UNIDADE VIII

DESENVOLVIMENTO

(CRESCIMENTO, DIFERENCIAÇÃO E MORFOGÊNESE)

CRESCIMENTO, DIFERENCIAÇÃO E MORFOGÊNESE.

1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento de uma planta requer uma seqüência de eventos que deve ocorrer de forma precisa e ordenada. A partir de um zigoto, os processos de crescimento, diferenciação e morfogênese, operando conjuntamente, irão produzir um indivíduo adulto. A planta adulta poderá, então, florescer, produzir frutos com sementes, senescer e, eventualmente, morrer. Todos estes eventos constituem o desenvolvimento da planta. O entendimento do desenvolvimento e dos fatores que o controlam (fatores ambientais, fatores endógenos, etc.) é um dos principais objetivos da Fisiologia Vegetal.

O propósito desse capítulo é servir como uma introdução ao desenvolvimento vegetal, incluindo os seguintes itens:

- Breve apresentação dos conceitos de crescimento, diferenciação e morfogênese, que representam o desenvolvimento;
- Apresentação dos padrões de crescimento e desenvolvimento das plantas;
- Análise cinética do crescimento;
- Uma breve discussão sobre as condições, endógenas e exógenas, que regulam o desenvolvimento vegetal.

2. CONCEITOS

a) Crescimento

O crescimento é um termo quantitativo, relacionado a mudanças de tamanho e, ou massa. Em muitos estudos é importante medir o crescimento e, teoricamente, isto pode ser feito acompanhando-se o aumento em volume, massa, número de células, quantidade de protoplasto, além do aumento em complexidade. No entanto, em plantas, o crescimento é avaliado principalmente por aumento em tamanho ou em massa. Aumentos em tamanho são freqüentemente obtidos pela medição da expansão em uma única direção, tais como altura e diâmetro de caules, ou área das folhas. Aumentos em massa são freqüentemente obtidos, colhendo-se as plantas e pesando-as rapidamente. Neste caso, obtém-se a **produção de matéria fresca**, o qual é bastante variável por que depende do "status" hídrico da planta.

Em muitos casos, particularmente quando estamos interessados na produtividade da planta, é preferível utilizar a **matéria seca** para avaliação do crescimento. A matéria seca é geralmente obtida, pesando-se as plantas ou parte delas após secagem da matéria fresca em estufa de circulação forçada de ar (60 a 80^{o}C), durante um período de 24 a 48 horas.

Um caso interessante de crescimento é o de sementes germinando em água e mantidas em escuro total (Figura 1). Neste caso, observam-se aumentos em tamanho e matéria fresca e decréscimo na matéria seca total, devido à perda de CO_2 na respiração (perdas que ocorrem durante a degradação das reservas). Embora a matéria seca total da plântula crescendo no escuro seja menor que da semente original, as partes em crescimento (caules e raízes) aumentam em matéria seca devido à importação das reservas estocadas nas sementes.

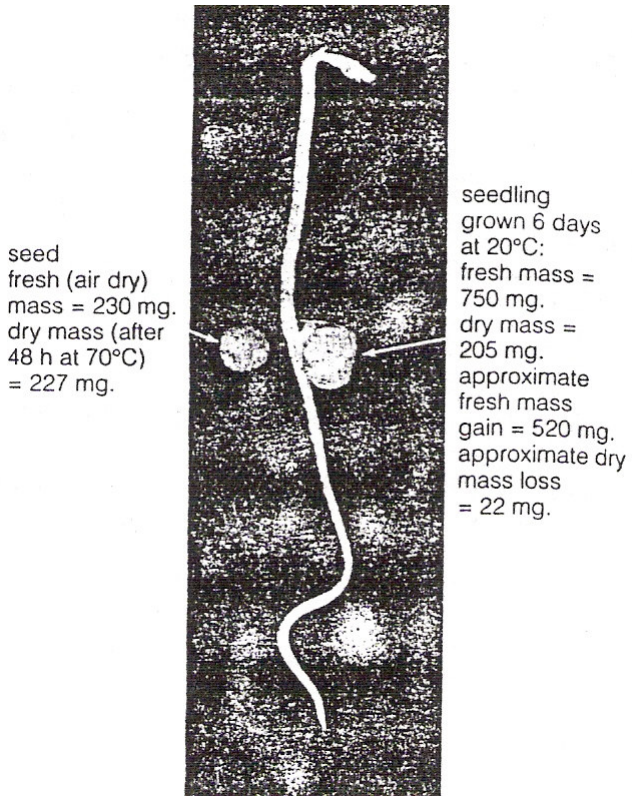

Figura 1 – Mudanças no peso da matéria fresca e no peso da matéria seca de sementes de ervilha germinando no escuro (Salisbury & Ross, 1991)

Além do crescimento absoluto (aumento em altura ou massa em função do tempo) pode-se calcular também, o crescimento relativo, o qual representa o crescimento por unidade de tempo, expresso em uma base comum (massa inicial, área inicial, comprimento inicial). Por exemplo, se tivermos duas folhas, uma com 5 e outra com 50 cm^2 de área, e as duas tiverem crescido 2,0 cm^2/dia. Neste caso, podemos afirmar que o crescimento absoluto de ambas as folhas foi o mesmo (2,0 cm^2/dia). Mas a folha inicialmente menor teve um crescimento relativo dez vezes maior do que a folha que tinha inicialmente uma área de 50 cm^2.

A taxa de crescimento relativo (TCR) pode ser obtida pela seguinte fórmula:

$$TCR = \frac{LnP_2 - LnP_1}{t_2 - t_1}$$

Em que, Ln é o logaritmo natural; P_2 e P_1 representam os parâmetro de crescimento (massa da matéria seca, altura, etc.) obtidos nos tempos t_2 (tempo final) e t_1 (tempo inicial), respectivamente.

b) Diferenciação

Diferenciação é um termo qualitativo, que reflete um processo de especialização celular. A diferenciação ocorre quando uma célula em divisão produz duas novas células que serão destinadas a assumir diferentes características anatômicas e diferentes funções. Por exemplo, nos estádios iniciais de desenvolvimento da plântula, a divisão do zigoto produz células que produzirão as raízes e outras que darão origem à parte aérea. Células não especializadas de parênquima se diferenciam e produzem vasos do xilema e elementos crivados do floema, cada tipo com sua morfologia distinta e funções especializadas.

Em muitos casos, uma célula madura (diferenciada ou especializada), poderá ser estimulada a funcionar como uma célula meristemática. Isto é conhecido como **desdiferenciação**. Em cultura de tecidos, uma célula madura (célula viva contendo o núcleo) poderá originar uma planta inteira. Esta habilidade para desdiferenciar-se demonstra que células diferenciadas (maduras) retém toda a informação genética requerida para o desenvolvimento de uma planta inteira, uma propriedade conhecida como **totipotência**. Isto é bastante útil na cultura de tecidos e permite a obtenção dos clones.

Obs: Esta separação é artificial, porque as células se diferenciam enquanto crescem.

c) Desenvolvimento, Morfogênese e Embriogênese

O termo DESENVOLVIMENTO deve ser aplicado num sentido mais amplo, significando a soma dos processos de crescimento e diferenciação. Ele refere-se ao conjunto de mudanças que um organismo experimenta ao longo de seu ciclo, desde a germinação da semente, passando pela maturação e florescimento e, finalmente, chegando à senescência. O termo desenvolvimento aplica-se também para células, tecidos e órgãos. O desenvolvimento também se manifesta em nível subcelular e bioquímico, tais como ocorre quando folhas mantidas no escuro são transferidas para a luz (neste caso desenvolvem-se os cloroplastos e as enzimas da fotossíntese tornam-se ativas).

O desenvolvimento se aplica, também, às mudanças na forma do organismo ou órgão, tal como ocorre durante a transição da fase vegetativa (desenvolvimento vegetativo) para a reprodutiva (desenvolvimento reprodutivo ou florescimento) ou durante o desenvolvimento de uma folha a partir de um primórdio foliar. Neste caso, é comum se referir ao termo MORFOGÊNESE (do grego, "*morfo*", forma, e "*gênesis*", origem), o qual refere-se à aparência ou desenvolvimento estrutural da planta (formação dos diferentes órgãos).

A EMBRIOGÊNESE pode ser definida como a parte do desenvolvimento da planta que ocorre no saco embrionário do óvulo ou da semente imatura (Figura 2). Durante a embriogênese, alguns aspectos básicos do corpo primário da planta são estabelecidas em uma forma rudimentar (se formam o eixo embrionário e um ou dois cotilédones). O eixo embrionário contém os meristemas que irão originar o corpo da planta após a germinação.

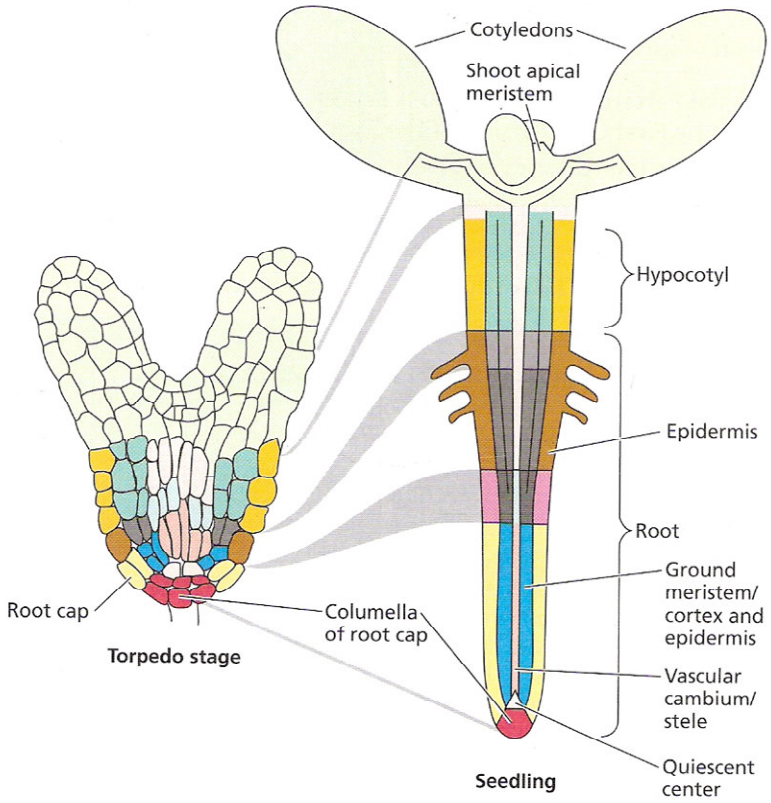

Figura 2 – Os padrões axial e radial de tecidos são estabelecidos durante a embriogênese (Taiz & Zeiger, 1998).

3. PADRÕES DE CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

a) Etapas do Crescimento e Desenvolvimento da Célula

Embora uma grande variedade de formas vegetais seja produzida pelo crescimento e desenvolvimento (existem cerca de 285 mil espécies diferentes), todas elas estão associadas a três simples eventos ao nível celular. O primeiro é a **divisão celular**, no qual uma célula madura se divide em duas células filhas que, em muitos casos, são diferentes uma da outra. O segundo evento é a **expansão celular**, no qual uma ou ambas células filhas aumentam de volume. O terceiro evento é a **diferenciação celular**, no qual a célula tendo alcançado o seu volume final, torna-se especializada para executar uma determinada função. As diferentes maneiras pelas quais as células se dividem, crescem e se especializam, produzem as diferentes espécies vegetais e os diferentes tipos de tecidos e órgãos na planta.

A divisão celular consiste de algumas etapas que constituem o **Ciclo Celular**. O ciclo celular consiste de uma série de eventos relacionados com o tempo de replicação do DNA em relação à divisão nuclear (Figura 3). As fases do ciclo são: mitose; período de crescimento da célula (G_1); período de replicação do DNA (S); segundo período de crescimento da célula, quando ela se prepara para a divisão (G_2); mitose.

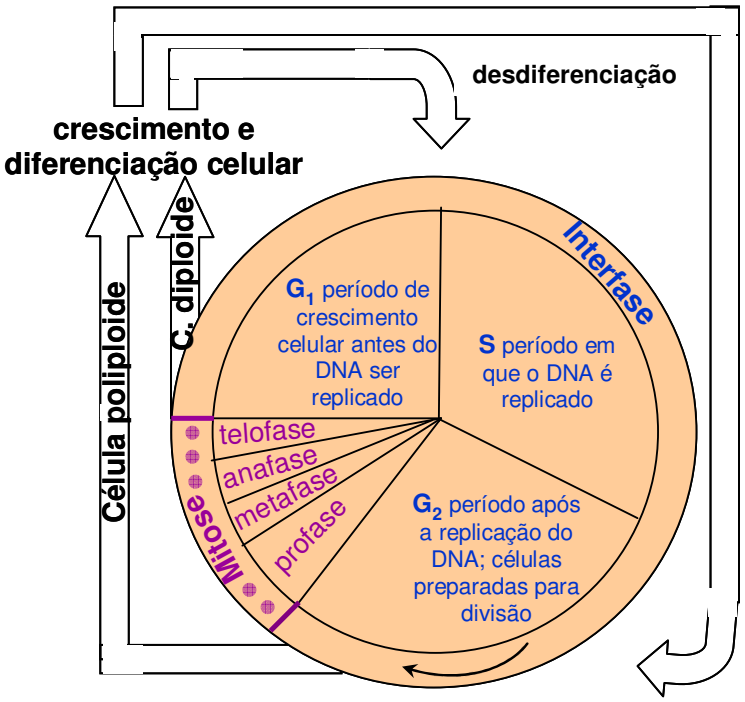

Figura 3 – Um diagrama geral do ciclo celular (Salisbury & Ross, 1991).

Após a mitose e a citocinese, uma das células filhas poderá não continuar no ciclo e, ao invés de se dividir, irá se expandir e se diferenciar. Como o diagrama ilustra, células diferenciadas de plantas podem algumas vezes entrar novamente no ciclo, um processo conhecido como desdiferenciação (já discutido anteriormente). Esta célula desdiferenciada ganha novamente a habilidade para se dividir, ou seja, ela se torna novamente uma célula meristemática.

A célula pode se dividir em diferentes planos. Este processo de divisão celular (citocinese) começa com a produção da placa celular, a qual surge pela fusão de centenas de vesículas, contendo polissacarídeos (como as pectinas e hemiceluloses), provenientes do complexo de Golgi. Estas vesículas se fundem nos dois lados da placa celular, liberando o seu conteúdo para formar a lamela média e parede primária e a junção das membranas das vesículas produzem as novas membranas das células filhas (Figura 4).

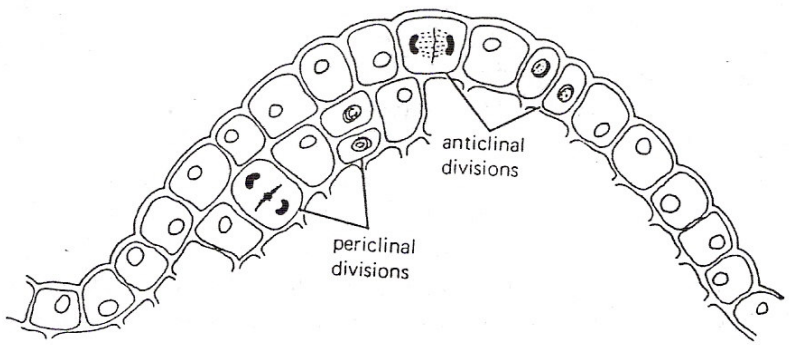

Figura 4 – Esquema mostrando as divisões periclinais e anticlinais no ápice da parte aérea (Salisbury & Ross, 1991).

Subseqüentemente, a formação da parede celular primária de cada célula filha ocorre, em parte, pela fusão de outras vesículas do complexo de Golgi, as quais contém outros

polissacarídeos (hemiceluloses). Os microtúbulos parecem guiar as vesículas para formar a placa celular durante a citocinese. Quando a nova parede (que se forma na placa celular) entre as células filhas está em um plano aproximadamente paralelo à superfície da planta, a divisão é dita **periclinal**. Alternativamente, se a nova parede é formada perpendicularmente à superfície, a divisão é **anticlinal** (Figura 4).

Não somente a direção da divisão celular é determinante para a formação das várias estruturas. A direção do crescimento celular á também crítico. O crescimento celular depende da absorção de água, como será mostrado posteriormente. Em órgãos com formatos alongados, como caules e raízes, o processo de crescimento ocorre principalmente em uma determinada direção. Neste caso, nos referimos ao **alongamento celular**. É claro, as novas células formadas pela divisão crescem normalmente nas três dimensões, porém nos caules e raízes o crescimento torna-se um "alongamento". Isto ocorre também nas folhas de gramineas.

Por que uma célula alonga principalmente em uma dimensão e não se expande igualmente em todas as direções? Como já vimos na unidade II, a parede primária de células em crescimento consiste de microfibrilas de celulose que formam uma matriz semicristalina com polissacarídeos não celulósicos (hemiceluloses) embebida em uma matriz de gel (pectinas) e algumas proteínas.

Se a orientação das novas microfibrilas é ao acaso, o crescimento tende a ser igual em todas as direções (como é o caso de frutos frescos e células do mesofilo esponjoso). Em muitos casos, no entanto, a orientação das microfibrilas não é completamente ao acaso, ocorrendo predominantemente ao longo de um eixo. O crescimento é, então, favorecido na direção perpendicular a este eixo, produzindo o alongamento de raízes, caules e pecíolos (Figura 5). Os microtúbulos parecem guiar o processo de deposição e orientação das microfibrilas de celulose.

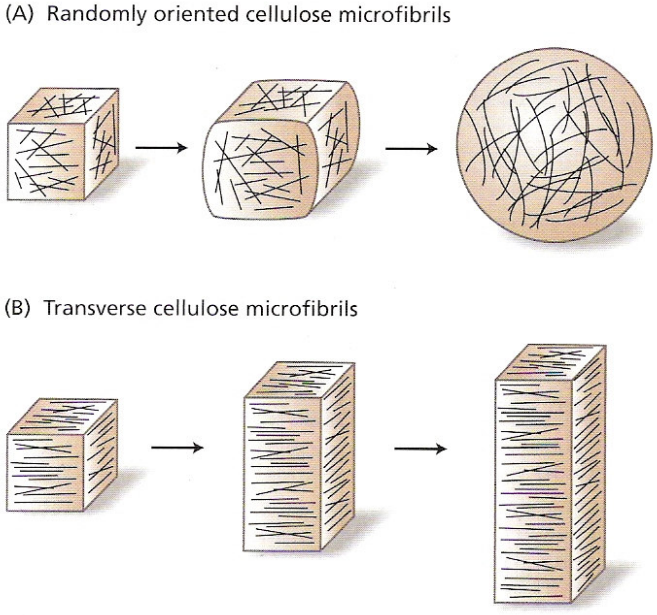

Figura 5 – A orientação das microfibrilas de celulose durante o alongamento celular. Quando a orientação é ao acaso (A) as células crescem igualmente em todas as direções. Quando as microfibrilas são orientadas transversalmente (B) o crescimento ocorre longitudinalmente (Taiz & Zeiger, 1998).

b) Aspectos Físicos do Crescimento Celular

Como a célula é a unidade básica da vida, pode-se dizer que o crescimento do organismo reflete o crescimento de suas células individuais. Assim, antes de entendermos como o organismo cresce torna-se necessário conhecermos como as células crescem. O crescimento como um aumento irreversível em tamanho (volume) ou em massa. Visto que a maioria do volume da célula é ocupado por água, pode-se admitir que para uma célula aumentar seu volume ela precisa absorver água. Caso uma célula não possa absorver água ela não poderá crescer. Por exemplo, se colocamos uma célula em uma solução isotônica ela não apresenta absorção líquida de água e não se expande. Como já mostramos em exercícios anteriores (unidade III), uma célula poderá aumentar seu volume se colocada em uma solução hipotônica ou em água pura (estas soluções apresentam potencial hídrico maior do que o da célula). Assim, nós podemos concluir que a força para a expansão celular é a absorção de água.

Como mostramos na unidade III a absorção de água pelas células ocorre por osmose. A maior concentração de solutos dentro da célula decresce o seu potencial osmótico e consequentemente o seu potencial hídrico, permitindo a entrada de água na célula. Nas nossas discussões sobre relações hídricas de células temos mostrado, também, que a entrada de água na célula produz uma pressão interna, conhecida como pressão ou potencial de turgescência (P ou Ψ_p), a qual expande o protoplasto contra a parede celular (Figura 6). Para resistir a tal pressão, a parede celular precisa ser rígida o que pode restringir o crescimento da célula. Nós podemos então admitir que para que ocorra o crescimento da célula, a rigidez da parede celular deve ser de alguma maneira modificada. Vale lembrar que as células em crescimento possuem apenas parede primária.

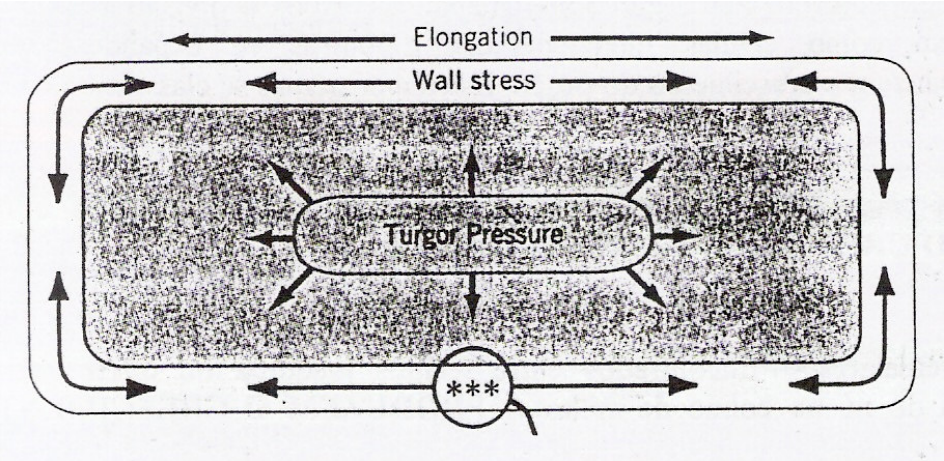

Figura 6 – Um modelo mecânico do crescimento da parede celular (Hopkins, 2000).

Visto que a expansão requer um aumento em volume, então, a expansão celular também requer um aumento na superfície da parede celular, ou seja, a extensão da parede (Figura 6). Os pesquisadores sabem que a extensão da parede é impulsionada pela pressão de turgescência e isto tem sido demonstrado empiricamente. Por exemplo, quando a pressão de turgescência é reduzida, a taxa de expansão celular também declina. Além disso, a extensão da parede e o crescimento celular não ocorrem em células com pressão de turgescência igual a

zero (plasmólise incipiente) ou menor que zero (plasmólise), mesmo que a célula permaneça metabolicamente ativa e que os estímulos de crescimento estejam presentes.

James Lockhart resumiu a interdependência entre a extensão da parede e a pressão de turgescência, com a seguinte equação:

$$dV/dt = m (P - Y)$$

Em que, dV/dt é a mudança de volume no tempo; m representa a extensibilidade da parede celular; P (ou Ψ_p) representa a pressão de turgescência e Y representa o valor de pressão de turgescência limite para que a parede se distenda.

Em resumo, a expansão celular segue as seguintes etapas:

- A entrada de água na célula provoca aumento no ψ_p;
- Quando o valor de ψ_p (P) é superior a Y, a parede celular se distende;
- Se a parede celular se distende, a célula aumenta de volume, o ψ_p diminui e, consequentemente, o seu ψ_w também diminui.
- Esta redução no potencial hídrico (ψ_w) permitirá nova entrada de água, e o ciclo continua, até a célula atingir o seu crescimento final.

c) Locais de Crescimento na Planta

O crescimento das plantas é concentrado em regiões de divisão celular conhecidas como MERISTEMAS. Praticamente, todas as divisões nucleares (mitoses) e todas as divisões celulares (citocineses) ocorrem nas regiões meristemáticas. Após a divisão celular algumas células permanecem como células meristemáticas e outras se expandem (zona de alongamento) e produzem o crescimento do órgão. Estes meristemas se classificam como:

- Meristemas Apicais – Encontrados nos ápices e ramificações (meristemas axilares e das raízes laterais) de caules e raízes – **PRODUZEM O CRESCIMENTO EM EXTENSÃO.**

- Meristemas Intercalares – Encontrados entre tecidos maduros ou diferenciados (por exemplo, acima do nó no colmo e na base da folha de milho) – **PRODUZEM O CRESCIMENTO EM EXTENSÃO.**

- Meristemas Laterais – Situados paralelamente ao eixo do órgão em que se encontram – **PRODUZEM O CRESCIMENTO EM DIÂMETRO.**

QUANTO À ORIGEM

- ✓ **Meristemas Primários** – Se desenvolvem de células embrionárias (Apicais). **PRODUZEM O CORPO PRIMÁRIO DAS PLANTAS (Tabela 1)**

- ✓ **Meristemas Secundários** – Se desenvolvem de células maduras diferenciadas, meristemas laterais – câmbio vascular e felogênio que **produzem o crescimento secundário ou em diâmetro**. E os meristemas intercalares, axilares e das raízes laterais. (Tabela 1)

Tabela 1 - Corpos primários e secundários de raízes e de caules, da superfície para o centro.

RAIZ		CAULE	
Primária	**Secundária**	**Primário**	**Secundário**
Epiderme	Periderme	Epiderme	Periderme
Córtex	Periciclo	Córtex	Córtex
Endoderme	Floema secundário	Cilindro Vascular, com floema e xilema primários	Floema Secundário
Periciclo	Câmbio vascular		Câmbio vascular
	Xilema secundário		Xilema secundário
Cilindro Vascular, com floema e xilema primários	Xilema primário no centro, às vezes não visível	Medula	Medula

PERIDERME = SÚBER (externa), FELOGÊNIO E FELODERMA (interna)

O Crescimento Secundário é característico de **DICOTILEDÔNEAS E GIMNOSPERMAS**

Certas **MONOCOTILEDÔNEAS (Palmae),** exibem considerável espessamento, resultante da atividade de um meristema lateral especial. Porém, estas plantas nunca alcançam o diâmetro de árvores **DICOTILEDÔNEAS** adultas.

d) Crescimento de órgãos da Planta.

Raízes

Na maioria das espécies, a germinação da semente termina com a emergência da radícula através do tegumento da semente. Após a emergência, o crescimento de raízes primárias de plântulas depende da atividade dos meristemas apicais. Na região apical das raízes é possível observar três regiões distintas (Figura 7): a zona meristemática, a zona de alongamento e a zona de maturação.

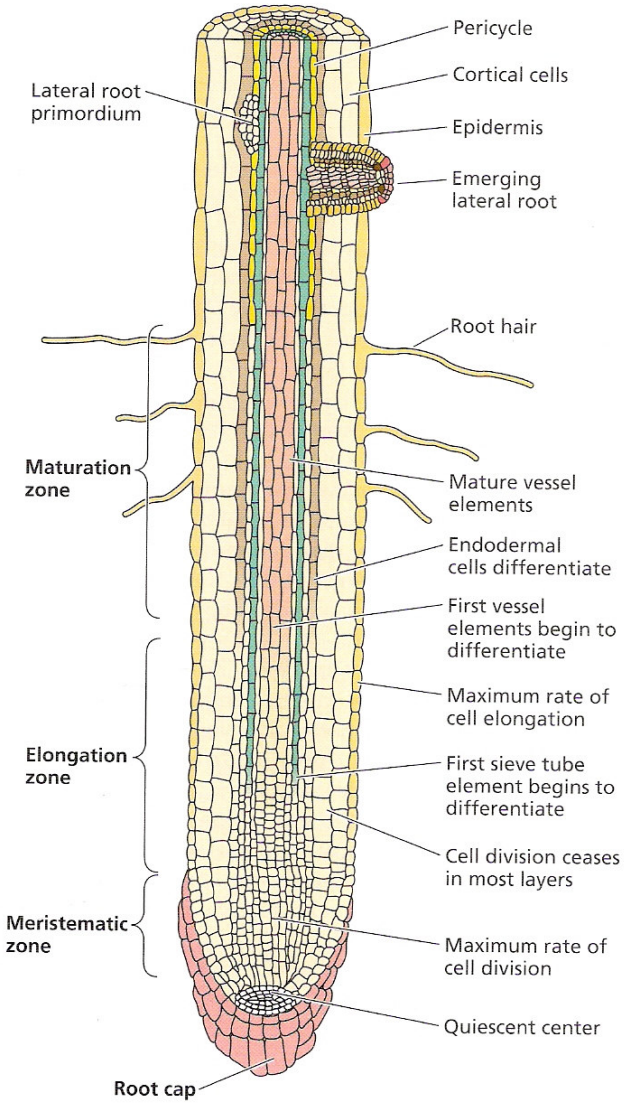

Figura 7 – Diagrama de uma raiz primária mostrando a coifa, zona meristemática, zona de alongamento, zona de maturação e o aparecimento de raízes laterais (Taiz & Zeiger, 1998).

Abaixo da zona meristemática encontra-se uma região conhecida como coifa, a qual protege o meristema e parece ser fundamental na percepção da gravidade (gravitropismo). Na coifa ocorre a produção de mucilagem que parece evitar a dessecação do ápice radicular. Na zona meristemática propriamente dita, encontra-se um centro quiescente (local de pouca divisão celular) logo acima da coifa. Mais acima do centro quiescente tem outra região de rápida divisão celular. As células produzidas pela divisão neste meristema desenvolvem-se em epiderme, córtex, endoderme, periciclo, floema e xilema (corpo primário).

Na região de alongamento ocorre a formação da endoderme, com as estrias de Caspary. Em seção transversal observa-se que a endoderme divide a raiz em duas partes: o córtex para fora e o cilindro central para dentro. O cilindro central contém os tecidos vasculares: floema (transporta metabólitos da parte aérea para as raízes) e xilema (transporta água e solutos para a parte aérea). É interessante notar que o floema se desenvolve antes do xilema, o que pode ser fundamental para "alimentar" o ápice, favorecendo o crescimento da raiz.

Os pêlos radiculares, que são extensões das células da epiderme da raiz, aparecem na zona de maturação, e aumentam grandemente a superfície para absorção de água e nutrientes.

É, também, na zona de maturação que o xilema apresenta-se mais desenvolvido, com capacidade para transportar quantidades substanciais de água e de solutos para a parte aérea.

O desenvolvimento do sistema radicular também depende da formação de raízes laterais. Estas raízes laterais aparecem, geralmente, a partir de uma certa distância do ápice da raiz principal, variando de alguns milímetros até poucos centímetros (Figura 7). Elas se originam no periciclo e crescem atravessando o córtex e a epiderme. A expansão das raízes laterais depende da atividade de um meristema apical semelhante aos observados nas demais raízes.

Além da atividade do meristema apical, o desenvolvimento do sistema radicular de gimnospermas e de dicotiledôneas depende, também, da atividade de meristemas laterais. Estes meristemas são o câmbio vascular e o felogênio, os quais vão produzir o crescimento em diâmetro das raízes. A tabela 1 mostra as diferenças entre raízes com crescimento primário e com crescimento secundário. Muitas monocotiledôneas não formam câmbio vascular, e o pequeno crescimento radial de sua raízes deve-se ao aumento em diâmetro de células não meristemáticas.

Caules

O meristema apical da parte aérea forma-se no embrião e é responsável pela formação de novas folhas, ramos e partes florais. A estrutura básica do ápice da parte aérea é similar na maioria das plantas superiores, tanto nas Angiospermas como nas Gimnospermas (Figura 8).

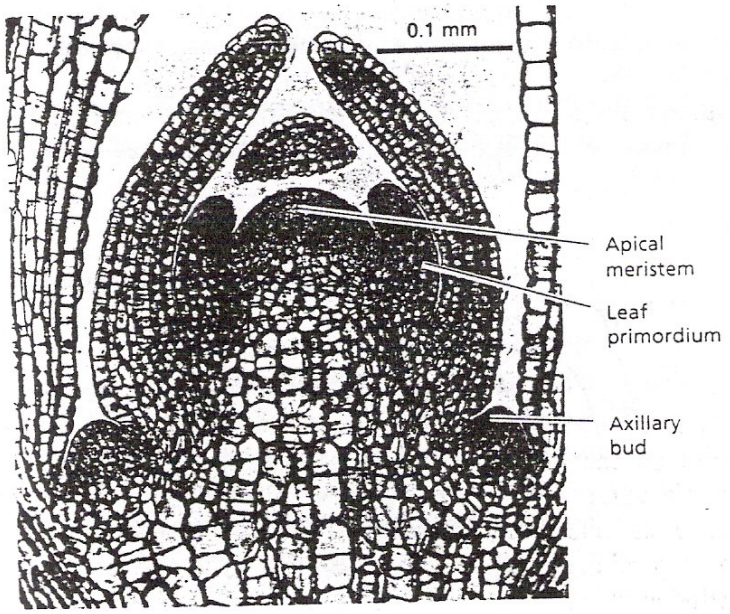

Figura 8 – Seção longitudinal de um ápice da parte aérea (Taiz & Zeiger, 1998).

Em caules em crescimento, a região de divisão celular é mais afastada do ápice do que nas raízes. Em muitas gimnospermas e em dicotiledôneas, algumas células se dividem e se alongam alguns centímetros abaixo do ápice.

Em gramineas, a atividade meristemática fica restrita à região na base de cada entrenó, justamente acima do nó. Esta região meristemática é conhecida como meristema intercalar.

Cada entrenó consiste de células maduras na sua parte superior e de células jovens próximas da base, derivadas do meristema intercalar.

De forma semelhante às raízes, os caules de muitas plantas (principalmente árvores e arbustos de gimnospermas e de dicotiledôneas) apresentam crescimento em diâmetro devido à ação dos meristemas laterais. Os corpos primário e secundário de caules são mostrados na tabela 1.

Folhas

O primeiro passo no desenvolvimento de folhas de gimnospermas e de angiospermas consiste, usualmente, da divisão de uma das três camadas externas de células próximas à superfície do ápice caulinar (Figura 8). Divisões periclinais, seguidas do crescimento das células filhas, produzem uma protuberância que é o primórdio foliar, enquanto que as divisões anticlinais aumenta a área superficial do primórdio (ver Figura 4). A forma do primórdio foliar é produzida pela magnitude e direção de suas divisões e expansões celulares. Em geral, o primórdio aparece longo e fino quando a maioria das divisões é periclinal (Figura 8). Quando a maioria das divisões é anticlinal, o órgão jovem é curto e largo.

O primórdio foliar não se desenvolve ao acaso em torno do ápice da parte aérea. Na realidade, cada espécie apresenta uma arranjo típico de suas folhas em torno dos ramos, ou filotaxia, podendo as folhas serem distribuídas de forma oposta, alternada, etc.

O subseqüente desenvolvimento da folha é altamente variável, como mostrado pela grande variedade de formas de folhas encontradas nas plantas. A expansão inicial do primórdio ocorre por divisões periclinais e anticlinais. Posteriormente, quando a folha atinge alguns milímetros de comprimento, a atividade de meristemas especiais determina o crescimento e a forma final da folha.

Em gramíneas, um meristema localizado na base da folha (que é um tipo de meristema intercalar) vai produzindo novas células que se alongam e produzem as folhas lanceoladas características destas espécies (Figura 9).

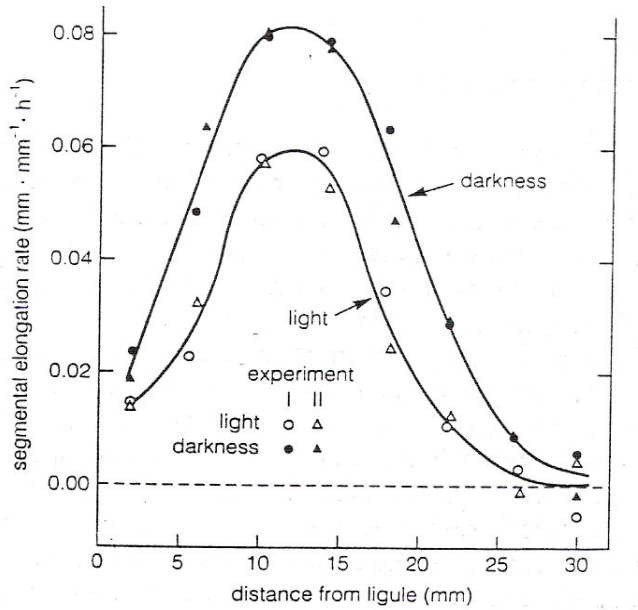

Figura 9 – Distribuição do crescimento em folha de graminea. Observe que a taxa de alongamento é maior próximo da base do limbo foliar, cerca de 10 a 15 mm distante da lígula (Salisbury & Ross, 1991)

OBS: Lígula: apêndice membranáceo ou piloso localizado entre o limbo e a bainha, nas folhas das gramíneas.

Nestas folhas, a parte mais velha fica no ápice e a parte mais jovem na base, ou seja, próximo ao meristema. Esse meristema permanece potencialmente ativo por longos períodos, mesmo após a maturação da folha. Ele pode ser estimulado pela desfolhação causada pelo animais ou por máquinas cortadeiras. A distribuição do crescimento em folhas de gramíneas é mostrada na figura 9.

OBS: A lígula (ligule), referida na figura 9, é uma estreita porção que separa o limbo da bainha de folhas de gramíneas.

Em folhas de dicotiledôneas, o processo de divisão celular é paralisado bem antes da folha atingir o seu completo crescimento, freqüentemente quando ela está com metade ou menos do seu tamanho final. Por exemplo, em folhas primárias de feijão, a divisão celular se completa quando a folha tem alcançado menos de um quinto de sua área final, indicando que 80% da expansão foliar é causada somente pelo crescimento de células previamente formadas. Este crescimento ocorre em toda a área da folha, porém de maneira não uniforme. Isto também é verificado em muitas outras dicotiledôneas.

Em geral, as células em folhas jovens são relativamente compactas. Quando a folha se expande, as células do mesofilo param de crescer antes das células da epiderme. O crescimento posterior das células da epiderme provoca a separação das células do mesofilo, produzindo um grande volume de espaços intercelulares nos tecidos fotossintéticos.

Flores, Sementes e Frutos.

O crescimento de flores, de sementes e de frutos será estudado na Unidade XII. O crescimento de plântulas durante o processo de germinação será estudado na Unidade XIII.

e) Algumas Características do Crescimento da Planta

Algumas estruturas das plantas apresentam crescimento determinado e outras apresentam crescimento indeterminado. As estruturas determinadas crescem até certo tamanho e então param de crescer. Eventualmente sofrem senescência e morte. Folhas, flores e frutos são bons exemplos de estruturas de crescimento determinado. Por outro lado, os caules e as raízes são estruturas de crescimento indeterminado. Estas estruturas crescem pelas atividades dos meristemas apicais, que são persistentes.

Embora um meristema indeterminado possa morrer, ele é potencialmente imortal. Porém, a morte é o destino final das estruturas determinadas. Quando uma estrutura indeterminada passa da fase vegetativa para a reprodutiva, ela torna-se determinada.

Os tipos de crescimento determinado e indeterminado também são aplicados às plantas inteiras. Neste caso, são aplicados outros termos: Espécies monocárpicas florescem somente uma vez e morrem; Espécies policárpicas florescem mais de uma vez antes de morrer.

A maioria das espécies monocárpicas apresentam ciclos de vida relativamente curtos (são anuais ou bianuais). No final do ciclo elas florescem, produzem sementes para a sua

perpetuação e, em seguida, senescem (Ex: milho). No entanto, plantas da espécie *Agave americana* podem existir por uma década ou mais antes de florescer uma vez e morrer. Este tipo de espécie monocárpica é conhecido como perene, pois ela vive por mais de duas estações de crescimento. A *Agave americana* e muitos bambus (gênero *Bambusa* e outros), os quais vivem mais de meio século antes de florescer e senescer, são excelentes exemplos de hábito de crescimento monocárpico.

As espécies policárpicas, perenes por definição, não convertem todos os seus meristemas vegetativos em estruturas reprodutivas de crescimento determinado. Algumas espécies perenes (arbustos e árvores) podem utilizar apenas as gemas axilares para a formação de flores, mantendo a gema terminal vegetativa. Alternativamente, a gema terminal pode florescer enquanto as axilares permanecem vegetativas. Nos primeiros anos de vida, estas espécies permanecem no estádio juvenil (JUVENILIDADE) e tornam-se reprodutivas somente após atingir uma certa idade (a duração da fase juvenil varia de acordo com a espécie). Muitos são os exemplos de arbustos e árvores com esse tipo de crescimento (acerola, cajueiro, mangueira, juazeiro, ipê, pau-d'arco, etc.).

Muitas espécies que vivem em climas frios (regiões de clima temperados) ou secos (cerrado brasileiro e caatinga nordestina) perdem a sua folhagem durante a estação desfavorável ao crescimento, porém mantém gemas dormentes que se desenvolverão na estação favorável. Algumas dicotiledôneas herbáceas (perenes) perdem toda a sua parte aérea durante a estação desfavorável ao crescimento (seca ou frio). Estas espécies, no entanto, formam bulbos, tubérculos ou rizomas, os quais permanecem dormentes no solo durante a estação seca (ou fria). As reservas contidas nestes órgãos serão utilizadas para produzir uma nova parte aérea quando as condições forem favoráveis ao crescimento.

É interessante notar, que algumas espécies anuais, como o feijão-de-corda (*Vigna unguiculata*), podem continuar crescendo vegetativamente, mesmo após o florescimento. Neste caso, é comum se referir a esta espécie como de **crescimento indeterminado**. De modo contrário, as plantas de **crescimento determinado** produzem um certo número de folhas, florescem e, então, morrem. Um exemplo típico é o milho (*Zea mays* L.).

4. ANÁLISE CINÉTICA DO CRESCIMENTO

Muitos pesquisadores têm plotado o tamanho ou a massa de um organismo em função do tempo, produzindo uma curva de crescimento. Freqüentemente, a curva pode ser obtida com uma simples função matemática, tais como uma linha reta ou uma curva simples, tipo sigmóide. Embora os processos físicos e metabólicos que produzem o crescimento sejam bastante complexos para serem explicados em um simples modelo, as curvas simples são úteis na interpolação dos dados experimentais. Em adição, as equações ajustadas podem ser utilizadas para separar os efeitos de tratamentos (como regime de irrigação ou aplicação de um regulador de crescimento) sobre o crescimento de plantas ou de parte delas (órgãos).

Uma idealizada curva de crescimento sigmóide exibida por inúmeras espécies anuais e partes individuais de plantas anuais e perenes é ilustrada para milho na figura 10A. A curva mostra o crescimento acumulado como uma função do tempo. Nesta curva, três fases podem usualmente ser detectadas: uma fase logarítmica, uma fase linear e uma fase de senescência.

Na fase logarítmica, o tamanho (V) aumenta exponencialmente com o tempo (t). Isto significa que a taxa de crescimento (dV/dt) é lenta inicialmente, porém aumenta continuamente. A taxa é proporcional ao tamanho do organismo; quanto maior o organismo,

mais rapidamente ele cresce. A fase de crescimento logarítmica é também exibida por uma simples célula, tal como a célula gigante da alga *Nitella*, e por populações de organismos unicelulares, tais como bactérias, nas quais cada produto da divisão é capaz de crescer e dividir.

Na fase linear, o aumento em tamanho continua constante, usualmente em taxa máxima por algum tempo. A taxa de crescimento constante é indicada pela curvatura constante na reta das figuras 10A e 11A (crescimento absoluto), e pela parte horizontal das figuras 10B e 11B (taxa de crescimento). Não é muito claro por que a taxa de crescimento nesta fase é constante e não proporcional ao incremento no tamanho do organismo. No entanto, quando se analisa um simples caule não ramificado, esta fase linear pode representar a atividade constante do seu meristema apical.

A fase de senescência é caracterizada pela queda na taxa de crescimento e ocorre quando a planta ou órgão alcança a maturidade e se torna senescente (Figura 10).

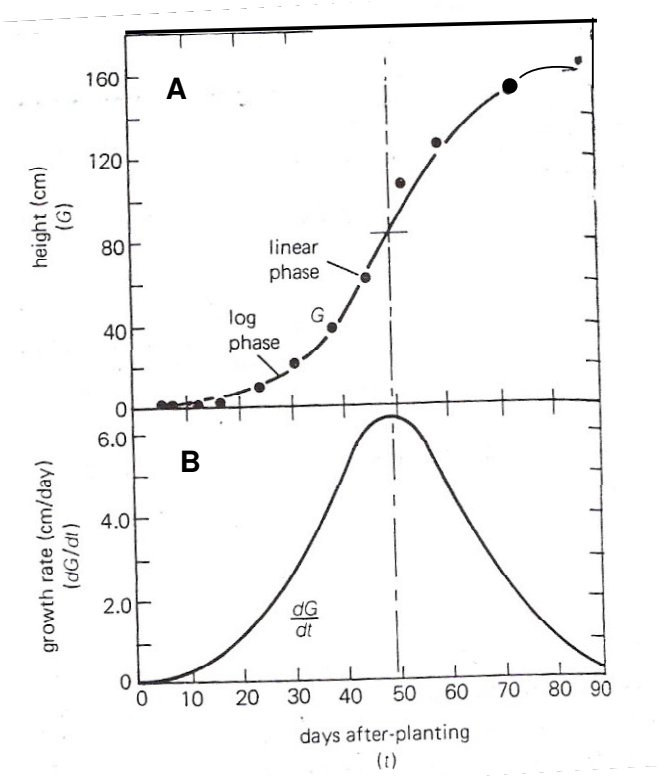

Figura 10 – Uma curva de crescimento sigmóide (A) e outra curva mostrando a taxa de crescimento (B) de plantas de milho (Salisbury & Ross, 1991).

Embora as curvas mostradas na figura 10 sejam representativas de muitas espécies, pode-se observar curvas de crescimento com comportamento diferente em outras espécies e órgãos. Na figura 10A observa-se que a fase linear é dificilmente detectável (estreita), assim as fases logarítmica e de senescência são quase contínuas. Em muitos outros casos, a fase linear é maior e mais facilmente observável. Por exemplo, um cultivar de ervilha (Swartbekkie pea) é um caso extremo em que o crescimento foi constante durante cerca de dois meses (Figura 11A e 11B). A fase de senescência nesse cultivar foi observada posteriormente. Um outro cultivar de ervilha (Alaska pea) mostrou uma curva mais sigmóide

(Figura 11A e 11B), porém a curva de taxa de crescimento apresentou um patamar mais achatado, devido à maior duração da fase linear.

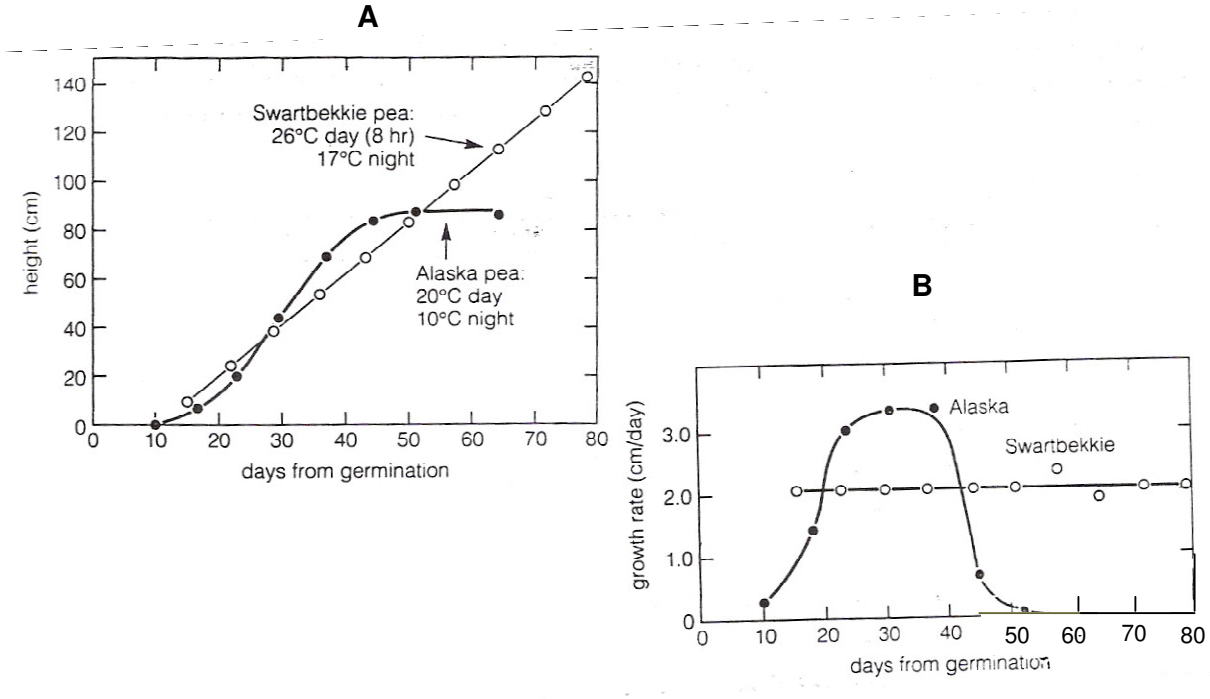

Figura 11 – Curvas de crescimento obtidas com duas variedades de ervilha (Salisbury & Ross, 1991).

Poucos dados são disponíveis para o crescimento em altura de espécies perenes, especialmente de árvores, porém, curvas sigmóides podem ser produzidas, usualmente com extensas porções horizontais (paralisação no crescimento) causadas por períodos de frio ou de seca. Para determinadas estações de crescimento, dados para crescimento da parte aérea de árvores são prontamente disponíveis, e curvas sigmóides modificadas têm sido obtidas (Figura 12). O Crescimento lateral ou em diâmetro do caule de árvores pode também ser observado, graças à atividade dos meristemas secundários. Este tipo de crescimento também é maior nos períodos em que a água e demais condições ambientais são favoráveis ao crescimento.

A curva de crescimento de frutos de maçã, pêra, morango, pepino, banana, tomate, laranja, abacate, melão e abacaxi são tipicamente sigmóides. Outros frutos, tais como uva, figo, oliva, groselha, e os frutos simples com caroço (cereja, damasco, pêssego, ameixa) apresentam uma interessante curva dupla sigmóide, na qual a primeira fase de crescimento lento é seguida por uma fase logarítmica, produzindo uma segunda parte sigmóide da curva (Estas curvas serão apresentadas na UNIDADE XII).

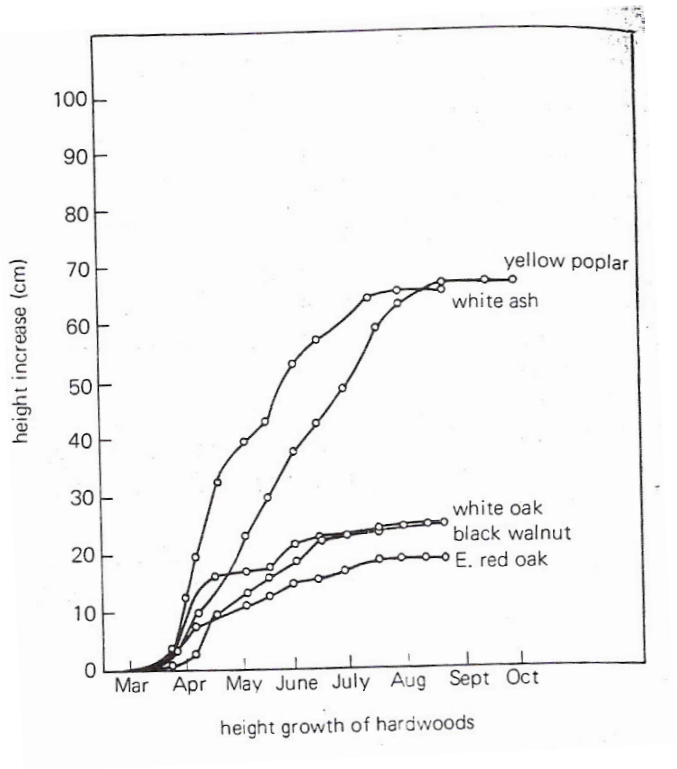

Figura 12 – Curvas de crescimento de algumas espécies arbóreas durante uma estação de crescimento (Salisbury & Ross, 1991).

5. CONTROLE DO CRESCIMENTO E DO DESENVOLVIMENTO

O crescimento e o desenvolvimento ordenados de um organismo multicelular requerem uma coordenação, a qual apresenta controles intrínsecos e extrínsecos. O controle intrínseco opera tanto no nível intracelular como no nível intercelular. Tipicamente, o controle intracelular envolve MUDANÇAS NA EXPRESSÃO GÊNICA que influenciam as atividades celulares, alterando os tipos de proteínas feitas pelas células. O controle intercelular está associado aos HORMÔNIOS e seus papéis na coordenação da atividade de grupos de células. Os controles extracelulares são extrínsecos, isto é, eles se originam de fatores externos ao organismos, principalmente de FATORES AMBIENTAIS. Estes três tipos de controle interagem de várias maneiras para determinar o desenvolvimento global da planta.

a) Controle Genético do Desenvolvimento

A totipotência de células de plantas, definida anteriormente, indica que toda a informação genética requerida para o desenvolvimento de uma planta está contida dentro do núcleo de cada célula, mesmo que esta seja altamente diferenciada (exceções são as células condutoras do floema que não possuem núcleo e as células mortas da planta). Em outras palavras, as células não perdem genes, embora muitos deles não sejam expressos ou estejam "desligados" nas células diferenciadas. O desenvolvimento ordenado de uma planta requer

uma seqüência programada de ativação gênica de modo a se obter os produtos gênicos necessários, isto é, as proteínas, em tempo apropriado. A célula deve também ter a capacidade para responder a estes produtos gênicos. Os estudos utilizando técnicas modernas de biologia molecular têm apresentado evidências de que a expressão gênica é um dos principais fatores na regulação do desenvolvimento em nível intracelular.

A expressão gênica em organismos eucariotos pode ser convenientemente dividida em cinco estágios principais: ativação gênica; transcrição (síntese de mRNA); processamento do RNA; tradução (síntese de proteínas); e processamento das proteínas. Alguns destes processos genéticos básicos são apresentados na figura 13. Estas etapas são requeridas para o sucesso na expressão gênica e cada etapa representa um ponto potencial no qual a expressão do gen pode ser regulada durante o desenvolvimento. Existem evidências para transcrição diferencial bem como para o controle da tradução e do processamento pós-traducional de proteínas durante o desenvolvimento da planta. Alguns exemplos poderão ser apresentados nas próximas unidades.

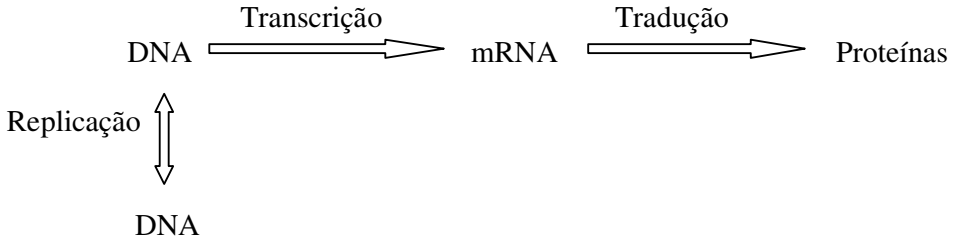

Figura 13 – Os processos genéticos básicos (Alberts, 1994)

b) Regulação Hormonal do Desenvolvimento

A forma e a função de um organismo multicelular depende, em grande parte, da eficiente comunicação entre o vasto número de suas células constituintes. Em plantas superiores, regulação e coordenação do metabolismo, do crescimento e da morfogênese dependem, freqüentemente, de sinais químicos enviados de uma parte da planta para outra ou de uma célula para outra.

O desenvolvimento da planta é regulado por cinco principais classes de hormônios: **Auxinas, Giberelinas, Citocininas, Etileno e Ácido Abscísico**. Além destas classes, existem agora evidências de que esteróides estão envolvidos em mudanças morfológicas induzidas pela luz e que uma variedade de outras moléculas estão envolvidas na sinalização celular, tais como ácido jasmônico e ácido salicílico, os quais parecem executar papéis na resistência a patógenos e na defesa contra herbívoros.

Os hormônios são mensageiros químicos que atuam em resposta a um sinal. Este SINAL pode ser alguma mudança no ambiente (alteração na umidade do solo, na temperatura do ar, na concentração de íons, respostas à luz, etc.) ou no desenvolvimento da planta (germinação ou dormência, passagem do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo, formação de sementes e frutos, senescência, queda de folhas, amadurecimento de frutos, etc.).

Estes sinais podem induzir a produção de hormônios em determinados locais da planta. Moléculas receptoras específicas correspondentes para cada um dos hormônios de planta, estão presentes nas células alvo (onde o hormônio vai atuar) e, a ligação hormônio-receptor parece desencadear as respostas.

Dentre as classes de hormônios conhecidas, algumas promovem enquanto outras inibem vários aspectos do desenvolvimento da planta, podendo as mesmas atuar sozinhas ou em conjunto (balanço hormonal). Os detalhes das principais classes de hormônios e suas ações no desenvolvimento da planta serão discutidos na Unidade IX.

c) Regulação Ambiental do Desenvolvimento

Uma variedade de estímulos externos ou ambientais pode estar envolvida na regulação do desenvolvimento da planta. A maioria dos estímulos ambientais são parâmetros físicos. Luz, temperatura e gravidade apresentam os efeitos mais óbvios e dramáticos. Outros fatores ambientais, tais como umidade do solo, umidade do ar e nutrição mineral também influenciam o desenvolvimento em muitos casos. Algumas evidências recentes têm indicado que uma variedade de poluentes do ar e da água podem, também, modificar o padrão de desenvolvimento vegetal.

Visto que os sinais do ambiente se originam no meio externo, as plantas devem possuir alguns meios para perceber e converter (ou traduzir) a informação contida em tais sinais em alguma mudança metabólica ou bioquímica. O entendimento da natureza da percepção do sinal é uma das primeiras etapas no entendimento das cadeias de eventos que levam à resposta final. Atualmente, muitas evidências indicam que a maioria dos estímulos ambientais, se não todos, agem, pelo menos em parte, modificando a atividade hormonal e, ou a expressão gênica (ver exemplo abaixo). Os estímulos ambientais (luz, redução na umidade do solo, temperatura, etc.) provocam aumento nos níveis de determinados hormônios (como ácido abscísico, giberelinas, etc.), os quais podem alterar a expressão de genes específicos para uma determinada resposta final. Esta resposta final pode representar uma adaptação ao ambiente (por exemplo, se ocorrer redução no teor de água no solo, a planta fecha os estômatos para reduzir as perdas de água pela transpiração).

Em resumo podemos ter:

Estímulo ambiental $\Rightarrow$ $\uparrow$Hormônio $\Rightarrow$ Alteração na expressão gênica $\Rightarrow$ Resposta Final

Alguns exemplos envolvendo alterações no ambiente e na atividade de hormônios de plantas poderão ser focalizados nas próximas unidades.

ESTUDO DIRIGIDO Nº 07

ASSUNTO: DESENVOLVIMENTO (CRESCIMENTO, DIFERENCIAÇÃO E MORFOGÊNESE)

1. O que você entende por crescimento, diferenciação e morfogênese?

2. O que você entende por desenvolvimento e o que significa desenvolvimento vegetativo e desenvolvimento reprodutivo?

3. Como podemos avaliar (medir) o crescimento vegetal?

4. Quais são as etapas no crescimento e desenvolvimento de uma célula vegetal?

5. Explique, em termos físicos, o processo de expansão celular.

6. Quais são os locais de crescimento nas plantas? Explique, resumidamente, como ocorre o crescimento de raízes, caules e folhas.

7. Caracterize as fases da grande curva de crescimento de um organismo.

8. Comente sobre a interação "genética x hormônios x ambiente" no controle do desenvolvimento vegetal.

BIBLIOGRAFIA

ALBERTS, B. **Molecular Biology of the Cell**. 3rd ed. New York: Garland Publishing, 1994, 1294p.

FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal, volumes 1. e 2.** 2nd ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology**. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology**. 4th ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology**. 1st ed. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1991, 559p.