbonos; essa reação é mediada pela enzima fosfenolpiruvato-carboxilase (PEP carboxilase). Como os produtos do sistema PEP são compostos de 4 carbonos, as plantas que utilizam esse caminho são denominadas plantas  $\text{C}_4$  e este aspecto as distingue das plantas  $\text{C}_3$ , ou de 3 carbonos, nas quais o produto intermediário da fotossíntese é o PGA.

Os produtos do sistema PEP, isto é, os ácidos málico e aspártico, não são substitutos do PGA. Após sua formação, eles são fragmentados enzimaticamente para produzir  $\text{CO}_2$  e ácido pirúvico. O  $\text{CO}_2$  é transferido para a RuDP do ciclo de Calvin e o ácido pirúvico reage com ATP para formar mais moléculas de PEP. Por conseguinte, é apenas nas etapas iniciais da fixação do carbono que a fotossíntese de  $\text{C}_4$  difere da  $\text{C}_3$ .

É observado que plantas  $\text{C}_4$  evoluíram primariamente nos trópicos e que estão especialmente bem adaptadas a grandes extremos de intensidade de luz, temperatura e umidade. Sabe-se também que sob tais condições adversas, as plantas  $\text{C}_4$  utilizam melhor o  $\text{CO}_2$  disponível quando comparadas com as plantas  $\text{C}_3$ . Esse fenômeno se deve ao fato da enzima PEP carboxilase exibir maior afinidade pelo  $\text{CO}_2$  em concentrações mais baixas que a enzima RuDP carboxilase do ciclo de Calvin.

O milho, a cana-de-açúcar, o sorgo e o arroz são gramíneas  $\text{C}_4$  de distribuição tropical, ao passo que trigo, centeio e aveia são gramíneas de região temperada com metabolismo  $\text{C}_3$ .

#### 14.2.7 Fotossíntese CAM (metabolismo ácido das Crassuláceas)

Fotossíntese CAM é uma terceira via de fixação do  $\text{CO}_2$  que evoluiu independentemente em muitas plantas suculentas (Crassuláceas), incluindo os cactos. Utiliza também moléculas de 4 carbonos na fixação do  $\text{CO}_2$ . Nessas plantas, os ácidos málico e isocítrico acumulam-se nas folhas durante a noite, e são novamente convertidos em  $\text{CO}_2$  na presença de luz. Isto é vantajoso em condições de alta intensidade luminosa e falta d'água nas quais vivem a maior parte das plantas suculentas. O acúmulo de carbono durante a noite deve-se ao fato de seus estômatos se fecharem durante o dia a fim de retardar a perda d'água. Assim, acumulando ácidos orgânicos durante a noite, uma quantidade muito maior de  $\text{CO}_2$  pode ser fixada num ciclo de 24 horas do que seria normalmente possível devido ao padrão de abertura e fechamento estomático.



### 14.3 Fotossíntese e Respiração

Como vimos, planta sintetiza seus próprios alimentos através da fotossíntese. Esse alimento é utilizado pela própria planta para a execução das diferentes funções vitais. A energia armazenada nesse alimento é liberada através de um processo inverso a fotossíntese: a **respiração**. A fotossíntese é um processo endotérmico e anabólico, isto é, um processo onde há incorporação de energia e síntese de matéria orgânica; a respiração, por sua vez, é um processo exotérmico e catabólico (há liberação de energia e utilização da matéria orgânica). Do equilíbrio entre esses dois processos dependem, em grande parte, a nutrição e o desenvolvimento da planta.

Durante o dia as plantas respiram e fazem fotossíntese durante a noite apenas respiram. Quando a fotossíntese é mais intensa que a respiração, a planta desenvolve-se bem e acumula material de reserva. Não se deve esquecer que esse material de reserva precisa ser suficiente para garantir a vida da planta durante o dia e a noite, quando não há fotossíntese, pois seu consumo é constante.

A intensidade da fotossíntese pode aumentar, até certo ponto, com a intensidade luminosa. Já a respiração é um processo que independe da intensidade luminosa; podendo essa aumentar sem que haja aumento da taxa respiratória.

A intensidade luminosa na qual a taxa fotossintética se iguala à da respiração é denominada **ponto de compensação**. Nessa intensidade luminosa, todo o açúcar e oxigênio produzidos pela fotossíntese são consumidos pela respiração, assim como todo o CO<sub>2</sub> gerado pela respiração é utilizado pela fotossíntese, não havendo saldo energético. Diz-se que a planta está em equilíbrio energético.

Abaixo do ponto de compensação, a taxa fotossintética é menor que a respiratória e, portanto, a planta está consumindo mais do que produz. As plantas não podem permanecer por longos períodos abaixo do ponto de compensação nem exatamente nele, pois assim não terão reservas para os períodos que só respiram.

O valor do ponto de compensação varia dependendo da espécie. Algumas estão adaptadas a viver em locais expostos ao sol, necessitando altas intensidades de luz para a realização eficiente da fotossíntese. Essas plantas possuem um alto ponto de compensação e são chamadas **plantas de sol** (ou heliófitas). Outras, ao contrário, estão adaptadas a viverem em locais mais bem protegidos da luz, realizando fotossíntese de modo eficiente mesmo a baixas intensidades luminosas. Essas plantas possuem o ponto de compensação baixo e são conhecidas como **plantas de sombra** (ou umbrófitas).

---

## Bibliografia

- Bold, H. C. **O Reino Vegetal**. Edgard Blücher, São Paulo, 1988.
- Davis, W. P.; Solomon, E. P. & Berg, L. R. **The World of Biology**. 4ª edição, Ed. Saunders College Publishing., 1990.
- Esau, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Ed. Edgard Blücher, 1974.
- Ferri, M. G. **Botânica: Morfologia Externa das Plantas**, 13ª edição. Ed. Melhoramentos. São Paulo, 1978.
- Ferri, M. G. **Botânica: Morfologia Interna das Plantas**, 7ª edição. Ed. Melhoramentos. São Paulo, 1981.
- Ferri, M. G. **Fisiologia Vegetal, Vol. 2**, 2ª edição. EPU Ltda. São Paulo, 1986.
- Ferri, M. G.; Menezes, N.L. & Monteiro, W.R. **Glossário Ilustrado de Botânica**. Livraria Nobel, São Paulo, 1981.
- Joly, A. B. **Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal**. São Paulo, Cia. Editora Nacional, 1991.
- Lima, M. I. S., Araújo, S.M.S.S. & Souza, M. H. A. O. **Algas**. Apostila da disciplina "Botânica: Morfologia e Sistemática"/ UFScar, 1993.
- Lopes, S. G. B. C. **Bio 2: Seres Vivos**. 8ª edição. Ed. Saraiva, São Paulo, 1992.
- Oliveira, E. C. **Introdução à Biologia Vegetal**. Edusp, São Paulo, 1996.
- Raven, P. H., Evert, R.F. & Curtis, H. **Biologia Vegetal**. Guanabara Dois, Rio de Janeiro, 1978.
- Raven, P. H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. **Biologia Vegetal**. 5ª edição, Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 1996.
- Rudall, P. **Anatomy of flowering plants, na introduction to structure and development**. Cambridg University press, Cambridge, 1994.
- Stern, K. R. **Introductory Plant Biology**. W.C.B. Publishers, Dubuque, Iowa, 1994.
- Strasburger, E.; Noll, H.S. & Schimper, A.F.W. **Tratado de Botânica**. Editorial Marín, Barcelona, 1970.

## Glossário

- Angiospermas:** (*Angios* = urna) plantas que produzem sementes dentro de frutos.
- Antocianinas:** qualquer dos glicosídeos que constituem os pigmentos hidrossolúveis vermelhos, azuis ou violáceos das folhas, frutos ou flores dos vegetais.
- Briófitas :** plantas de pequeno porte que apresentam rizóide, caulóide e filóide, formas respectivamente semelhantes a raiz, ao caule, e à folha, mas que não têm tecidos condutores de seiva.
- Carotenóides:** substâncias corantes (pigmentos) amarelas e avermelhadas, encontradas nalgumas plantas junto com a clorofila, e que se dissolvem nas gorduras e solventes voláteis. Algumas são importantes porque se transformam em vitamina A no organismo animal.
- Cianófitas :** compreendem as algas azuis, que são organismos procariotos.
- Clorófitas :** englobam as algas verdes. São, na maior parte, aquáticas e apresentam cloroplastos.
- Conspícuo:** [Do lat. *conspicuu.*] Adj.: (1) Que dá na(s) vista(s); visível. (2) Notável, eminente, distinto, ilustre.
- Criptógamas :** plantas que não possuem flores nem sementes.
- Criptógamo:** Vegetal que não se reproduz por meio de flores e que tem órgãos reprodutivos pequeninos, dificilmente perceptíveis pelo leigo. Obs.: Hoje os criptógamos já não constituem um grupo sistemático; estão divididos em muitos grupos independentes.
- Crisófitas :** grupo composto pelas diatomáceas, que são organismos simples, na maioria unicelulares.
- Cromoplastos:** plasto que contém pigmento.
- Espematófitas :** (*Spermae* = semente) plantas que formam sementes.
- Esporófilo:** folha que contém os esporos.
- Esporófito:** Nos casos em que há alternância de gerações, o esporófito representa a geração assexuada. A planta verde comum das samambaias e avencas é o esporófito.
- Euglenófitas :** organismos unicelulares que apresentam cloroplastos e flagelo para locomoção.
- Fanerógamas :** termo usado para designar qualquer planta que tem órgãos sexuais aparentes; inclui todas plantas que produzem flores.
- Feófitas :** compreendem as algas pardas. São marinhas, com estrutura bastante complexa, e apresentam outro pigmento, além da clorofila (fucoxantina).
- Filicíneas :** plantas cujo caule é, geralmente, subterrâneo e as folhas compostas. São criptógamas.
- Gimnospermas :** (*Gymno* = nu) plantas que produzem sementes nuas.
- Idioblastos:** célula, em um tecido qualquer, que difere das demais pela forma, tamanho, conteúdo, espessura da parede ou mesmo função; pode estar isolada ou em grupos. Por exemplo: as células pétreas do mesocarpo das pês.
- Inflorescência:** nome dado a um grupo de flores,; qualquer sistema de ramificação terminado me flores.
- Infrutescência:** fruto derivado de diversas flores de uma inflorescência.
- Laticíferos:** o mesmo que lactífero, ou seja, que produz ou contém látex.
- Megásporo:** esporo feminino
- Micrósporo:** esporo masculino

**Papiráceos:** que tem a consistência de papel.

**Pirrófitas :** são também conhecidas como dinoflagelados. São, na maioria, unicelulares, biflagelados aquáticos.

**Pteridófitas :** plantas de pequeno porte mas que já possuem raízes, caule e folhas, porém não apresentam flores e frutos (criptógamas vasculares).

**Rizoma:** caule frequentemente subterrâneo, horizontal, rico em reservas; distinguindo-se da raiz pela presença de nós, gemas e escamas.

**Rodófitas :** algas vermelhas, predominantemente marinhas.

**Talófitas :** plantas cujo corpo é um talo, estrutura não diferenciada em raiz, caule e folha.

**Taníferas:** que tem tanino (qualquer de diversos compostos de origem vegetal, adstringente, que precipitam com sais de ferro)

**Traqueófitas :** plantas que possuem vasos condutores de seiva.

**Xerófito:** diz-se dos vegetais adaptados, morfológica e (ou) fisiologicamente, à vida em ambientes secos; oposto de higrófito.

## Questões para revisão

1. O que você entende por meristemas? Que tipo podem ser?
2. Que tecidos são formados a partir dos meristemas?
3. Como se dá o crescimento do corpo do vegetal?
4. O que é diferenciação? E morfogênese?
5. Fale sobre os sistemas de tecidos que compõem o vegetal.
6. Qual a função do parênquima? Qual sua composição?
7. Fale sobre o colênquima, sua estrutura e função.
8. Quais os possíveis tipos de células esclerenquimáticas? Qual seu papel?
9. Que são os tecidos de condução?
10. Fale sobre os tipos celulares do floema destacando suas funções.
11. Estruturalmente falando, em que difere o xilema e o floema?
12. O que são estômatos? Onde se localizam e que papel desempenham?
13. Caracterize as partes que constituem a raiz. Que função desempenha esse órgão?
14. Fale sobre as adaptações radiculares que você conhece.
15. É possível distinguir um órgão subterrâneo radicular de um caulinar? Como?
16. Fale a respeito da endoderme da raiz.
17. Fale sobre alguns tipos de caule aéreo e subterrâneo, dando exemplos.
18. Desenhe uma folha e denomine suas partes componentes. Qual a função básica da folha?
19. O que são plantas decíduas?
20. Quais as principais características das Briófitas que as distinguem dos demais grupos vegetais?
21. Faça um resumo caracterizando as 3 (três) classes em que tradicionalmente se dividem as Briófitas.
22. O que você entende por gametófito e esporófito? Existe diferença? Qual a geração predominante nas Briófitas?
23. Quantas e quais divisões são englobadas pelo grupo Pteridófitas?
24. Quais as diferenças marcantes quando se compara uma pteridófitas a uma briófitas?
25. Porque uma samambaia não é considerada uma fanerógama, mesmo produzindo esporos?
26. Que vantagens o sistema vascular trouxe às pteridófitas?
27. O que significa dizer que um determinado vegetal tem alternância de gerações?
28. Que organismos são responsáveis pelas “marés vermelhas”?
29. Na “linguagem sistemata”, classificar e identificar são sinônimos? Explique.
30. O que você entende por isogamia, anisogamia (ou heterogamia) e oogamia?

- 
31. Caracterizar as cianofíceas (ou cianobactérias), diferenciando-as dos outros grupos vegetais.
  32. O que significa o termo Talófito?
  33. Caracterize objetivamente os principais grupos de algas (tipo de pigmento, habitat, etc.).
  34. Qual a organização celular das algas?
  35. Quais os tipos de reprodução que ocorrem nas algas?
  36. Comente sobre a importância econômica de alguns grupos de algas.
  37. Como são chamados os órgãos reprodutivos das gimnospermas?
  38. Identifique os termos abaixo relacionados e associe-os ao ciclo vital de uma gimnosperma típica (*Pinus*, por exemplo), dando suas respectivas funções:
    - microsporângio
    - arquegônio
    - anterídeo
    - microsporófilo
    - grão de pólen
    - oosfera
  39. Descreva o processo de polinização nas Coníferas.
  40. O que significa dizer que uma planta é dióica? E uma flor dióica, é a mesma coisa?
  41. Distinguir mono e dicotiledôneas.
  42. Identifique os apêndices estéreis e férteis de uma flor perfeita.
  43. Por que dizemos que há dupla fecundação nas angiospermas? Esse processo ocorre em mais alguma Divisão que você conhece?
  44. Em quais aspectos a polinização das angiospermas difere dos demais grupos?