

UNIDADE I: CÉLULAS VEGETAIS

1. Introdução
2. A vida vegetal: princípios unificadores
3. Uma visão geral da estrutura vegetal
4. Organelas da célula vegetal
5. O sistema de endomembranas
6. Organelas de divisão independente, derivadas do sistema de endomembranas
7. Organelas semiautônomas de divisão independente
8. O citoesqueleto vegetal
9. Regulação do ciclo celular
10. Plasmodesmas

Introdução

A **fisiologia vegetal** é o estudo dos processos vegetais, como as plantas funcionam à medida que interagem com seus ambientes físicos (abióticos) e vivos (bióticos).

Embora esta disciplina enfatize as funções fisiológicas e bioquímicas dos vegetais, é importante compreender que todas estas funções dependem de suas estruturas.

Em qualquer nível, a estrutura e a função representam diferentes planos de referência de uma unidade biológica.

A vida vegetal: princípios unificadores

Existem cerca de 700 espécies de **gimnospermas** e 250.000 de **angiospermas**, as quais têm uma grande diversidade de **forma, tamanho, ciclo de vida e habitat**.

❖ Tamanho:

- *Sequoia sempervirens* (**conífera**) e *Eucalyptus jacksonii* (**angiosperma**) com 15-20 metros de diâmetro e 100-115 metros de altura;
- Família *Lemnaceae* (**monocotiledônea**) têm tamanho entre 1-3 milímetros.

❖ Ciclo de vida:

- *Pinus longaeva* (**conífera**) com 4.900 anos e *Larrea divaricata* (**angiosperma**) com 12.000 anos, que ainda estão vivas;
- *Arabidopsis thaliana* (**dicotiledônea**) com ciclo de 4 semanas.

❖ Habitat:

- Regiões áridas ou semiáridas: mandacará, xiquexique e macambira encontrados na caatinga nordestina, cactus “saguaro” e o arbusto *Larrea divaricata* do deserto de sonora;
- Plantas aquáticas: aguapé e a *Victoria regia*.

Todas os vegetais, independentemente das suas adaptações específicas, executam processos similares e estão pautados no mesmo plano arquitetural, que são comuns a todas elas:

- 1. As plantas verdes, como produtoras primárias, são coletoras de energia solar;**
- 2. Apesar de imóveis, crescem à procura de luz, água e sais minerais;**
- 3. As plantas terrestres são estruturalmente reforçadas para suportar a sua massa, visto que crescem contra a força da gravidade, à procura de luz;**
- 4. Como perdem água continuamente pela transpiração, elas desenvolveram mecanismos que evitam a dessecação dos tecidos;**
- 5. Possuem mecanismos que garantem o transporte de água e sais minerais para os tecidos fotossintetizantes e o transporte de fotoassimilados para os locais onde não ocorre a fotossíntese ou esta é insuficiente para o funcionamento do tecido em questão.**

Uma visão geral da estrutura vegetal

Apesar de sua aparente diversidade, o corpo de todas as espermatófitas (**gimnospermas e angiospermas**) apresenta o mesmo plano básico.

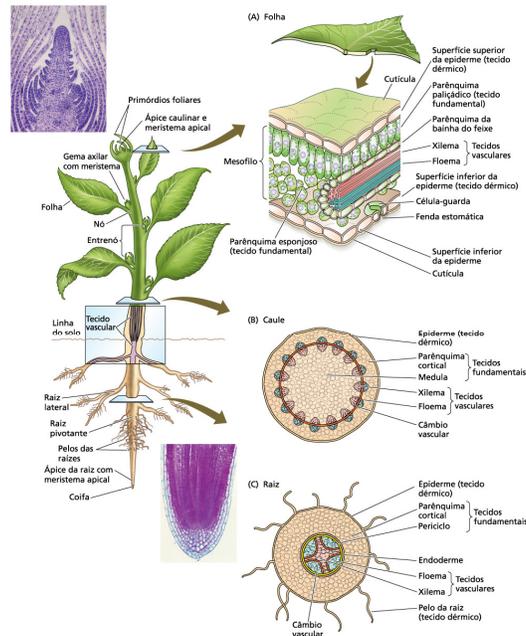


FIGURA 1.1 Representação esquemática do corpo de uma dicotiledônea típica. Seções transversais de (A) folha, (B) caule e (C) raiz são também apresentadas. Os detalhes mostram seções longitudinais do ápice da parte aérea e do ápice da raiz de linho (*Linum usitatissimum*), incluindo os meristemas apicais (fotografias: superior, © Jubal Hershaw/Shutterstock; inferior, © Visuals Unlimited/Alamy).

As células vegetais são delimitadas por paredes celulares rígidas.

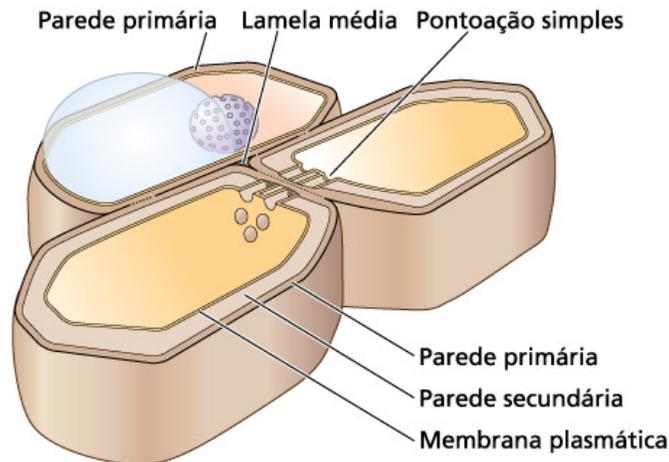


FIGURA 1.2 Representação esquemática das paredes celulares primárias e secundárias e sua relação com o restante da célula.

As novas células são produzidas por tecidos em divisão celular denominados meristemas

- ❖ **Meristemas primários** - são formados durante a embriogênese:
 - **Meristema apical do caule (MAC)** - crescimento em extensão (crescimento primário);
 - **Meristema apical da raiz (MAR)** - crescimento em extensão (crescimento primário).
- ❖ **Meristemas secundários** - são formados após a germinação (**desenvolvimento pós-embriônico**):
 - **Meristemas axilares** - crescimento em extensão (crescimento primário);

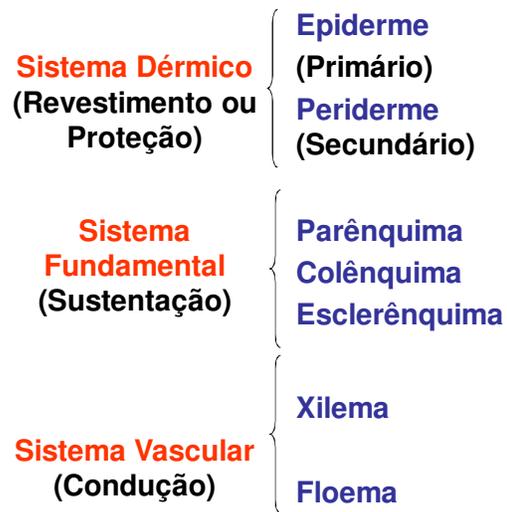
 - **Meristemas de raízes laterais (periciclo)** - crescimento em extensão (crescimento primário);

 - **Meristemas intercalares** - crescimento em extensão (crescimento primário);

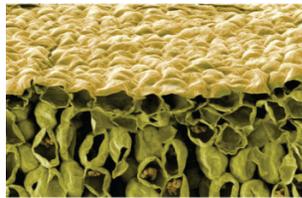
 - ✓ **Câmbio vascular (meristema lateral)** - crescimento em diâmetro (**crescimento secundário**);

 - ✓ **Felogênio (meristema lateral)** - crescimento em diâmetro (**crescimento secundário**).

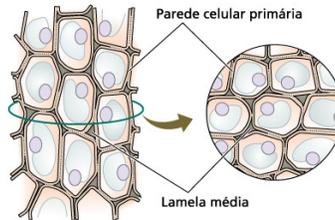
O corpo da planta é formado por três sistemas de tecidos principais



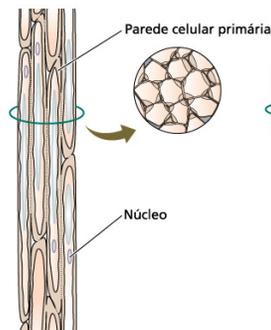
(A) Tecido dérmico: células da epiderme



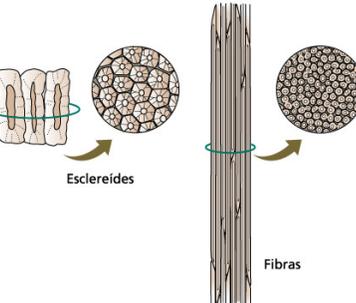
(B) Tecido fundamental: células do parênquima



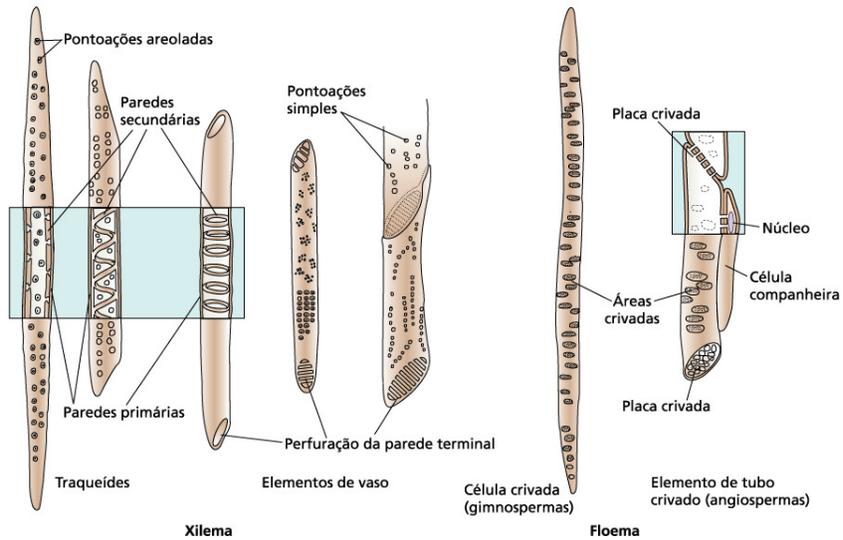
(C) Tecido fundamental: células do colênquima



(D) Tecido fundamental: células do esclerênquima



(E) Tecido vascular: xilema e floema



SUMÁRIO DOS TECIDOS E TIPOS DE CÉLULAS

TECIDOS

TIPOS CELULARES

EPIDERME

-**Células parenquimatosas em geral** (incluindo células guarda, acúleos, tricomas, pelos absorventes, etc.)

-**Células esclerenquimatosas**

PERIDERME

-**Células parenquimatosas em geral**

-**Células esclerenquimatosas**

PARÊNQUIMA

- **Células parenquimatosas** (metabolicamente ativas com parede primária fina, presente em todos os órgãos da planta)

TECIDOS

COLÊNQUIMA

TIPOS CELULARES

- **Células colenquimatosas** (células vivas, alongadas e extensíveis com parede primária espessa funcionam como suporte estrutural em plantas em crescimento)

ESCLERÊNQUIMA

- **Células esclerenquimatosas, fibras e esclereídeos** (com parede secundária espessa e são mortas na maturidade atuam como suporte mecânico, armazenamento e proteção)

XILEMA

- **Elementos dos vasos**
- **Traqueídes**
- **Células parenquimatosas e fibras**

FLOEMA

- **Elementos do tubo crivado ou células crivadas**
- **Células companheiras ou albuminosas**
- **Células parenquimatosas e fibras**

Organelas da célula vegetal

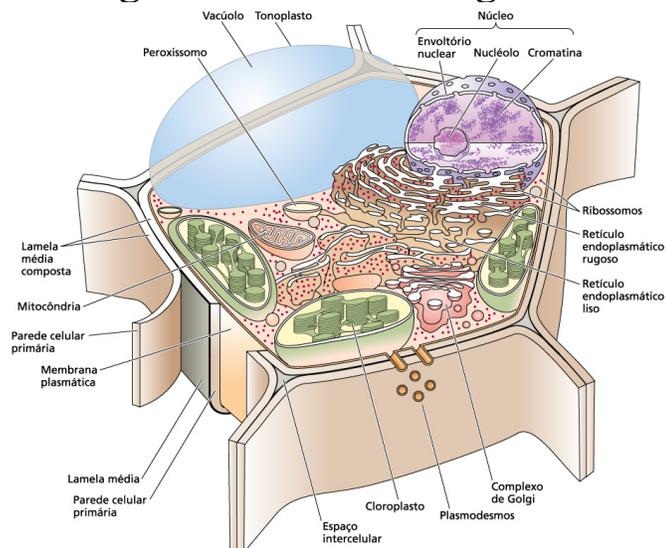


FIGURA 1.4 Diagrama de uma célula vegetal. Vários compartimentos intracelulares são delimitados por suas respectivas membranas, como o tonoplasto, o envoltório nuclear e as membranas das demais organelas. As duas paredes celulares primárias adjacentes, juntamente com a lamela média, formam uma estrutura complexa, denominada lamela média composta.

As organelas estão distribuídas em três categorias principais, com base no modo pelo qual elas se originam:

1. **O sistema de endomembranas: o retículo endoplasmático, o envoltório nuclear, o complexo de Golgi, o vacúolo, os endossomos e a membrana plasmática.**

O sistema de endomembranas apresenta função central nos processos de secreção, de reciclagem de membranas e no ciclo celular.

A membrana plasmática regula o transporte para dentro e para fora da célula.

Os endossomos originam-se de vesículas derivadas da membrana plasmática e atuam no processamento ou na reciclagem dos conteúdos dessas vesículas.

2. **Organelas de divisão independente, derivadas do sistema de endomembranas:**

Os oleossomos, os peroxissomos e os glioxissomos, os quais atuam na reserva de lipídios e no metabolismo do carbono.

3. **Organelas semiautônomas de divisão independente:**

Plastídios e mitocôndrias, que atuam no metabolismo energético e na reserva.

Como essas organelas são compartimentos membranosos, será feita a descrição da estrutura e da função da membrana.

PROTOPLASTO

O protoplasto define o conteúdo celular, sendo formado pela membrana plasmática, citoplasma, núcleo e vacúolo.

O citoplasma é formado pelo citosol e organelas sendo delimitado pela membrana plasmática.

O citosol é a porção coloidal hidrofílica onde ocorrem vários processos celulares importantes (como a via glicolítica, via da pentose fosfato, síntese de sacarose e síntese de proteínas).

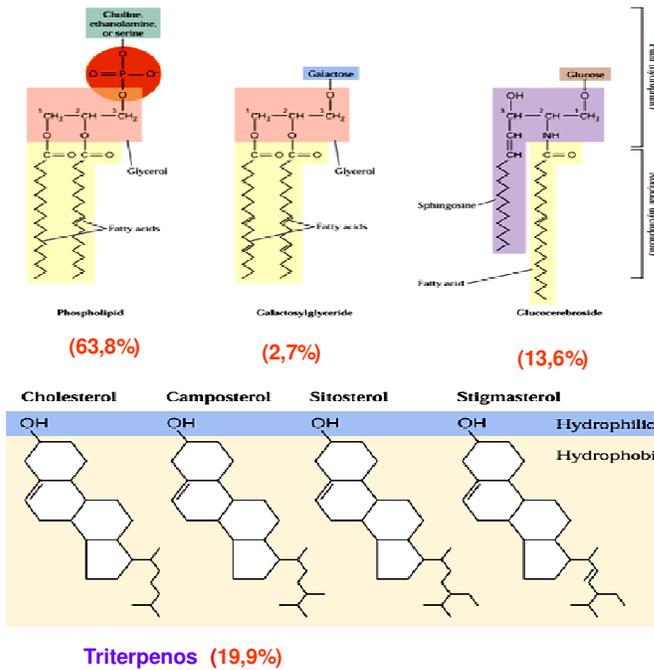
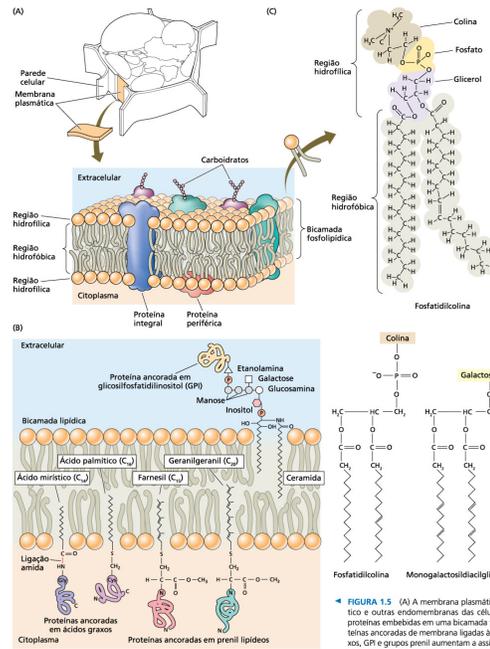
As membranas biológicas são bicamadas de fosfolipídios que contêm proteínas

A membrana plasmática e as membranas das organelas, mantêm as diferenças eletroquímicas essenciais entre o citosol e o meio externo e, entre o citosol e o interior de cada organela.

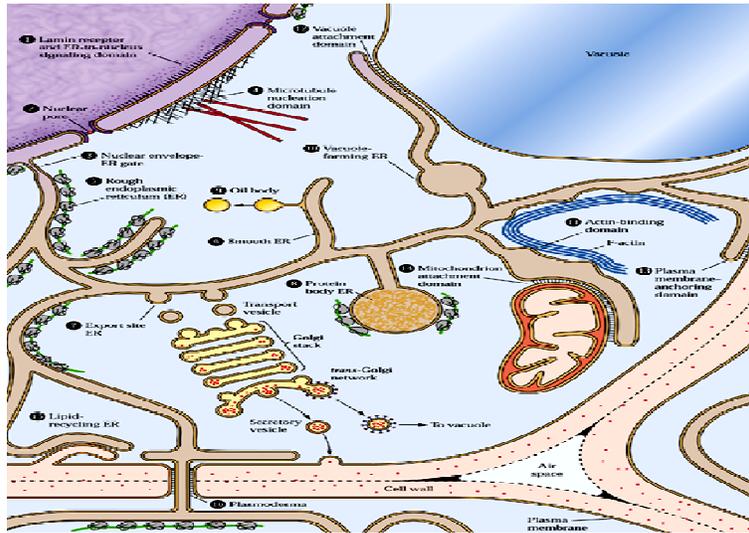
De acordo com o modelo do mosaico fluido todas as membranas biológicas tem a mesma organização molecular básica, consistindo de uma bicamada de fosfolipídios (no caso dos plastídios, glicosilglicerídios) contendo proteínas embebidas.

As membranas biológicas, que tem permeabilidade diferencial, são bicamadas de fosfolípidios que contém proteínas embebidas (integrais, periféricas e ancoradas).

(8 nm)



O sistema de endomembranas é o conjunto de membranas internas (O envelope nuclear, o retículo endoplasmático, o complexo de Golgi, o vacúolo, os endossomos e a membrana plasmática) que dividem as células em compartimentos funcionais e estruturais e distribuem membranas e proteínas pelo tráfego vesicular entre as organelas.



O núcleo contém a maior parte do material genético responsável pela regulação do metabolismo, do crescimento e da diferenciação da célula.

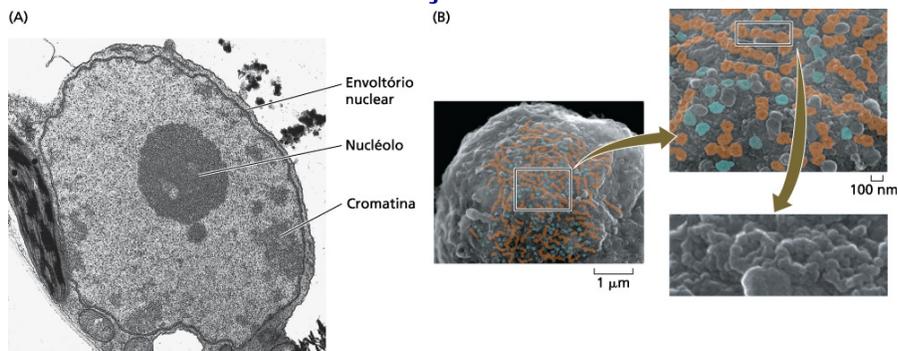
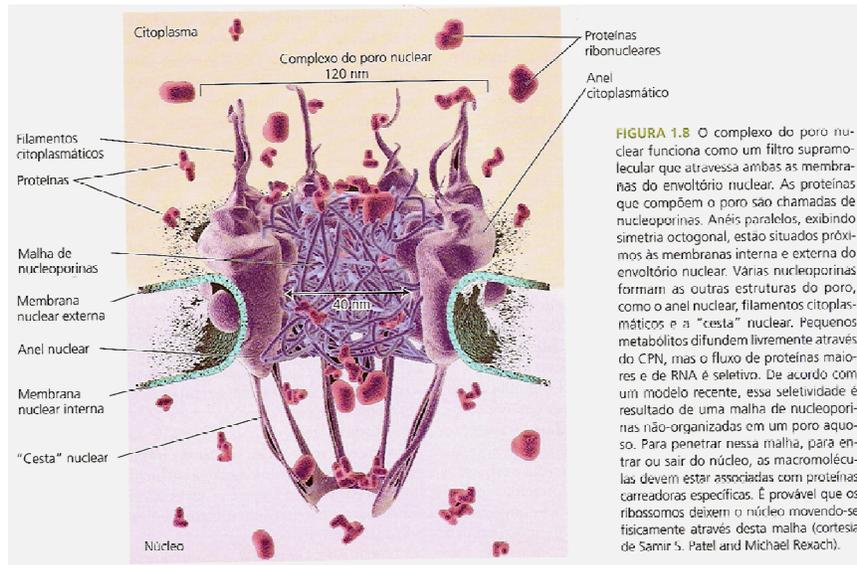
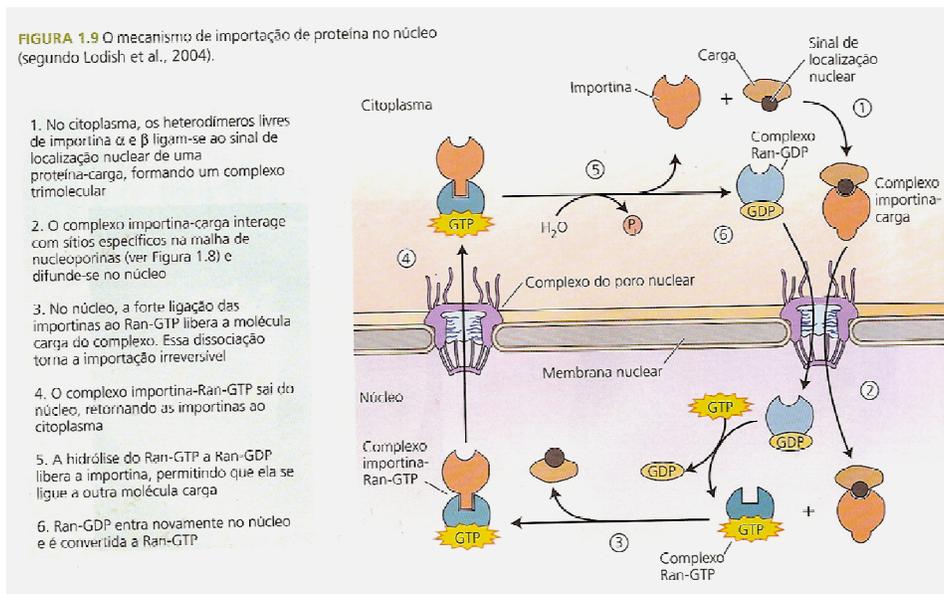


FIGURA 1.6 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de uma célula vegetal onde o núcleo e o envoltório nuclear são visualizados. (B) Organização de complexos do poro nuclear (CPNs) na superfície do núcleo de células de tabaco cultivadas. Os CPNs que estão em contato entre si, estão corados de marrom; os demais estão corados de azul. O primeiro detalhe (superior à direita) ilustra que a maioria dos CPNs está intimamente associada, formando fileiras de 5 a 30 CPNs. O segundo detalhe (inferior à direita) mostra a íntima associação dos CPNs (A, cortesia de R. Evert; B, segundo Fiserova et al., 2009).



- 120 proteínas diferentes (Nucleoporinas) – 124 MDa;
- Forma octogonal com oito canais periféricos aquosos com diâmetro de 9 nm;



Compactação do DNA em um cromossomo metafásico

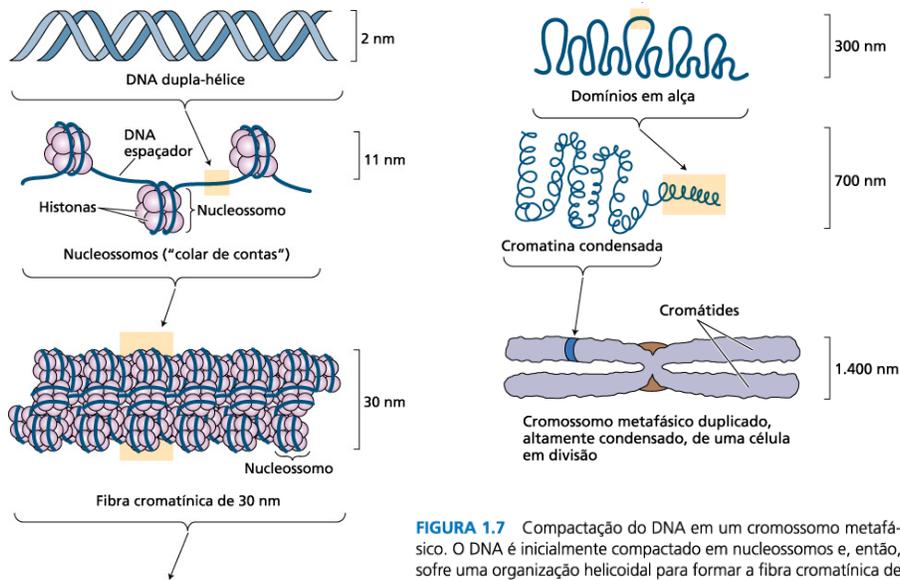
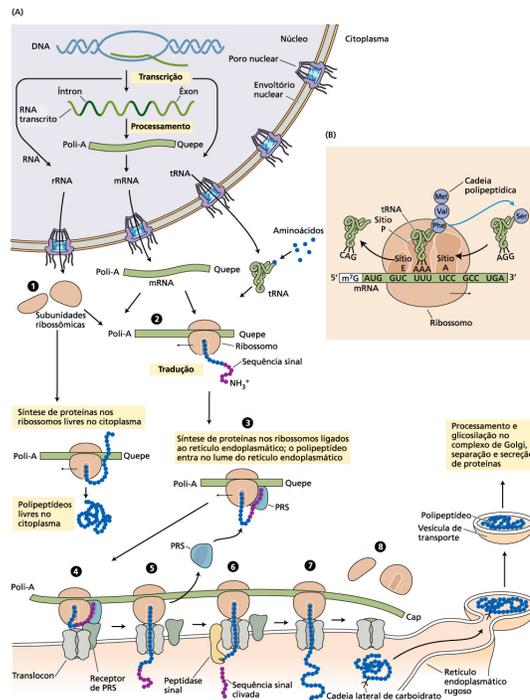


FIGURA 1.7 Compactação do DNA em um cromossomo metafásico. O DNA é inicialmente compactado em nucleossomos e, então, sofre uma organização helicoidal para formar a fibra cromatínica de 30 nm. Torções adicionais levam ao cromossomo metafásico condensado (segundo Alberts et al., 2002).

Etapas básicas da expressão gênica, incluindo transcrição, processamento, exportação para o citoplasma e tradução.

FIGURA 1.8 (A) Etapas básicas da expressão gênica, incluindo a transcrição, o processamento e a exportação dos RNAs para o citoplasma, e a tradução. (1-2) As proteínas podem ser sintetizadas nos ribossomos livres ou nos ribossomos ligados à membrana do retículo. (3) As proteínas destinadas à secreção são sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso e contêm uma sequência sinal hidrofóbica. Uma partícula de reconhecimento de sinal (PRS) liga-se ao peptídeo sinal e ao ribossomo, interrompendo a tradução. (4) Receptores de PRS associam-se a canais proteicos chamados translocos. O complexo ribossomo-PRS liga-se ao receptor de PRS na membrana do RE e ancora-se no translocão. (5) O poro do translocão se abre, a PRS é liberada e o peptídeo nascente entra no lúmen do retículo. (6) Reti- nica a tradução. Entrando no lúmen, a sequência sinal é clivada por uma peptidase sinal na membrana. (7-8) Após a adição de carboidrato e o dobramento da cadeia, o novo polipeptídeo sintetizado é transportado ao complexo de Golgi através de vesículas. (B) Os amino-ácidos são polimerizados no ribossomo, com o auxílio do tRNA, para formar a cadeia polipeptídica nascente.



O retículo endoplasmático é uma rede de endomembranas

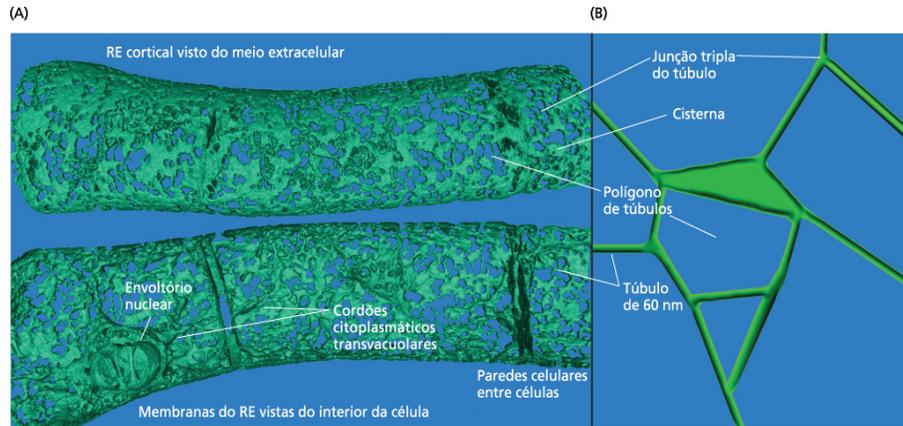
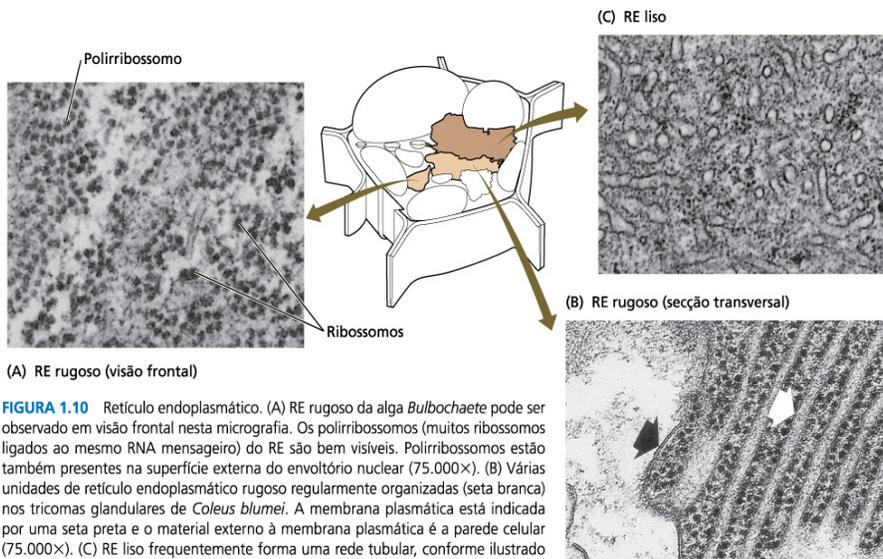


FIGURA 1.9 Reconstrução tridimensional do RE em células de cultura em suspensão de tabaco. (A) Observando as células do meio extracelular em direção ao interior (superior), a rede cortical do RE é claramente constituída de domínios de cisternas e domínios de túbulos poligonais. Observando as células do interior para o meio extracelular

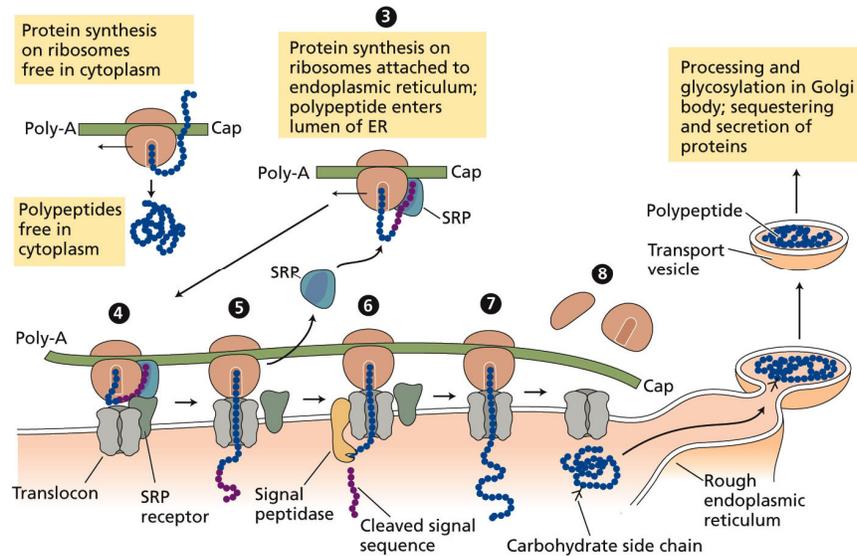
(inferior), podem ser visualizados cordões transvacuolares contendo túbulos do RE, bem como o envoltório nuclear, um subdomínio do RE. Os núcleos apresentam canais e invaginações do envoltório nuclear. (B) Diagrama de túbulos e cisternas arranjados em uma rede de polígonos típicos do RE cortical (Cortesia de L. R. Griffing).



(A) RE rugoso (visão frontal)

FIGURA 1.10 Reticulo endoplasmático. (A) RE rugoso da alga *Bulbochaete* pode ser observado em visão frontal nesta micrografia. Os polirribossomos (muitos ribossomos ligados ao mesmo RNA mensageiro) do RE são bem visíveis. Polirribossomos estão também presentes na superfície externa do envoltório nuclear (75.000x). (B) Várias unidades de retículo endoplasmático rugoso regularmente organizadas (seta branca) nos tricomas glandulares de *Coleus blumei*. A membrana plasmática está indicada por uma seta preta e o material externo à membrana plasmática é a parede celular (75.000x). (C) RE liso frequentemente forma uma rede tubular, conforme ilustrado nesta micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de uma pétala jovem de *Primula kewensis* (45.000x) (micrografias de Gunning e Steer, 1996).

A secreção de proteínas pelas células inicia-se no retículo endoplasmático rugoso



As glicoproteínas e os polissacarídeos destinados para secreção são processados no complexo de Golgi.

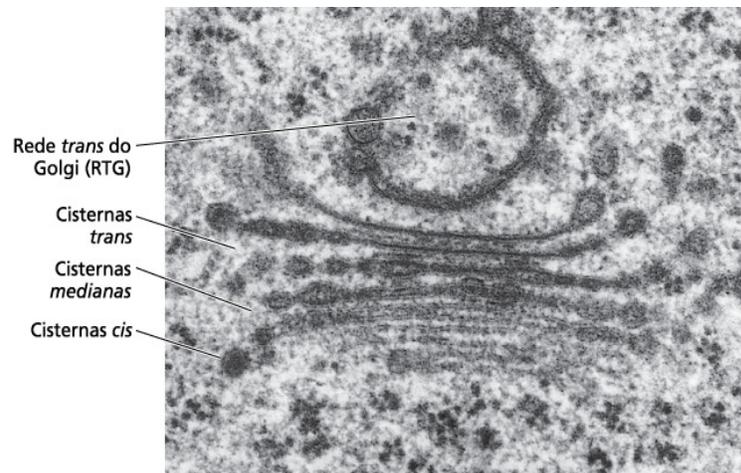


FIGURA 1.11 Micrografia ao microscópio eletrônico de um complexo de Golgi de células da coifa da raiz de tabaco (*Nicotiana tabacum*). As cisternas cis, mediana e trans estão indicadas. A rede trans do Golgi está associada com as cisternas trans (60.000X) (de Gunning e Steer, 1996).

(A)

1. As vesículas revestidas por COP II brotam do RE e são transportadas para a face cis do complexo de Golgi.
2. As cisternas progridem na pilha de Golgi no movimento anterógrado, levando suas cargas.
3. O movimento retrógrado das vesículas revestidas por COP I mantém a distribuição correta de enzimas nas cisternas cis, mediana e trans do Golgi.
4. As vesículas não revestidas brotam da cisterna trans do Golgi e fusionam-se com a membrana plasmática.
5. Vesículas endocíticas revestidas por clatrina fusionam-se com o compartimento pré-vacuolar.
6. Vesículas não revestidas brotam do compartimento pré-vacuolar e levam sua carga para um vacúolo lítico.
7. Proteínas destinadas aos vacúolos líticos são secretadas da face trans do Golgi para o compartimento pré-vacuolar por vesículas revestidas por clatrina e são, então, reencapsuladas e enviadas para o vacúolo lítico.
8. Vesículas revestidas por clatrina, da via endocítica, podem também perder o revestimento e sofrer reciclagem via reciclagem de endossomos primários. As vesículas produzidas por este processo de reciclagem podem fusionar-se diretamente com a membrana plasmática ou com a face trans do Golgi.

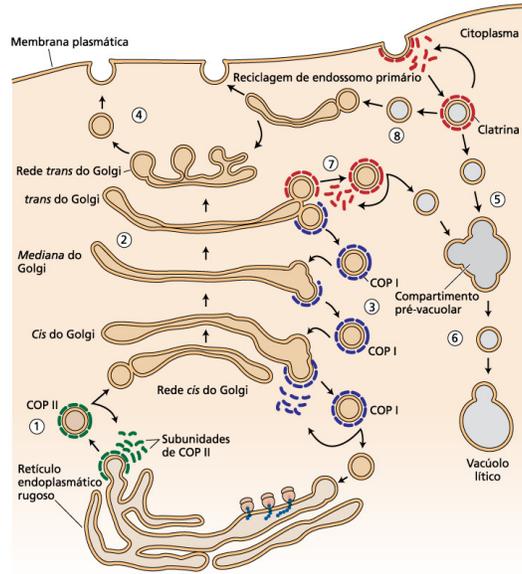
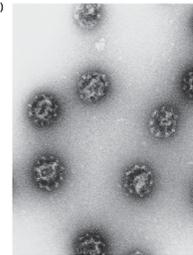
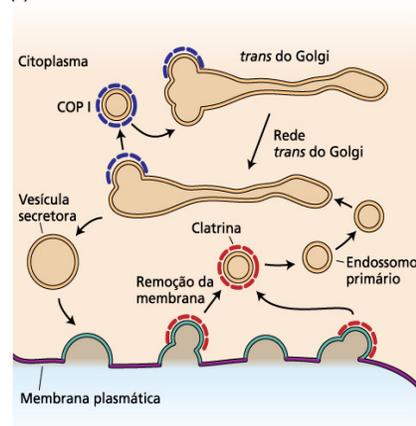


FIGURA 1.12 O movimento vesicular nas vias secretora e endocítica. (A) Diagrama do tráfego vesicular mediado por três tipos de proteínas de revestimento. COP II é indicada em verde, COP I em azul e clatrina em vermelho. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico de vesículas revestidas por clatrina isoladas de folhas de feijão (102.000X) (B, cortesia de D. G. Robinson).



A membrana plasmática possui regiões especializadas envolvidas na reciclagem de membrana.

(A)



(B)

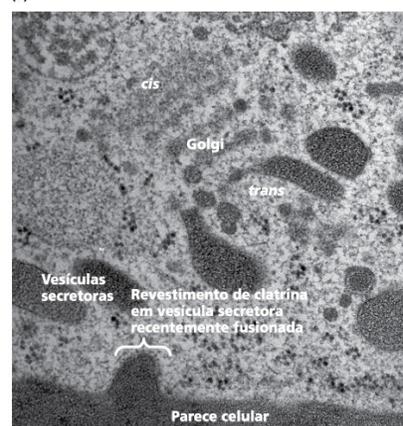
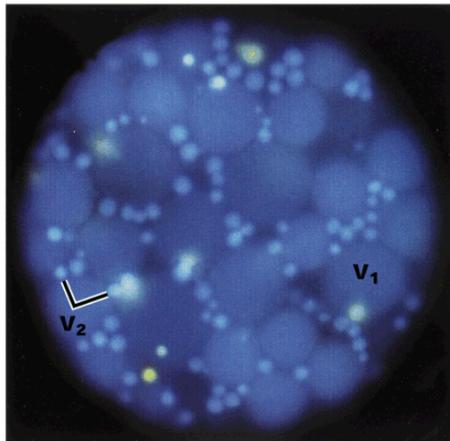


FIGURA 1.13 Depressões revestidas por clatrina associadas a secreção de mucilagem em coifa de raízes de milho. (A) Diagrama da reciclagem de membrana através de vesículas revestidas por clatrina a partir de sítios recentes de secreção na membrana plasmática. (B) Sítio de secreção recente mostrando uma vesícula secretora que

descarregou seu conteúdo na parede celular e uma invaginação recoberta por clatrina, a qual recicla a membrana a partir do sítio de secreção. Há 20 vezes mais depressões revestidas por clatrina nos sítios de secreção do que na membrana em geral (Mollenhauer et al., 1991; B, micrografia de H. H. Mollenhauer, cortesia de L. R. Griffing).

Os vacúolos apresentam diversas funções nas células vegetais

- **Armazenamento** – Além de íons, açúcares, polissacarídeos, pigmentos, aminoácidos e ácidos orgânicos, as plantas armazenam proteínas, especialmente nas sementes;
- **pH e Homeostase iônica** – Grandes vacúolos são utilizados como depósitos de prótons e íons metabolicamente importantes, tal como o cálcio. Vacúolos de plantas têm pH entre 5,0 e 5,5. Controlando a liberação de H^+ e de outros íons no citosol, as células regulam o pH do citosol, a atividade enzimática, a organização do citoesqueleto e a fusão de membranas;



Fotomicrografia de um protoplasto preparado a partir da camada de aleurona de sementes. O corante fluorescente revela dois tipos de vacúolos: os maiores, vacúolos de reserva protéica (V_1) e os menores, vacúolos líticos (V_2).

- Digestão – Contém os mesmos tipos de hidrolases ácidas encontradas nos lisossomos de animais. Estas enzimas (proteases, nucleases, glicosidas e lipases) juntas degradam e reciclam quase todos componentes celulares;
- Sequestro de compostos tóxicos – Como as plantas não podem escapar de locais tóxicos, nem eliminam com eficiência esse material tóxico por excreção, elas sequestram estes compostos nos vacúolos;
- Pigmentação – Vacúolos que contém antocianinas são encontrados em várias células da planta. Flores e frutos pigmentados servem para atrair agentes polinizadores e dispersadores de sementes.
- Defesa contra patógenos e herbívoros – Células de plantas acumulam certos compostos que servem para evitar a alimentação de herbívoros e a infecção de microrganismos patogênicos, estes compostos são:
 - Compostos fenólicos, alcaloides, glicosídeos cianogênicos e inibidores de proteases que servem para desencorajar insetos e animais herbívoros;
 - Enzimas que degradam a parede celular (tais como quitinases e glucanases) e substâncias de defesa (tais como as saponinas) que destroem fungos e bactérias patogênicos;
 - Látex, uma emulsão de polímero hidrofóbico, que fecha ferimentos e que possui propriedades inseticida e fungicida e que também age como anti-herbívoro.

Organelas de divisão independente, derivadas do sistema de endomembranas

- Os oleossomos (esferossomos ou corpos lipídicos) são organelas de reserva de lipídios.

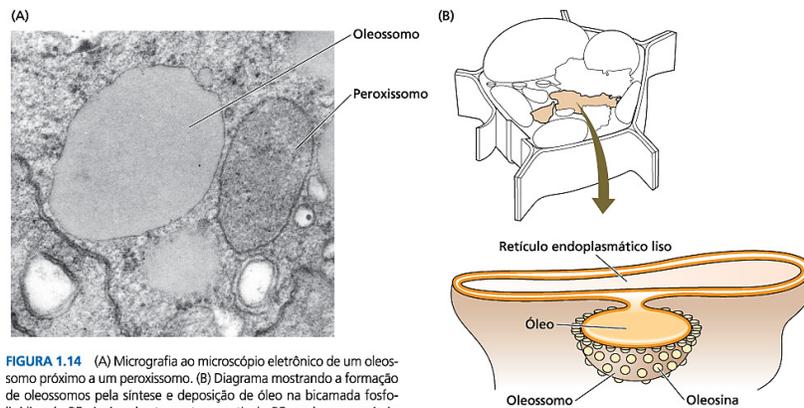
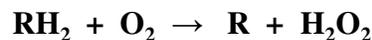


FIGURA 1.14 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um oleossomo próximo a um peroxissomo. (B) Diagrama mostrando a formação de oleossomos pela síntese e deposição de óleo na bicamada fosfolipídica do RE. Após o brotamento a partir do RE, o oleossomo é circundado por uma monocamada de fosfolídeos contendo a proteína oleosina (A, de Huang, 1987; B, segundo Buchanan et al., 2000).

Os microcorpos possuem funções metabólicas especializadas em folhas e sementes

- Os peroxissomos (folhas de plantas C_3) e os glioxissomos (sementes oleaginosas) são microcorpos especializados na β -oxidação de ácidos graxos e no metabolismo do glioxilato, um aldeído ácido de dois carbonos.
- **Tem alta densidade $1,23 \text{ g/cm}^3$ com diâmetro de $0,2$ a $1,7 \mu\text{m}$. Possuem mais de 50 enzimas diferentes. A enzima catalase, presente em todos, serve como marcadora de microcorpos.**

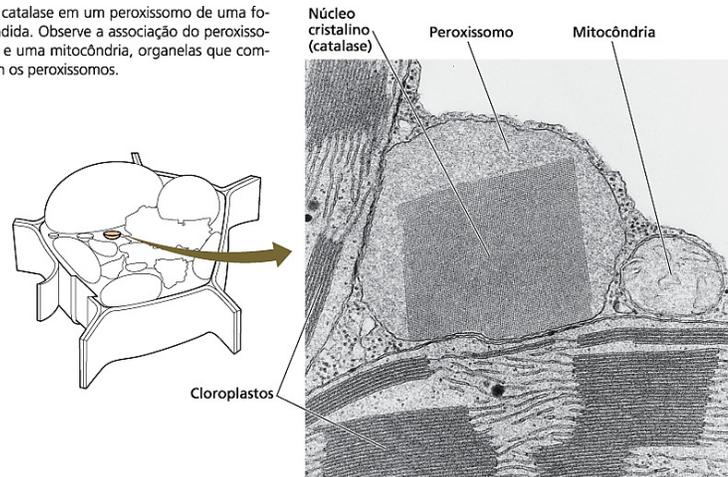


(R: representa o substrato orgânico)



(H_2O_2 é tóxico e deve ser degradado)

FIGURA 1.15 Cristal de catalase em um peroxissomo de uma folha completamente expandida. Observe a associação do peroxissomo com dois cloroplastos e uma mitocôndria, organelas que compartilham metabólitos com os peroxissomos.



Organelas semiautônomas de divisão independente

Uma célula vegetal típica apresenta dois tipos de organelas produtoras de energia: As mitocôndrias e os cloroplastos. Envolvidas por uma dupla membrana e contêm seus próprios DNA e ribossomos.

A divisão de cloroplastos e mitocôndrias é independente da divisão nuclear.

A membrana externa tem um volume de exclusão (V_e) de 10.000 daltons.

As mitocôndrias são os locais da respiração celular. São estruturas altamente dinâmicas, passíveis de sofrer tanto fissão quanto fusão.

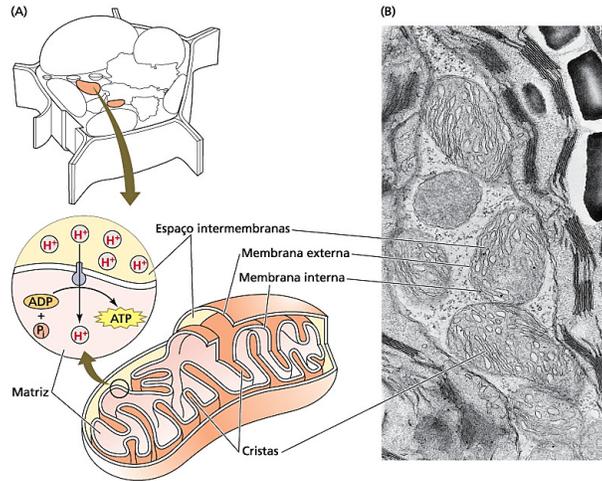


FIGURA 1.16 (A) Diagrama de uma mitocôndria, incluindo a localização da H^+ -ATPase relacionada à síntese de ATP na membrana interna. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico da mitocôndria de uma célula da folha da grama Bermuda (*Cynodon dactylon*) (26.000 \times) (micrografia de S. E. Frederick, cortesia de E. H. Newcomb).

Os cloroplastos pertencem a um outro grupo de organelas envolvidas por dupla membrana, denominadas de plastídios. As membranas do cloroplasto são ricas em glicosilglicerídios, contêm clorofila e suas moléculas associadas e constituem o local da fotossíntese.

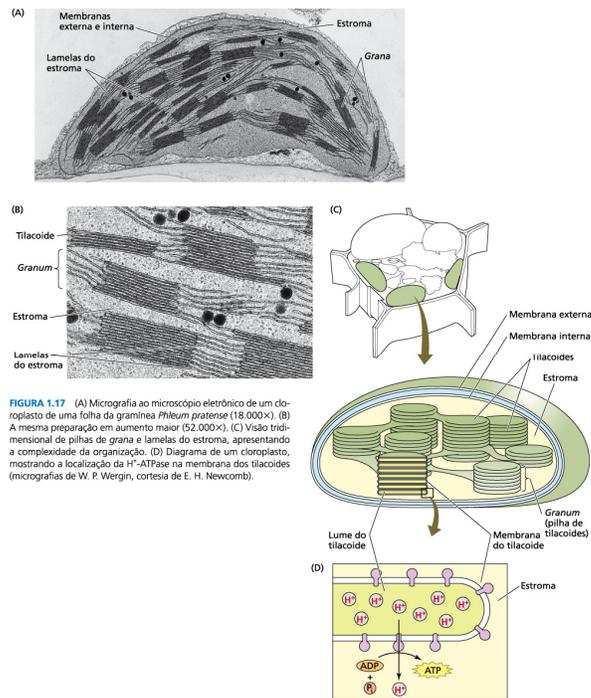
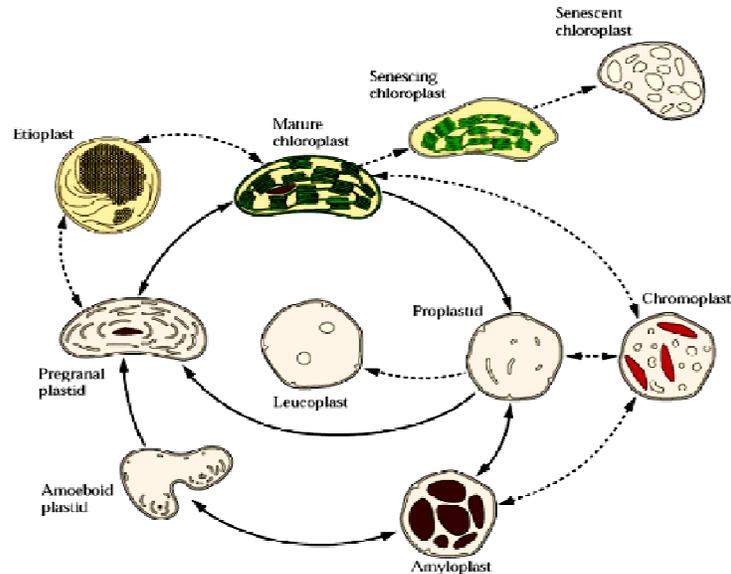


FIGURA 1.17 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um cloroplasto de uma folha da gramínea *Pileum pratense* (18.000 \times). (B) A mesma preparação em aumento maior (52.000 \times). (C) Visão tridimensional de pilhas de grana e lamelas do estroma, apresentando a complexidade da organização. (D) Diagrama de um cloroplasto, mostrando a localização da H^+ -ATPase na membrana dos tilacóides (micrografias de W. F. Wergin, cortesia de E. H. Newcomb).

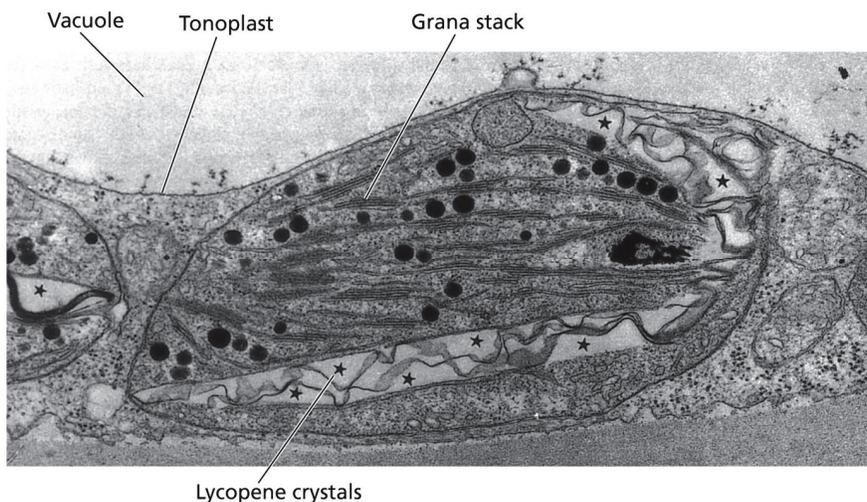
Proplastídios desenvolvem-se em plastídios especializados em diferentes tecidos vegetais.



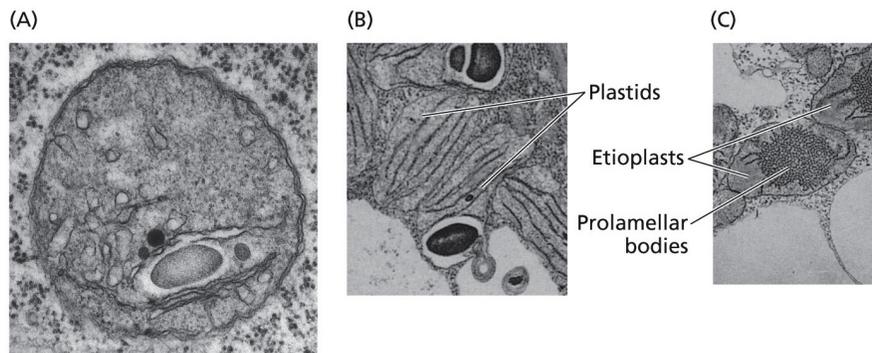
Tipos de plastídios

- **Proplastídios** – São pequenos corpos vesiculares produzidos nas células meristemáticas. Originam os plastídios;
- **Amiloplastos** – Encontrados em órgãos de reserva, estatócitos e bainha de amido, incolores, estão envolvidos na síntese e acúmulo de amido;
- **Leucoplastos** – Encontrados em folhas e caules verdes, incolores, estão envolvidos na síntese de monoterpenos (compostos voláteis encontrados nos óleos essenciais) e lipídios;

- **Cromoplastos** – Sintetizam carotenoides. As cores características de frutos de tomate e laranja, raízes de cenoura e batata-doce e de flores de mal-me-quer e botão-de-ouro são devidas à presença de cromoplastos;
- **Estioplastos** - São formados quando a planta está na obscuridade, só ocorre síntese de lipídios de membrana (corpo pró-lamelar) e protoclorofilídio.
- **Cloroplastos** - São os mais proeminentes dos plastídios, realizam a fotossíntese e contêm os pigmentos fotossintéticos responsáveis pela coloração verde das plantas;



Electromicrografia de um cromoplasto de tomate no estágio inicial de transição entre um cloroplasto e um cromoplasto. Pequenas pilhas de grana ainda podem ser observadas. Os cristais do carotenoide licopeno estão indicados por estrelas (Gunning & Steer, 1996).



Electromicrografias ilustrando vários estádios de desenvolvimento de plastídios. (A) Proplastídio do meristema apical da raiz de fava (*Vicia faba*); (B) Estádio inicial de diferenciação na luz de um plastídio de uma célula do mesófilo de folha de aveia (*Avena sativa*) mostrando o desenvolvimento dos tilacóides. (C) Desenvolvimento de um proplastídio em etioplasto em uma célula de folha jovem de aveia crescida no escuro, mostrando a formação dos corpos pró-lamelares.

CITOESQUELETO VEGETAL

O citosol de células eucarióticas é organizado por uma rede tridimensional de filamentos proteicos, o **citoesqueleto**, que proporciona uma organização espacial para as organelas e serve como arcabouço para os movimentos das organelas e de outros componentes do citoesqueleto.

O **citoesqueleto** também apresenta papéis fundamentais nos processos de mitose, meiose, citocinese, depósito da parede celular, manutenção da forma celular e diferenciação celular.

O **citoesqueleto** vegetal é formado por microtúbulos e microfilamentos.

Microtúbulos
estão
envolvidos
na
organização
espacial e
orientação
de
estruturas

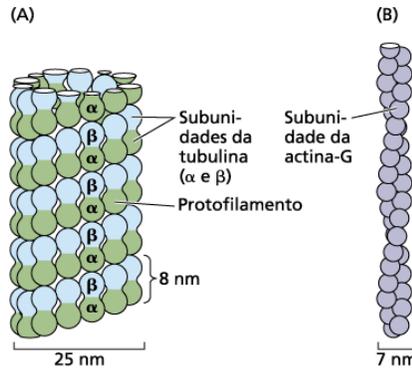


FIGURA 1.20 (A) Desenho de um microtúbulo em vista longitudinal. Cada microtúbulo é composto de 13 protofilamentos. A organização das subunidades α e β é ilustrada. (B) Diagrama de um microfilamento, mostrando duas cadeias torcidas de actina-F (protofilamentos) as quais são polímeros de subunidades da actina-G.

Microfilamentos
estão envolvidos
no movimento
de estruturas e
da corrente
citoplasmática
 (juntamente com
 as proteínas
 motoras
 miosina, dineína
 e cinesina)

Os microtúbulos
e os
microfilamentos
podem ser
polimerizados e
despolimerizados.

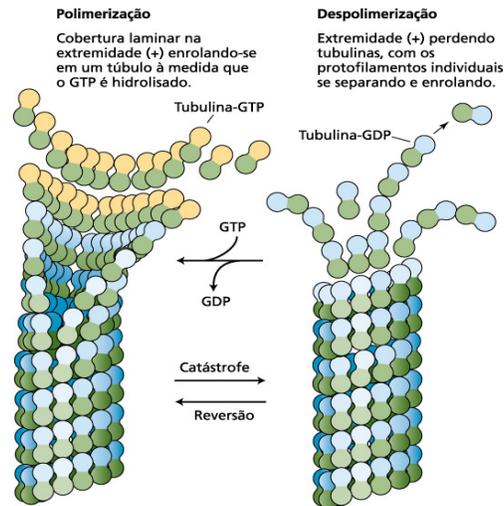


FIGURA 1.21 Modelo para o equilíbrio dinâmico entre a polimerização e a despolimerização dos microtúbulos. Quando o GTP ligado à subunidade β -tubulina é hidrolisado, após a tubulina ser incorporada no microtúbulo, a subunidade β muda sua orientação, causando a separação e o enrolamento para fora dos protofilamentos, seguido pela despolimerização catastrófica. Isto leva ao aumento local da concentração de tubulina. A reversão ocorre quando a troca de GTP por GDP promove a reação de polimerização da tubulina, que forma uma cobertura laminar ligada a GTP na extremidade (+) do microtúbulo. À medida que a cobertura laminar cresce, ela se enrola e fusiona-se ao túbulo.

O transporte de organelas, mediado por motores de miosina, ao longo de microfilamentos de actina é a base da corrente citoplasmática.

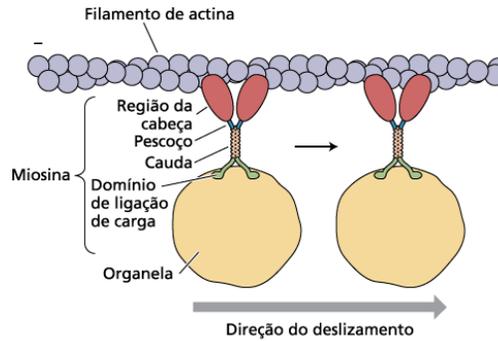


FIGURA 1.22 Movimento de organelas dirigido por miosina. Nas células vegetais, a maioria das organelas movimenta-se através de motores de miosina. A miosina move-se em direção à extremidade *mais* (+) do microfilamento de actina. A miosina é um homodímero, com duas cabeças e duas caudas. As duas cabeças, mostradas em vermelho, apresentam atividade ATPase e motora, de forma que uma mudança de conformação na região do pescoço produz uma "caminhada", um movimento ao longo do filamento de actina. As caudas se ligam às organelas pelos domínios de carga, mas ainda é desconhecido se estes domínios interagem diretamente com a membrana da organela.

A regulação do ciclo celular

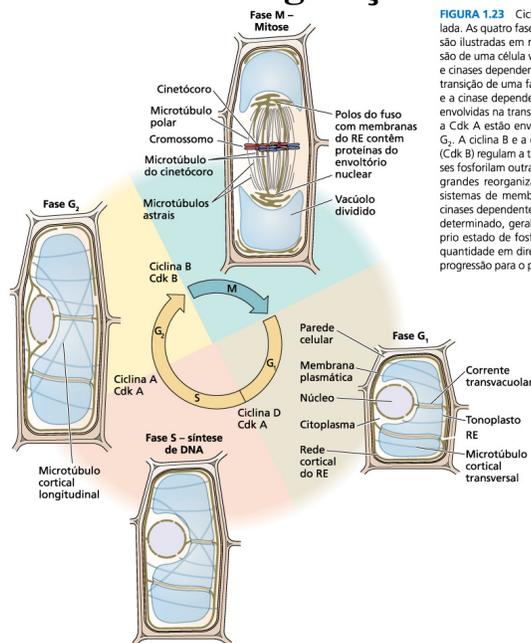


FIGURA 1.23 Ciclo celular em uma célula vacuolada. As quatro fases do ciclo celular, G₁, S, G₂ e M são ilustradas em relação ao alongamento e divisão de uma célula vacuolada. Várias ciclinas (CYC) e cinases dependentes de ciclinas (Cdk) regulam a transição de uma fase para a próxima. A Ciclina D e a cinase dependente de ciclina A (Cdk A) estão envolvidas na transição de G₁ para S. A ciclina A e a Cdk A estão envolvidas na transição de S para G₂. A ciclina B e a cinase dependente de ciclina B (Cdk B) regulam a transição de G₂ para M. As cinases fosforilam outras proteínas na célula causando grandes reorganizações do citoesqueleto e dos sistemas de membranas. Os complexos ciclinas/cinases dependentes de ciclina têm tempo de vida determinado, geralmente regulado pelo seu próprio estado de fosforilação; o decréscimo de sua quantidade em direção ao final da fase permite a progressão para o próximo estágio do ciclo celular.

Coletivamente, as fases G₁, S e G₂ são referidas como interfase.

Em células vacuoladas, o vacúolo aumenta durante a interfase e o plano de divisão celular divide o vacúolo à metade durante a mitose.

Cada fase do ciclo celular apresenta um conjunto específico de atividades bioquímicas e celulares

O DNA nuclear é preparado para a replicação em G_1 pela montagem de um complexo pré-replicação nas origens de replicação ao longo da cromatina.

O DNA é replicado durante a fase S e as células em G_2 preparam-se para a mitose.

A distribuição do complexo de Golgi e de outras organelas ocorre igualmente entre as duas metades da célula.

A arquitetura da célula é alterada à medida que ela entra em mitose, ocorrendo:

- **Desintegração do envelope nuclear e dos nucléolos;**
- **Os cromossomos alteram seu estado de organização no núcleo e iniciam a condensação para formar os cromossomos metafásicos;**
- **Formação do fuso mitótico;**
- **Ligação dos cromossomos replicados às fibras do fuso.**

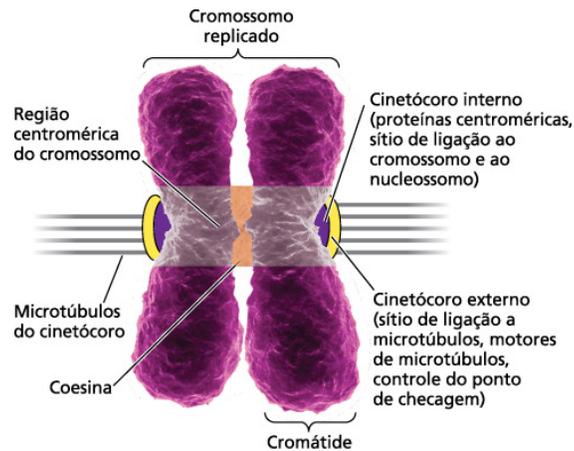


FIGURA 1.24 Estrutura de um cromossomo metafásico. O DNA centromérico está destacado e a região onde moléculas de coesão unem os dois cromossomos está ilustrada em cor laranja. O cinetócoro é uma estrutura em camadas (camada mais interna em roxo e a mais externa em amarelo) que contém proteínas de ligação a microtúbulos, incluindo cinesinas que auxiliam na despolimerização dos microtúbulos durante o encurtamento dos microtúbulos do cinetócoro na anáfase (Modelo de cromossomo © Sebastian Kaulitzki/Shutterstock).

O ciclo celular é regulado por ciclinas e por cinases dependentes de ciclina (Cdk).

Três ciclinas (A, B e D) estão envolvidas na regulação do ciclo celular de tabaco:

1. Ciclinas G_1/S :ciclina D, ativa no final da fase G_1 ;
2. Ciclinas S/ciclina A, ativa no final da fase S;
3. Ciclinas M:ciclina B, ativa imediatamente antes da mitose.

A atividade da Cdk pode ser regulada por:

1. Síntese e degradação da ciclina;
2. Fosforilação e desfosforilação dos resíduos de aminoácidos-chave na proteína Cdk.

Os microtúbulos e o sistema de endomembranas atuam na mitose (processo pelo qual os cromossomos replicados são alinhados, separados e distribuídos ordenadamente nas células-filhas) e na citocinese (processo que estabelece a placa celular, precursora da nova parede celular).

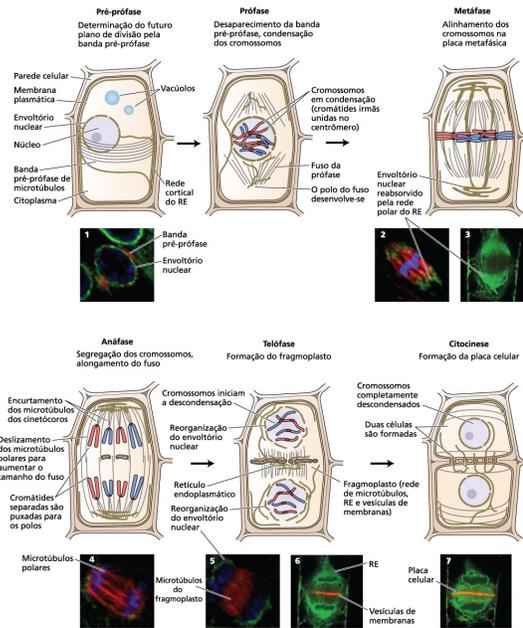


FIGURA 1.25 Alterações na organização celular que acompanham a mitose em uma célula vegetal meristemática (não vacuolada). (1, 2, 4 e 5) A fluorescência vermelha é devido ao anticorpo anti- α -tubulina (microtúbulos), a fluorescência verde é devido a WPP-GFP (proteína verde fluorescente fusionada a uma proteína do envoltório nuclear) e a fluorescência azul é devido a DAPI (corante de ligação ao DNA). (3, 6 e 7) O RE é marcado a fluorescência verde de HDEL-GFP e a placa celular com a fluorescência vermelha de FM4-64 (1, 2, 4 e 5 de Xu et al., 2007; 3, 6 e 7 de Higaki et al., 2008).

Alterações na organização do fragmoplasto (um complexo de microtúbulos) e do retículo endoplasmático durante a formação da placa celular

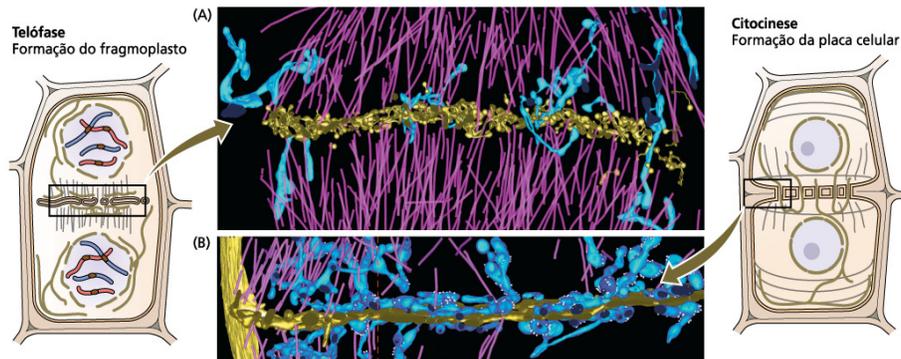


FIGURA 1.26 Alterações na organização do fragmoplasto e do RE durante a formação da placa celular. (A) A placa celular em formação (amarelo, em vista lateral) no início da telófase apresenta poucos locais de interação com a rede túbulo-vesicular do RE (azul). O bloco de microtúbulos do fragmoplasto (roxo) também apresenta poucas cisternas entre eles. (B) Visão lateral da placa celular periférica em

formação (amarelo) mostrando que, embora muitos túbulos do RE (azul) se entrelacem com microtúbulos (roxo) na região de crescimento periférico, há pouco contato direto entre os túbulos do RE e as membranas da placa celular. Os pequenos pontos brancos são ribossomos ligados ao RE (reconstrução tomográfica em 3D da microscopia eletrônica do fragmoplasto, segundo Seguí-Simarro et al., 2004).

Os plasmodesmas (**primário e secundário**) são extensões tubulares da membrana plasmática que atravessam a parede celular conectando os citoplasmas de células adjacentes.

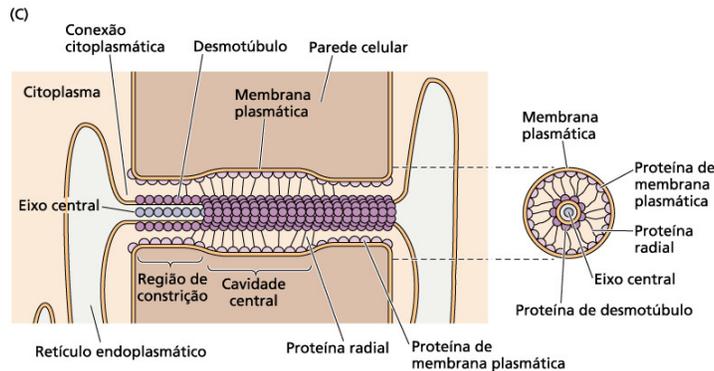
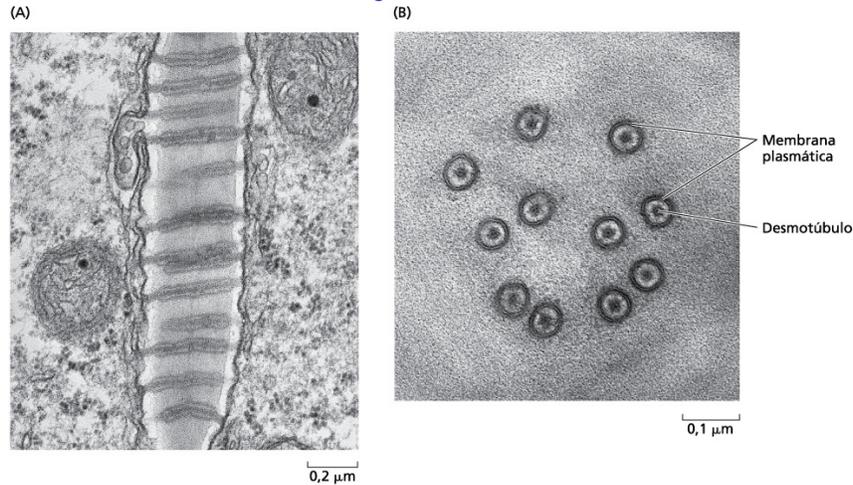


FIGURA 1.27 Plasmodesmos entre as células. (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de uma parede separando duas células adjacentes, mostrando os plasmodesmos em vista longitudinal. (B) Secção tangencial de uma parede celular, mostrando inúmeros plasmodesmos em secção transversal. (C) Visão esquemática de uma parede celular com um plasmodesmo. O poro consiste em uma cavidade central entre duas constrições estreitas. O desmotúbulo

é contínuo com o RE das células adjacentes. Proteínas revestem a superfície externa do desmotúbulo e a superfície interna da membrana plasmática; as duas superfícies parecem estar conectadas por filamentos proteicos, que dividem o citoplasma que passa pelo poro em microcanais. A dimensão do espaço entre as proteínas controla as propriedades seletivas dos plasmodesmos (A e B, cortesia de Ray Evert; de Robinson-Beers e Evert, 1991).

Diâmetro: 40 a 50 nm;

Limite de massa molecular: 700 a 1.000 daltons;

Equivale a um tamanho molecular de 1,5 a 2,0 nm

Simplasto e apoplasto

A conexão de células vizinhas através dos plasmodesmas, cria uma rede contínua de citoplasmas em toda a planta, conhecida como simplasto.

De maneira similar, estas células produzem uma rede de espaços extracelulares, conhecida como apoplasto.

O apoplasto compreende o espaço formado pelas paredes de células interconectadas, pelos espaços intercelulares e pelos tecidos vasculares não vivos.

Os conceitos de simplasto e apoplasto são importantes no estudo do transporte de água e de solutos e na sinalização do desenvolvimento na planta.