

## **Unidade XII - Paredes celulares: Estrutura, Biogênese e Expansão**

1. Introdução
2. Estrutura e síntese de paredes celulares
3. Padrões de expansão celular
4. Taxa de alongamento celular

### **Introdução**

**As células vegetais, diferentemente das células animais, são delimitadas por uma parede mecanicamente forte.**

**Essa fina camada é formada por uma rede de microfibrilas de celulose embebida numa matriz de polissacarídeos que são secretadas pela célula.**

**A matriz de polissacarídeos e microfibrilas de celulose se unem em uma forte rede de uma mistura de ligações covalentes e não covalentes.**

**A matriz pode também conter proteínas estruturais, polímeros fenólicos e outros materiais, que modificam as características físicas e químicas da parede.**

As paredes celulares de procariotos, fungos, algas e plantas diferem entre si quanto à composição química e à estrutura molecular, mas tem em comum três funções:

- regulação do crescimento celular;
- determinação da forma celular; e
- proteção do protoplasto.

**Além dessas funções biológicas, a parede celular vegetal é importante comercialmente.** Elas são usadas na produção de papel, manufaturas têxteis, madeira para construção civil e outras utilidades.

Também são utilizadas na produção de fibras sintéticas, plástico, filmes, tintas, adesivos, géis e espessadores.

**Atualmente, esforços significativos estão em andamento em todo o mundo para desenvolver métodos de redução de custos efetivos para converter “biomassa celulósica” em biocombustível.**

Como a mais abundante reserva de carbono orgânico na natureza, a parede celular também participa no processo de fluxo do carbono por meio dos ecossistemas.

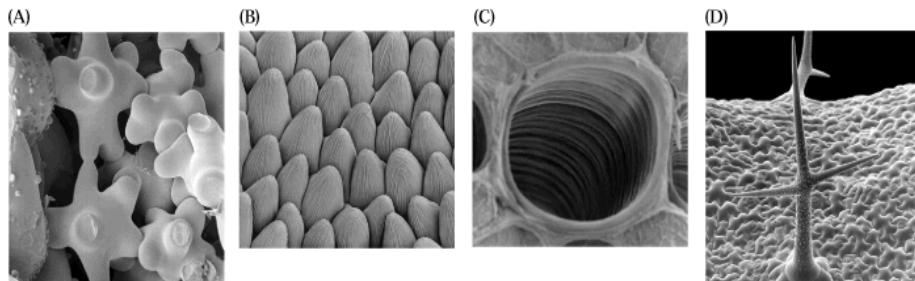
A parede celular é essencial para muitos processos do crescimento, desenvolvimento, manutenção e reprodução das plantas:

- **Determina a resistência mecânica das estruturas das plantas permitindo seu grande crescimento vertical;**
- **Mantêm as células unidas, evitando que elas deslizem uma sobre as outras. Esta restrição do movimento celular dita o caminho do desenvolvimento da planta;**

- **A morfogênese da planta depende do controle das propriedades da parede celular porque o alongamento das células é limitado pela capacidade de expansão da parede celular;**
- **Como uma camada de forte resistência mecânica envolvendo a célula, a parede atua como um “exoesqueleto” celular que controla a forma da célula e permite o aparecimento da pressão de turgescência;**
- **A parede celular é essencial para as relações hídricas da planta porque ela determina a relação entre a pressão de turgescência e o volume celular;**

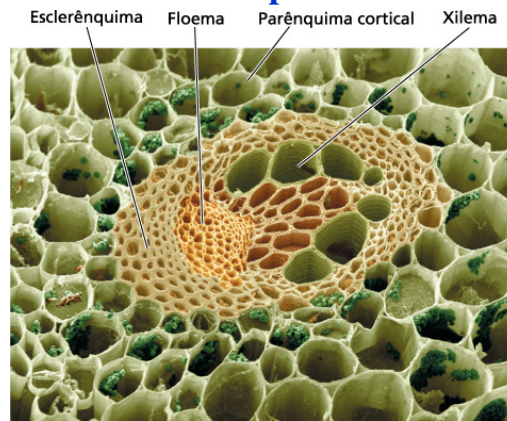
- O fluxo de água da transpiração no xilema requer uma parede mecanicamente forte, que resista ao colapso em resposta à pressão negativa no xilema;
- A parede atua como uma barreira de difusão, limitando o tamanho de macromoléculas externas que podem atingir a membrana plasmática, além de ser a principal barreira estrutural à invasão de patógenos.

**O desenvolvimento celular pode mudar a arquitetura da parede celular produzindo várias formas.**



- (A) O parênquima esponjoso da folha de *Zinnia* minimiza o contato e maximiza a superfície celular para a troca gasosa. (B) As formas especializadas destas células epidérmicas refletem luz para enriquecer a cor de pétalas de boca-de-leão. (C) O espessamento secundário de um elemento do vaso evita o colapso da parede devido a tensão criada pela transpiração. (D) Um tricoma de *Arabidopsis* com requintada ramificação é uma célula epidérmica modificada.

**As paredes celulares possuem arquitetura variada, que podem variar muito em aparência e composição, conforme o tipo de célula.**



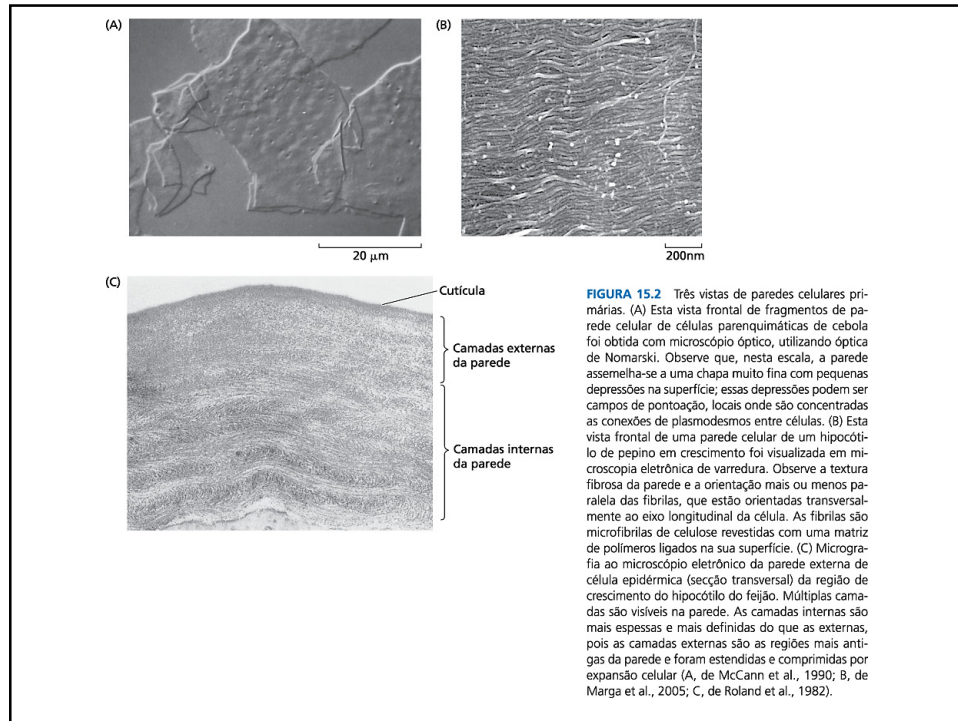
**FIGURA 15.1** Secção transversal de um caule de ranúnculo (*Ranunculus repens*), mostrando células com morfologia de parede variada, em diferentes tipos de tecido (ver legenda). Observe as paredes altamente espessadas das células do esclerênquima e as pontuações de parede das células do xilema (fotografia © Andrew Syred/Photo Researchers, Inc.).

**Por exemplo:**

**Paredes do parênquima na medula e córtex são delgadas (100 nm) e possuem poucas características distintas;**

**Por outro lado, células da epiderme, colênquima, vasos e traqueídes e fibras do floema têm paredes mais espessas (1.000 nm ou mais, algumas com várias camadas).**

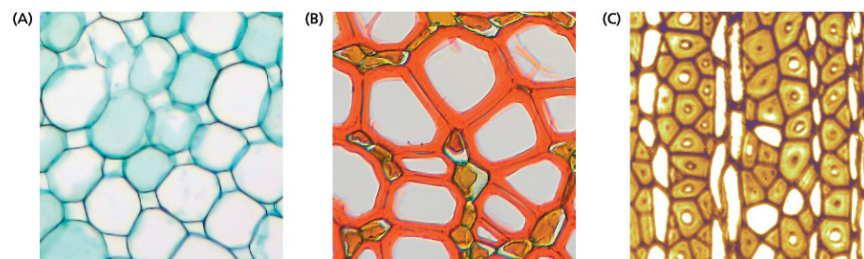
**Estas paredes podem ser de estrutura complexa e impregnadas com substâncias como lignina, cutina, suberina, ceras, sílica ou proteínas estruturais, que alteram suas as propriedades químicas e físicas.**



**Apesar dessa diversidade morfológica, as paredes celulares são classificadas com base no estágio de desenvolvimento celular, em: Primárias e Secundárias.**

**As paredes primárias são formadas por células em crescimento. Geralmente, são delgadas e de arquitetura simples;**

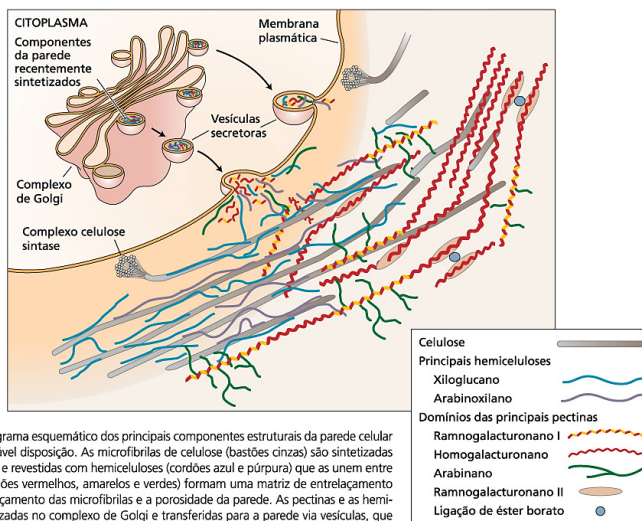
**As paredes secundárias são formadas após cessar a expansão da célula. Estas paredes podem tornar-se altamente especializadas em estrutura e composição, refletindo o estado diferenciado da célula.**



**FIGURA 15.3** Diversidade de estrutura da parede celular. As paredes finas do parênquima do caule do arroz (*Oriza sativa*) (A) contrasta com as paredes celulares com espessamento secundário do feixe vascular do rizoma subterrâneo de pteridófito (B) e as fibras do

xilema de *Tetramerista* (C) (A, B © Garry DeLong/OSF/Photolibrary.com; C cortesia de Bailey-Wetmore Wood Collection, Universidade de Harvard, Cambridge, MA).

## A parede celular primária é composta de microfibrilas de celulose embebidas em uma matriz de polissacarídeos.



**FIGURA 15.4** Diagrama esquemático dos principais componentes estruturais da parede celular primária e sua provável disposição. As microfibrilas de celulose (bastões cinzas) são sintetizadas na superfície celular e revestidas com hemiceluloses (cordões azul e púrpura) que as unem entre si. As pectinas (cordões vermelhos, amarelos e verdes) formam uma matriz de entrelaçamento que controla o espaçamento das microfibrilas e a porosidade da parede. As pectinas e as hemiceluloses são sintetizadas no complexo de Golgi e transferidas para a parede via vesículas, que se fundem com a membrana plasmática e, desse modo, depositam esses polímeros na superfície celular. Para maior clareza, a rede de hemicelulose-celulose está destacada à esquerda e a rede de pectina está destacada à direita (segundo Cosgrove, 2005).

## Componentes estruturais de paredes celulares de plantas

Class	Examples
Cellulose	Microfibrils of (1→4)β-D-glucan
Matrix Polysaccharides	
Pectins	Homogalacturonan Rhamnogalacturonan Arabinan Galactan
Hemicelluloses	Xyloglucan Xylan Glucomannan Arabinoxylan Callose (1→3)β-D-glucan (1→3,1→4)β-D-glucan [grasses only]
Lignin	(see Chapter 13)
Structural proteins	(see Table 15.2)

Componentes	Parede Primária (%)	Parede secundária (%)
Celulose	25	50
Pectinas	40	----
Hemicelulose	30	25
Proteínas	2 a 5	---
Lignina	----	25

As microfibrilas de celulose são fitas cristalinas que reforçam a parede da célula, por vezes mais numa direção do que na outra, dependendo como as microfibrilas estão depositadas na parede.

**Em conjunto, os polissacarídeos de matriz consistem em várias estruturas distintas, classificadas como hemiceluloses e pectinas.**

As hemiceluloses são longas cadeias lineares de polissacarídeos, com ramificações laterais curtas, que se ligam à superfície da celulose.

**As pectinas formam uma fase hidratada, na qual a rede celulose-hemicelulose está embebida. Elas atuam como material de preenchimento hidrofílico que evita a agregação e o colapso da rede de celulose, também determinam a permeabilidade da parede celular a macromoléculas.**

As células vegetais contêm proteínas estruturais, cujas funções são incertas.

**Em tecidos vegetais vivos, a parede primária contém de 75 a 80% de água, localizada geralmente na matriz. O estado de hidratação da matriz é um determinante crítico das propriedades físicas da parede.**

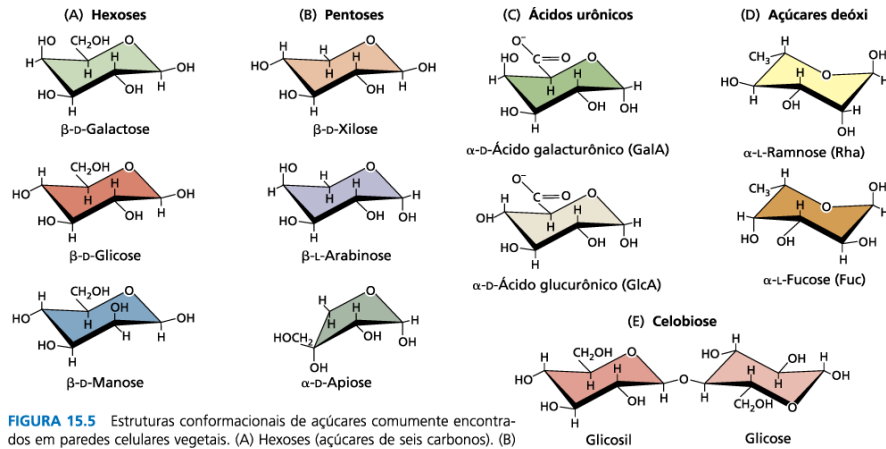
**P. Ex.:**

A remoção da água torna a parede rígida e menos extensível – este é um fator que contribui para a inibição do crescimento vegetal por déficit hídrico.

A desidratação da parede é também importante no reforço de paredes celulares durante a lignificação, processo que direciona a água para fora da parede da célula e resulta em uma parede mais rígida que também resiste ao ataque enzimático.

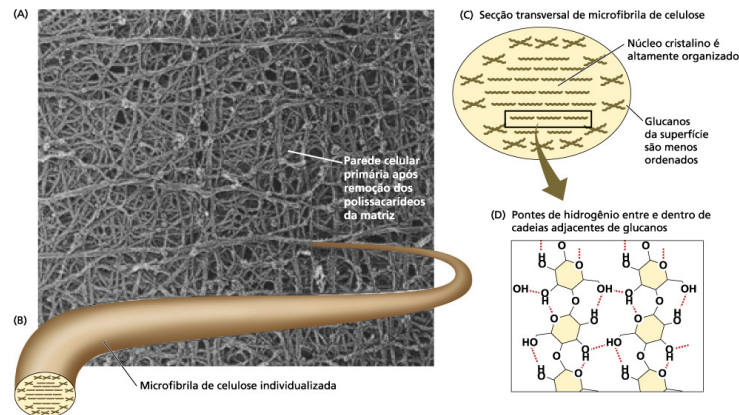


## Os polissacarídios de parede celular são constituídos de diferentes monômeros de açúcar e denominados de acordo com os principais açúcares que contêm.



**FIGURA 15.5** Estruturas conformacionais de açúcares comumente encontrados em paredes celulares vegetais. (A) Hexoses (açúcares de seis carbonos). (B) Pentoses (açúcares de cinco carbonos). (C) Ácidos urônicos (açúcares ácidos). (D) Açúcares deóxi. (E) Celobiose, mostrando a ligação (1 $\rightarrow$ 4)  $\beta$ -D entre dois resíduos de glicose em orientação invertida. Todos os açúcares são apresentados em suas formas piranose, exceto apiose, que existe apenas na forma furanose. Entretanto, na parede celular, L-arabinose ocorre mais comumente na forma furanose.

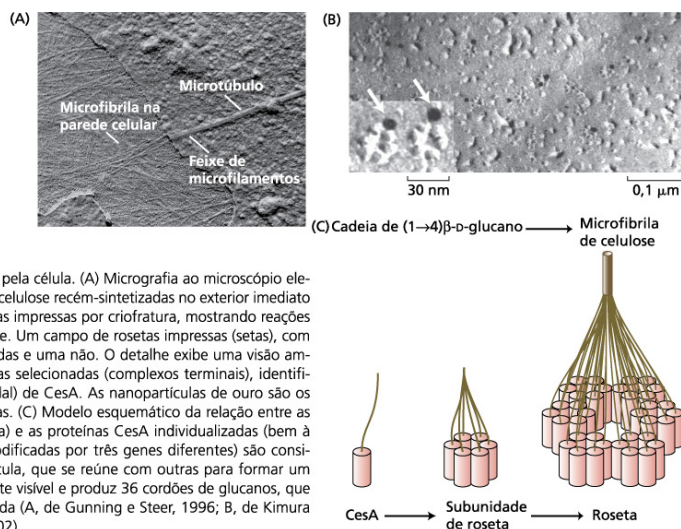
## As microfibrilas de celulose são sintetizadas na membrana plasmática



**FIGURA 15.6** Modelo estrutural de uma microfibrila de celulose. A microfibrila possui regiões de alta cristalinidade entremeadas com regiões menos ordenadas. Algumas hemiceluloses podem também ser aprisionadas no interior das microfibrilas com pontes na superfície. (A) Imagem da parede primária de parênquima de cebola em microscopia eletrônica de varredura, após a extração dos polissacarídeos pectícos da matriz. Observe sua textura fibrilar que se manifesta das camadas de microfibrilas de celulose. (B) Uma microfibrila de celulose individualizada composta de duas a

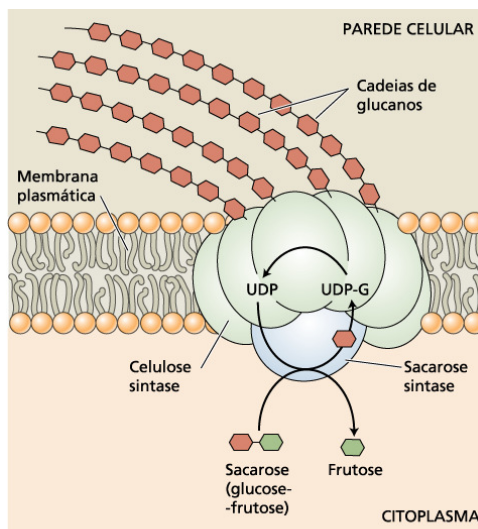
quatro dúzias de cadeias de (1 $\rightarrow$ 4) $\beta$ -D-glucano firmemente ligadas entre si, formando uma fita cristalina. (C) Secção transversal de uma microfibrila de celulose, ilustrando um modelo de estrutura celulósica, com um núcleo cristalino de (1 $\rightarrow$ 4) $\beta$ -D-glucanos altamente ordenados, circundado por uma camada menos organizada. (D) As regiões cristalinas de celulose têm alinhamento preciso de glucanos, com pontes de hidrogênio dentro das camadas de (1 $\rightarrow$ 4) $\beta$ -D-glucanos, mas não entre elas (segundo McCann et al., 1990 e Matthews et al., 2006).

## Síntese de celulose pela célula



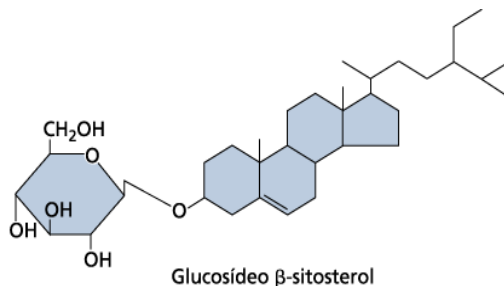
**FIGURA 15.7** Síntese da celulose pela célula. (A) Micrografia ao microscópio eletrônico mostrando microfibrilas de celulose recém-sintetizadas no exterior imediato à membrana plasmática. (B) Réplicas impressas por criofatura, mostrando reações com anticorpos anti-celulose sintase. Um campo de rosetas impressas (setas), com sete rosetas nitidamente identificadas e uma não. O detalhe exibe uma visão ampliada de duas rosetas de partículas selecionadas (complexos terminais), identificadas com *imunogold* (ouro coloidal) de Cesa. As nanopartículas de ouro são os círculos escuros indicados com setas. (C) Modelo esquemático da relação entre as rosetas de partículas (bem à direita) e as proteínas Cesa individualizadas (bem à esquerda). Seis proteínas Cesa (codificadas por três genes diferentes) são consideradas formadoras de uma partícula, que se reúne com outras para formar um hexâmero. Este é microscopicamente visível e produz 36 cordões de glucanos, que compõem uma microfibrila ordenada (A, de Gunning e Steer, 1996; B, de Kimura et al., 1999; C, de Doblin et al., 2002).

## Modelo da síntese de celulose por um complexo com multissubunidades contendo a sintase da celulose.



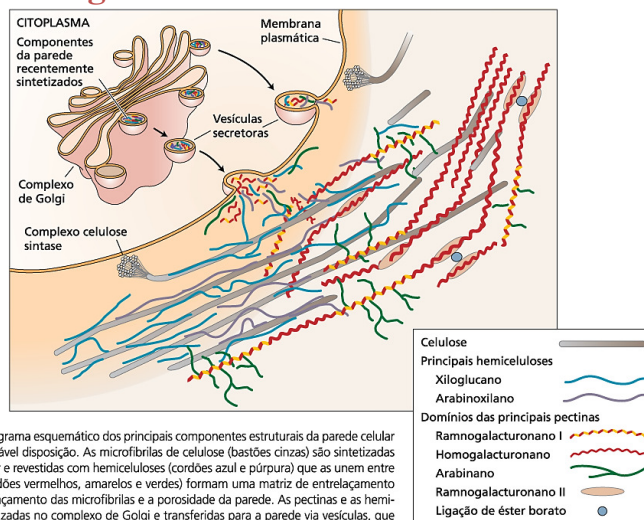
**FIGURA 15.8** Modelo de síntese de celulose por um complexo de múltiplas subunidades contendo celulose sintase. Os resíduos de glicose são doados por UDP-glicose (UDP-G) às cadeias de glucanos em crescimento. A sacarose sintase pode atuar como um canal metabólico na transferência de glicose (tomada da sacarose) para UDP-glicose ou UDP-glicose pode ser obtida diretamente do citoplasma (segundo Amor et al., 1995).

**Os esterol-glucosídios hipoteticamente servem como iniciadores ou aceptores iniciais, que começam o alongamento da cadeia de glucanos.**



**FIGURA 15.9** Estrutura de um glucosídeo esterol que pode atuar como um iniciador (isto é, aceptor inicial para alongamento da cadeia de glucano) da síntese de celulose. Este glucosídeo  $\beta$ -sitosterol consiste em um esterol (à direita) ligado a um resíduo de glucose (à esquerda). Resíduos adicionais de glicose são adicionados a este mostrado aqui, compondo um glucano usado na formação de uma microfibrila de celulose.

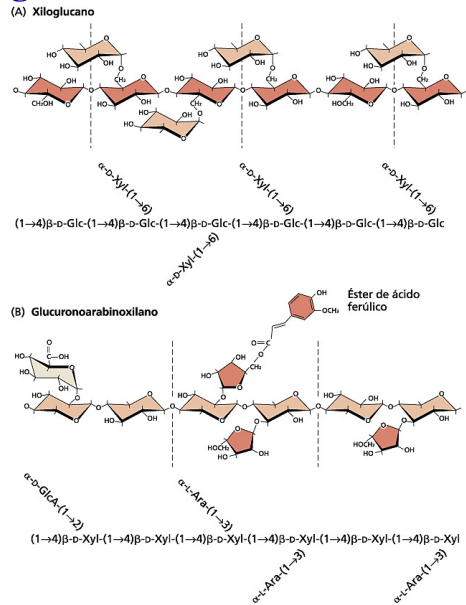
**Os polímeros da matriz são sintetizados no complexo de Golgi e secretados via vesículas.**



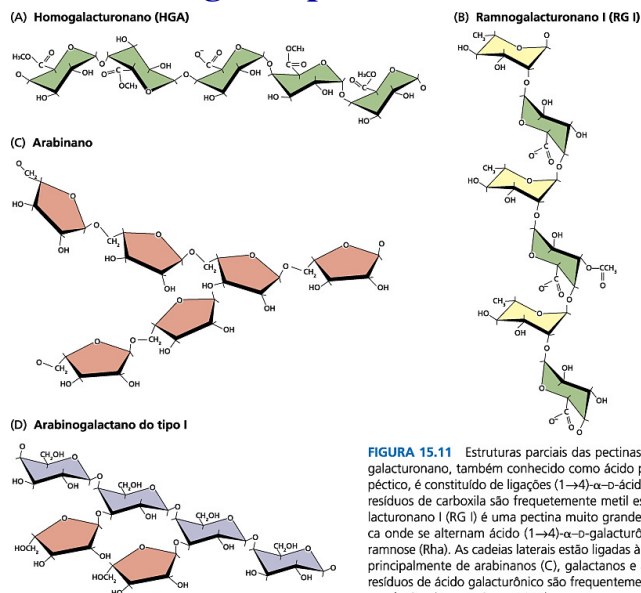
**FIGURA 15.4** Diagrama esquemático dos principais componentes estruturais da parede celular primária e sua provável disposição. As microfibrilas de celulose (bastões cinzas) são sintetizadas na superfície celular e revestidas com hemiceluloses (cordões azul e púrpura) que as unem entre si. As pectinas (cordões vermelhos, amarelos e verdes) formam uma matriz de entrelaçamento que controla o espaçamento das microfibrilas e a porosidade da parede. As pectinas e as hemiceluloses são sintetizadas no complexo de Golgi e transferidas para a parede via vesículas, que se fundem com a membrana plasmática e, desse modo, depositam esses polímeros na superfície celular. Para maior clareza, a rede de hemicelulose-celulose está destacada à esquerda e a rede de pectina está destacada à direita (segundo Cosgrove, 2005).

## As hemiceluloses são polissacarídeos de matriz que se ligam à celulose.

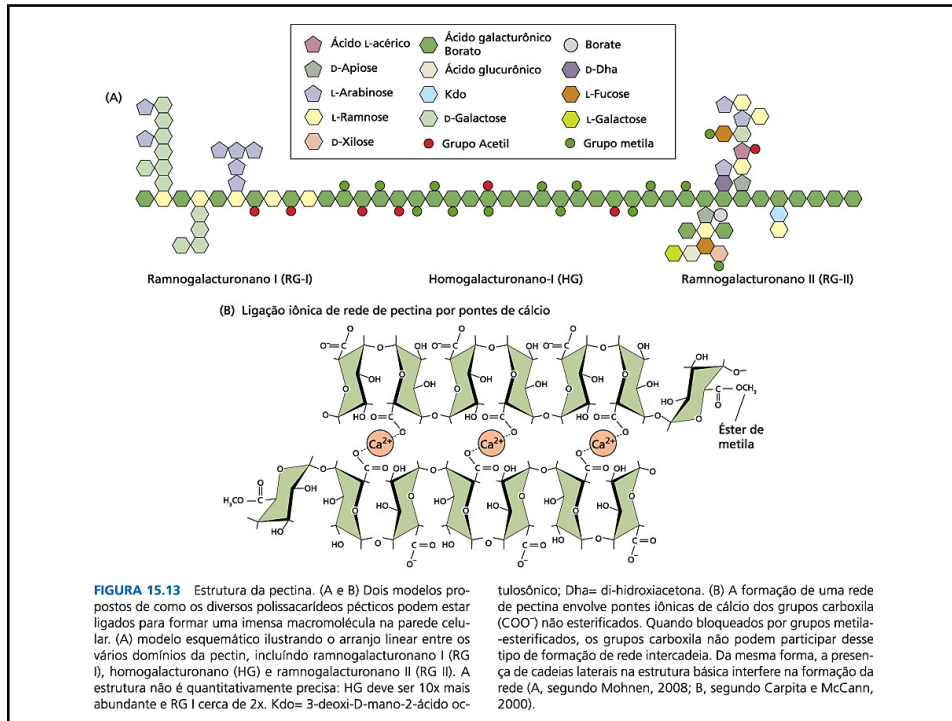
**FIGURA 15.10** Estruturas parciais de hemiceluloses comuns (para detalhes sobre a nomenclatura de carboidratos, ver [Tópico 15.1 na internet](#)). (A) O xiloglucano tem uma estrutura básica de ligações (1→4)-β-D-glucose (Glc), com ramos contendo (1→6)-α-D-xilose (Xyl). Em alguns casos, galactose (Gal) e fucose (Fuc) são adicionadas às cadeias laterais de xilose. (B) Os glucuronoarabinoxilanos têm uma estrutura básica de (1→4)-β-D-xilose (Xyl). Eles também podem ter cadeias laterais contendo arabinose (Ara), ácido 4-O-metil-glucurônico (4-O-Me-α-D-GlcA) ou outros açúcares (segundo Carpita e McCann 2000).



## As pectinas são componentes da matriz em forma de gel da parede celular.



**FIGURA 15.11** Estruturas parciais das pectinas mais comuns. (A) Homogalacturonano, também conhecido como ácido poligalacturônico ou ácido pectico, é constituído de ligações (1→4)-α-D-ácido galacturônico (GalA). Os resíduos de carboxila são frequentemente metil esterificados. (B) Raminogalacturonano I (RG I) é uma pectina muito grande, com uma estrutura básica onde se alternam ácido (1→4)-α-D-galacturônico (GalA) e (1→2)-α-D-ramnose (Rha). As cadeias laterais estão ligadas à ramnose e são compostas principalmente de arabinanos (C), galactanos e arabinogalactanos (D). Os resíduos de ácido galacturônico são frequentemente metil esterificados (segundo Carpita e McCann, 2000).



## As proteínas estruturais tornam-se entrecruzadas na parede

**TABLE 15.2**  
Structural proteins of the cell wall

Class of cell wall proteins	Percentage carbohydrate	Localization typically in:
HRGP (hydroxyproline-rich glycoprotein)	~55	Phloem, cambium, sclereids
PRP (proline-rich protein)	~0-20	Xylem, fibers, cortex
GRP (glycine-rich protein)	0	Xylem

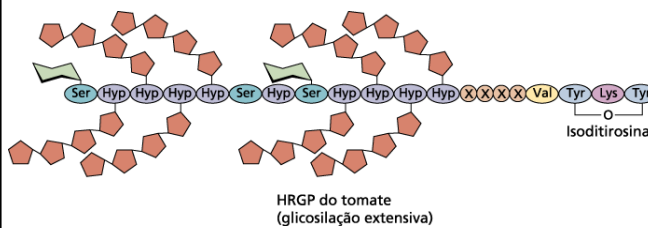


FIGURA 15.14 Motivo repetido rico em hidroxiprolina de uma molécula de HRGP do tomate, mostrando glicosilação extensiva e formação de pontes intramoleculares de isoditrosina (segundo Carpita e McCann, 2000).

Além das proteínas estruturais, as paredes celulares contêm proteínas arabinogalactanos (AGP). 90% ou mais de sua massa podem ser constituídos de açúcar (galactose e arabinose) e representa menos de 1% da MS da parede.

As AGPs atuam na adesão celular, na sinalização durante a diferenciação da célula e como chaperonas de polissacarídeos dentro de vesículas secretoras.

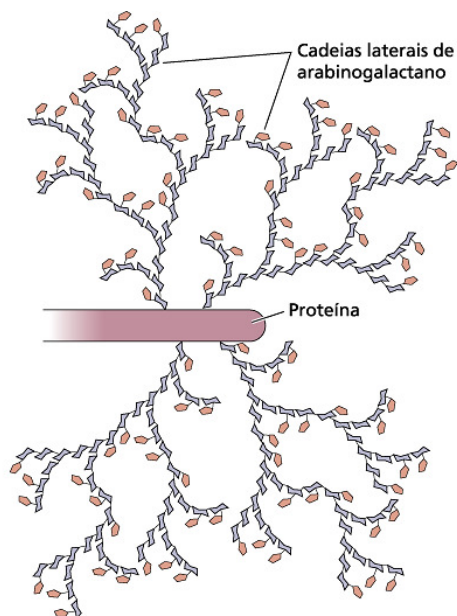


FIGURA 15.15 Uma molécula de arabinogalactano altamente ramificada (segundo Carpita e McCann, 2000).

## Novas paredes primárias são formadas durante a citocinese com a formação da placa celular

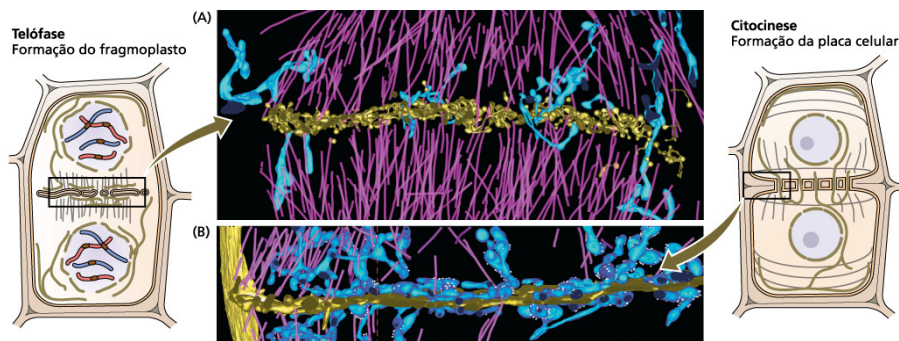


FIGURA 1.26 Alterações na organização do fragmoplasto e do RE durante a formação da placa celular. (A) A placa celular em formação (amarelo, em vista lateral) no início da telófase apresenta poucos locais de interação com a rede túbulo-vesicular do RE (azul). O bloco de microtúbulos do fragmoplasto (roxo)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

**Fragmoplasto é uma reunião complexa de microtúbulos, membranas e vesículas formada no início da telófase.**

Os conteúdos das vesículas funcionam como precursores a partir dos quais a nova lamela média e a parede primária são montadas.

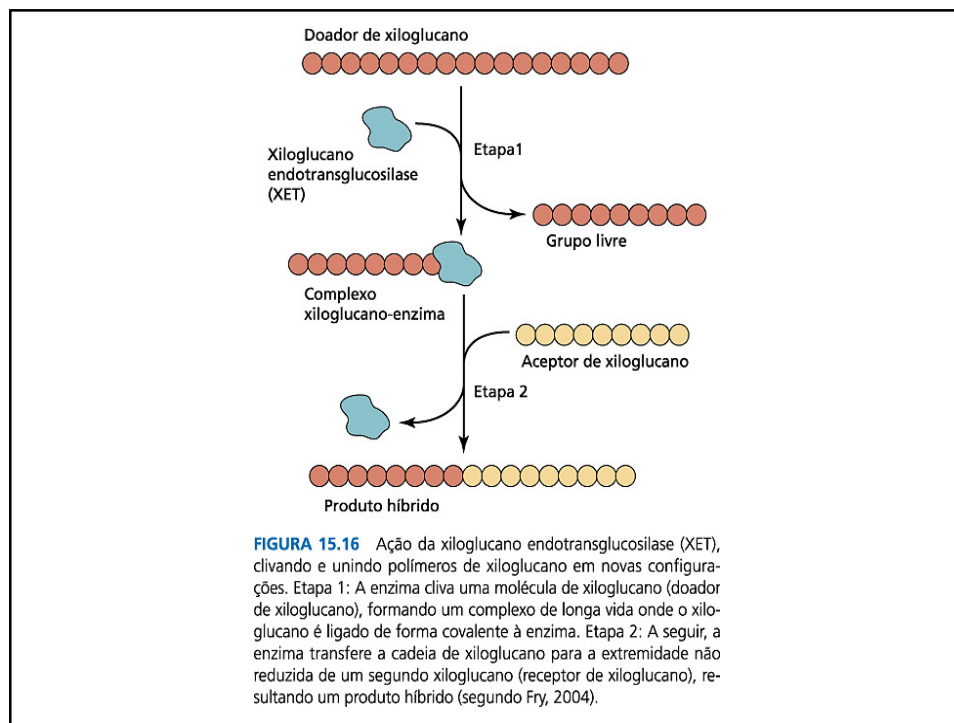
A “vida” de um polímero pode ser delineada, como:

**Síntese → deposição → construção → modificação**  
(algumas vezes afetando a extensibilidade da parede)

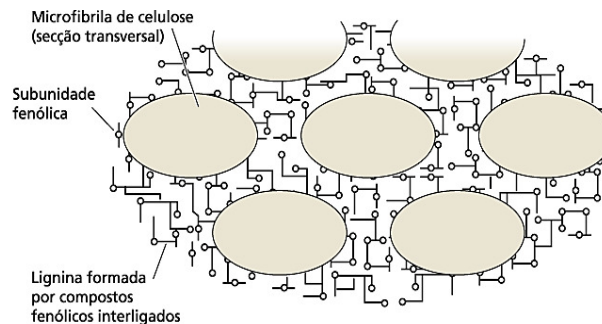
Embora, os detalhes da construção da parede não sejam completamente compreendidos, a **autoconstrução** e a **construção mediada por enzimas** são fundamentais no processo.

**Autoconstrução (self-assembly)** – Os polissacarídeos de parede possuem uma nítida tendência de se agregarem espontaneamente em estruturas organizadas;

**Construção mediada por enzimas** – As enzimas podem participar da organização de parede. A xiloglucano endotransglicosilase (XET) é uma importante enzima na construção da parede, além de glicosidases, pectina metil esterases e diferentes oxidases (peroxidase).



**As oxidases, como a peroxidase, catalisam ligações cruzadas entre grupos fenólicos (tirosina, fenilalanina, ácido ferúlico) em proteínas de parede, pectinas e outros polímeros de parede. Estas ligações cruzadas oxidativas unem subunidades de lignina de maneiras complexas.**

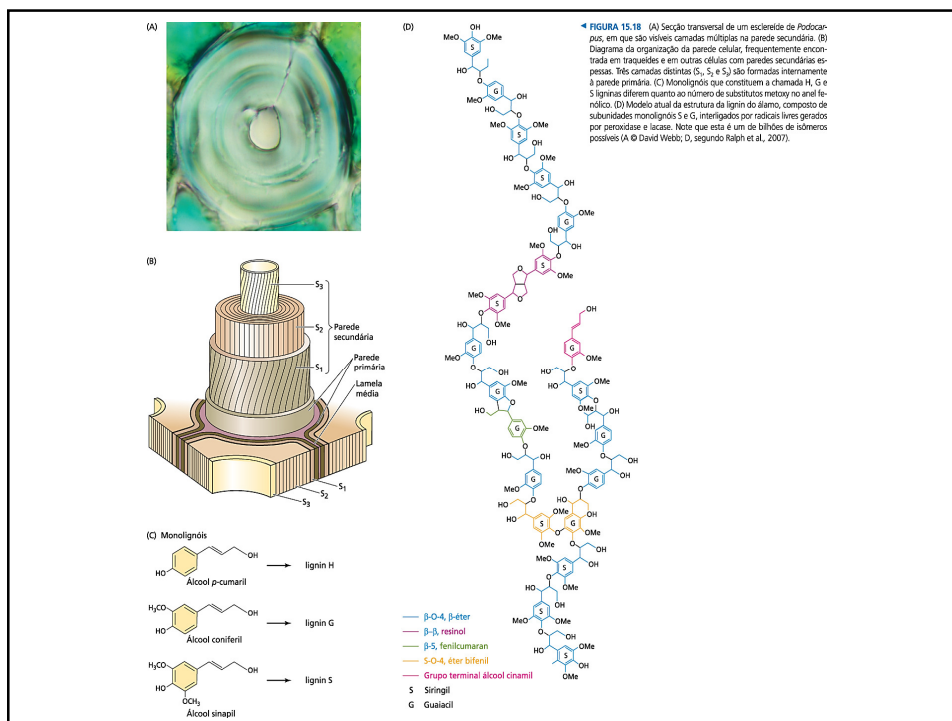


**FIGURA 15.17** Diagrama ilustrando como as subunidades fenólicas de lignina infiltram-se nos espaços entre as microfibrilas de celulose, onde se tornam interligadas (outros componentes da matriz são omitidos neste diagrama).

### **As paredes secundárias formam-se em algumas células após cessada a sua expansão**

- **As paredes secundárias podem ser bastante espessas, como em traqueídes, fibras e outras células que proporcionam suporte mecânico.**
- **A parede secundária rígida no xilema é também importante para evitar o colapso das células condutoras durante períodos de alta tensão da água devido à transpiração rápida.**
- **Em tecidos lenhosos, as paredes secundárias são impregnadas com lignina, fortalecendo a parede e repelindo a água.**
- **A lignina é um polímero fenólico complexo constituído de subunidades de fenilpropanoides, denominadas de monolignóis, os quais são derivados da fenilalanina.**

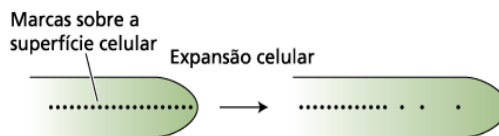




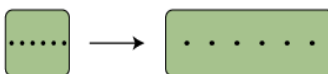
- Pelo fortalecimento e desidratação das paredes celulares, as ligninas reduzem a suscetibilidade ao ataque por enzimas hidrolíticas de patógenos.
- As ligninas também reduzem a digestibilidade de material vegetal por animais e interferem no processo de formação da polpa (conversão da madeira em fibras livres) para fabricação de papel.
- Os esforços atuais na engenharia genética do conteúdo e estrutura da lignina podem melhorar a digestibilidade e o conteúdo nutricional de plantas usadas como forrageiras, bem como aumentar o valor das paredes celulares para a produção de papel e biocombustível.

## Padrões de expansão celular

(A) Crescimento apical



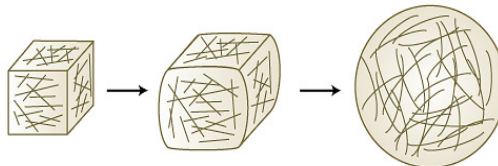
(B) Crescimento difuso



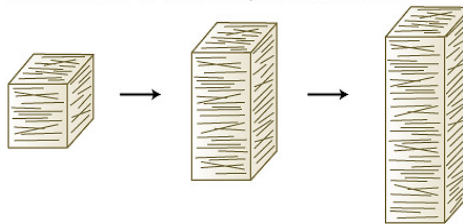
**FIGURA 15.19** A superfície celular expande-se diferentemente durante os crescimentos apical e difuso. (A) A expansão de uma célula em crescimento apical é restrito ao domo apical na extremidade da célula. Se forem colocadas marcas na superfície da célula e ela tiver possibilidade de continuar a crescer, apenas as marcas que estavam inicialmente no domo apical tornam-se afastadas. Os pelos das raízes e os tubos polínicos são exemplos de células vegetais que exibem crescimento apical. (B) Se as marcas forem dispostas sobre a superfície de uma célula em crescimento difuso, a distância entre todas as marcas aumenta à medida que a célula cresce. A maioria das células de plantas multicelulares apresenta crescimento difuso.

**A orientação  
(isotrópica, como  
em maçã, ou  
anisotrópica, na  
maioria das  
células) das  
microfibrilas  
influencia a  
direção de células  
com crescimento  
difuso**

(A) Microfibrilas de celulose orientadas aleatoriamente



(B) Microfibrilas de celulose dispostas transversalmente



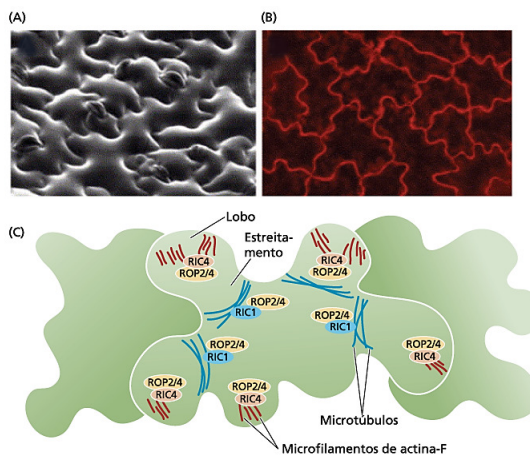
**FIGURA 15.20** A orientação de microfibrilas de celulose recém-depositadas determina a direção da expansão celular. (A) Se a parede celular for reforçada por microfibrilas de celulose orientadas aleatoriamente, a célula irá expandir-se igualmente em todas as direções, formando uma esfera. (B) Quando a maioria das microfibrilas do reforço tem a mesma orientação, a expansão celular ocorre perpendicularmente à orientação dessas microfibrilas e é reprimida na direção do reforço. Neste caso, a orientação da microfibrila é transversal, de modo que a expansão celular é longitudinal.

De acordo com a hipótese de crescimento em multirrede (multicamadas), cada camada sucessiva de parede é estendida e fica mais fina durante a expansão celular, de modo que as microfibrilas seriam reorientadas passivamente na direção longitudinal, isto é, na direção de crescimento.

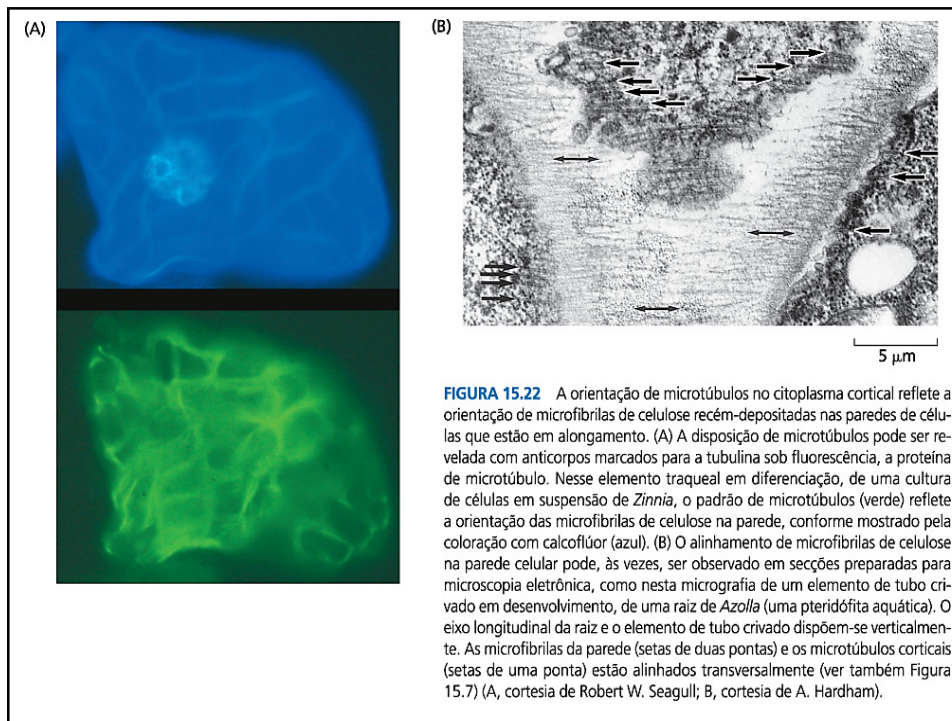
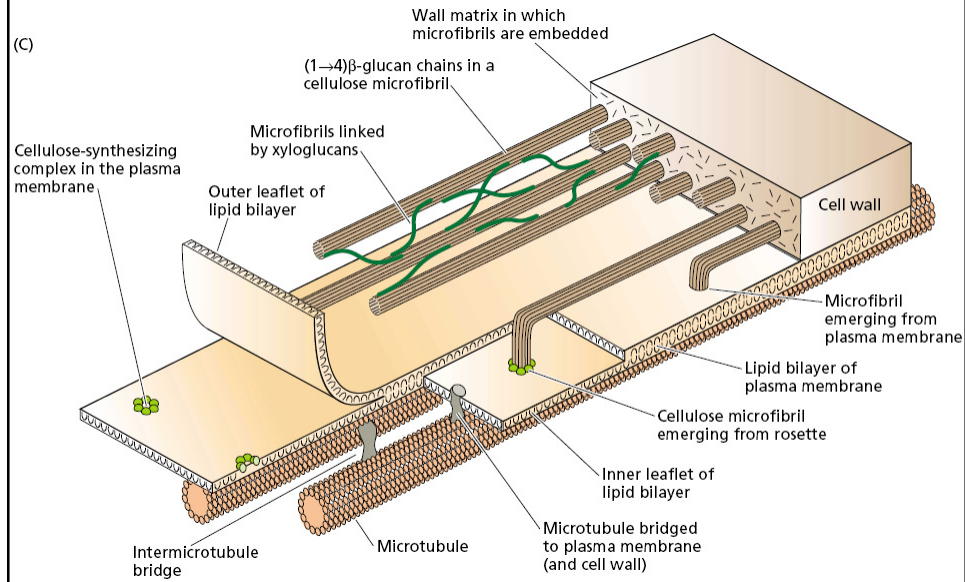


As “células pavimentosas” na epiderme de muitas folhas de dicotiledôneas são altamente lobadas e exibem um padrão de expansão de parede celular que combina aspectos de crescimento difuso e crescimento apical e requer a ação de proteínas de ligação a GTP denominadas ROP GTPases e suas proteínas de ativação denominadas RICs.

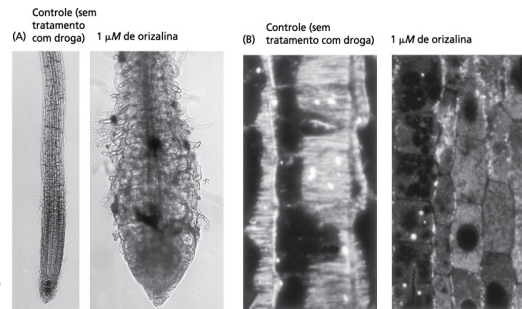
**FIGURA 15.21** Crescimento celular por interdigitação de células pavimentosas da folha e sua regulação pelas ROP GTPases. (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de varredura de células pavimentosas de uma folha de *Arabidopsis*. Observe a aparência de quebra-cabeça. (B) A imagem de células pavimentosas, em imunofluorescência, mostra mais claramente os lobos e as reentrâncias formados por células interdigitadas. (C) Um modelo para explicar o papel de ROP GTPases e seus efetores (RICs) na morfogênese foliar. As ROP2/4 GTPases, quando ativadas por RIC4, promovem a formação de microfibrilamentos de actina em regiões de crescimento de lobos; quando ativadas por RIC1, elas promovem a formação de feixes de microtúbulos na região mais estreita de cada lobo. Essas mudanças no citoesqueleto, de certa forma, atuam, como sinais para orientar a direção do crescimento de parede (A, cortesia de Dan Szymanski; B, de Settleman 2005, cortesia de J. Settleman; C, segundo Fu et al., 2005).



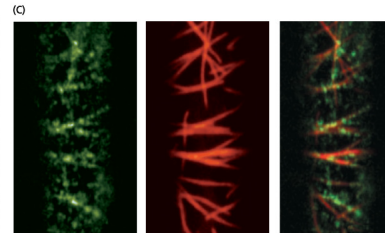
## Os microtúbulos corticais influenciam a orientação de microfibrilas recém-depositadas



**Uma ruptura experimental da organização de microtúbulos com drogas (orizalina, despolimeriza microtúbulos) ou por defeitos genéticos, muitas vezes, provoca a desorganização da estrutura e do crescimento da parede.**



**FIGURA 15.23** O rompimento de microtúbulos corticais provoca um aumento drástico na expansão celular radial e um concomitante decréscimo no alongamento. (A) Raiz de plântula de *Arabidopsis* tratada com 1  $\mu\text{M}$  de orizalina (droga despolimerizadora de microtúbulos) por dois dias antes de ser feita esta fotomicrografia. A droga alterou a polaridade do crescimento. (B) Os microtúbulos foram visualizados por meio de uma técnica de imunofluorescência indireta e um anticorpo antitubulina. Enquanto os microtúbulos no controle estão orientados em ângulos retos em relação à direção do alongamento celular, muito poucos microtúbulos permanecem em raízes tratadas com 1  $\mu\text{M}$  de orizalin. (C) Imagens da proteína CesA (painel da esquerda) e microtúbulos (painel central), marcadas por fluorocromos, indicam que os microtúbulos orientam as trajetórias de movimento da CesA na membrana plasmática. O painel da direita mostra a sobreposição das duas imagens (A, B, de Baskin et al., 1994, cortesia de T. Baskin; C, de Gutierrez et al., 2009).



## Taxa de alongamento celular

**Antes de atingir a maturidade, as células vegetais expandem-se de 10 a 100 vezes em volume em comparação com suas células meristemáticas (em casos extremos, elementos de vaso, podem aumentar mais de 10.000 vezes em volume).**

**A parede celular experimenta essa expansão sem perder sua integridade mecânica e sem tornar-se mais delgada.**

**Portanto, polímeros recém-sintetizados são integrados à parede sem desestabilizar a estrutura existente.**

**Vários fatores influenciam a taxa de expansão de parede celular.**

O tipo e a idade da célula são importantes fatores de desenvolvimento.

As consequências oriundas das atividades de hormônios, como auxina e giberelina, também são importantes.

As condições ambientais, como luz e disponibilidade de água, podem modular a expansão celular.

Esses fatores internos e externos provavelmente modificam a expansão celular alterando o modo como a parede é afrouxada, de modo que ela amolece (estende irreversivelmente) diferentemente.

**O relaxamento do estresse da parede celular controla a absorção de água e o alongamento da célula**

A parede celular, um material polimérico hidratado, tem propriedades físicas que são intermediárias entre as de um sólido e de um líquido. São as propriedades viscoelásticas ou reológicas (de fluxo).

O  $\Psi_p$  de células em crescimento situa-se entre 0,3 a 1,0 MPa. O  $\Psi_p$  estende a parede celular e gera nela um estresse físico ou tensão de contrabalanço. Devido à geometria da célula (um grande volume pressurizado contido por uma parede delgada), essa tensão de parede é estimada em 10 a 100 MPa de estresse de tensão (um estresse muito grande).

### Física do aumento do volume celular

Se  $\Psi_w^{\text{ext}} > \Psi_w^{\text{int}}$  → água entrará na célula (a taxa de absorção de água depende do  $\Delta\Psi_w$  de  $A$  e de  $L_p$ )



Aumento do  $\Psi_p^{\text{int}}$  (causa estresse da parede)



Distensão da parede (relaxamento do estresse que é uma diminuição do estresse da parede com pequena variação de sua dimensão)



Depósito de novo material na parede



Aumento do volume celular

Então:  $\Delta V / \Delta t = A L_p (\Psi_w^{\text{ext}} - \Psi_w^{\text{int}}) = L_p A \Delta\Psi_w$

Onde,  $A$  = área de superfície da célula em  $\text{m}^2$ ; e

$L_p$  = permeabilidade da membrana plasmática para a água que é uma função da estrutura física da membrana e da atividade de aquaporinas, expressa em  $\text{m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$  (condutividade hidráulica).

Admitindo que uma célula em crescimento está em contato com água pura ( $\Psi_w^{\text{ext}} = 0$ ), têm-se:

$$\text{Taxa de absorção de água} = \Delta V / \Delta t = A L_p (\Psi_w^{\text{ext}} - \Psi_w^{\text{int}})$$

$$= A L_p (0 - \Psi_w^{\text{int}}) = -A L_p (\Psi_p^{\text{int}} + \Psi_s^{\text{int}})$$

$$\Delta V / \Delta t = -A L_p (\Psi_p^{\text{int}} + \Psi_s^{\text{int}})$$

Muitos estudos têm demonstrado que o relaxamento e a expansão da parede dependem da pressão de turgor.

O crescimento geralmente cessa antes que o turgor alcance zero.

O valor de turgor em que o crescimento cessa é denominado limiar de amolecimento. Essa dependência da expansão da parede celular em relação à pressão de turgor é expressa como:

$$GR = m (\Psi_p - Y), \quad \text{onde:}$$

**GR = taxa de crescimento;**

**m = extensibilidade de parede;**

**Y = limiar de amolecimento.**

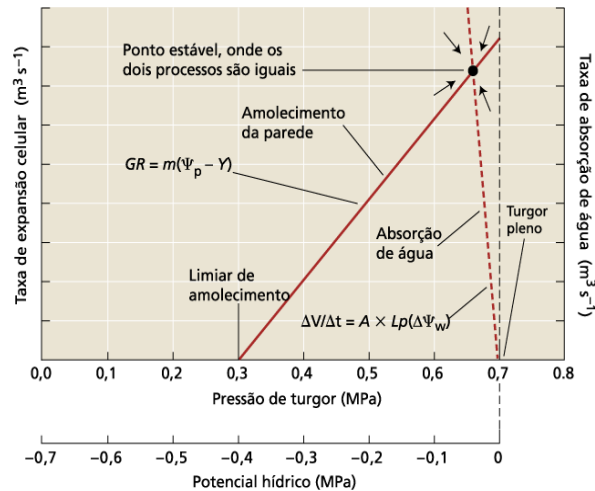
### A VELOCIDADE DE CRESCIMENTO CELULAR DEPENDE:

- Da condutividade hidráulica da membrana plasmática ( $L_p$ );
- Do potencial de solutos da célula ( $\Psi_s^{int}$ );
- Do potencial de turgor da célula ( $\Psi_p^{int}$ );
- Do limiar de amolecimento ( $Y$ );
- Da extensibilidade da parede ( $m$ ).



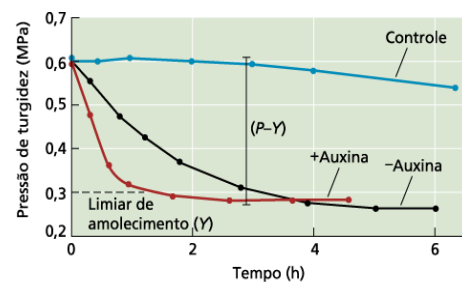
**Sob condições de crescimento de estado estacionário (steady-state), GR corresponde à taxa de absorção de água ( $\Delta V/\Delta t$ ). Isso significa que o aumento no volume da célula iguala o volume de água absorvida.**

**FIGURA 15.24** Representação gráfica das duas equações que relacionam absorção de água e expansão celular à pressão de turgor e ao potencial hídrico da célula. Os valores da taxa de expansão celular e absorção de água são arbitrários. O equilíbrio do crescimento só é alcançado no ponto de interseção das duas equações. Todo o desequilíbrio entre absorção de água e expansão de parede resultará em mudanças no turgor celular e levará a célula de volta ao ponto estável da interseção entre os dois processos.



**A absorção de água, que é induzida pelo relaxamento do estresse da parede, amplia a célula e tende a devolver o estresse da parede e a pressão de turgor aos seus valores de equilíbrio.**

**No entanto, se as células em crescimento são impedidas fisicamente de absorver água, o relaxamento do estresse da parede reduz de modo progressivo o turgor celular.**

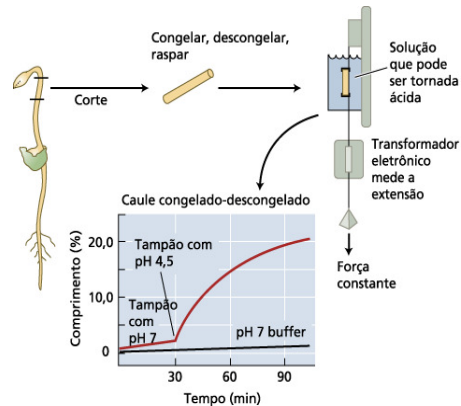


**FIGURA 15.25** Redução da pressão de turgor celular (potencial hídrico) por relaxamento de tensão. Nesse experimento, os segmentos excisados de caule de plântulas de ervilha foram incubados em solução com ou sem auxina, depois secados e colocados em uma câmara úmida lacrada. A pressão de turgor celular ( $P$ ) foi medida em diversos intervalos de tempo. Os segmentos tratados com auxina reduziram rapidamente sua turgidez a um limiar de amolecimento ( $\gamma$ ), como resultado do rápido relaxamento da parede. Os segmentos sem auxina mostraram uma taxa de relaxamento mais lenta. Os segmentos controle tiveram o mesmo tratamento do grupo tratado com auxina, exceto que eles permaneceram em contato com uma gota de água, que impediu o relaxamento da parede (segundo Cosgrove, 1985).

## O crescimento induzido por acidez e o relaxamento da parede são mediados por expansinas

Uma característica comum de paredes celulares em crescimento é que elas se estendem muito mais rápido em pH ácido que em neutro. Esse fenômeno é denominado crescimento ácido.

A acidificação da parede também está associada com o crescimento induzido por auxina, mas ela não é suficiente para explicar todos os mecanismos de crescimento desencadeados por este hormônio.

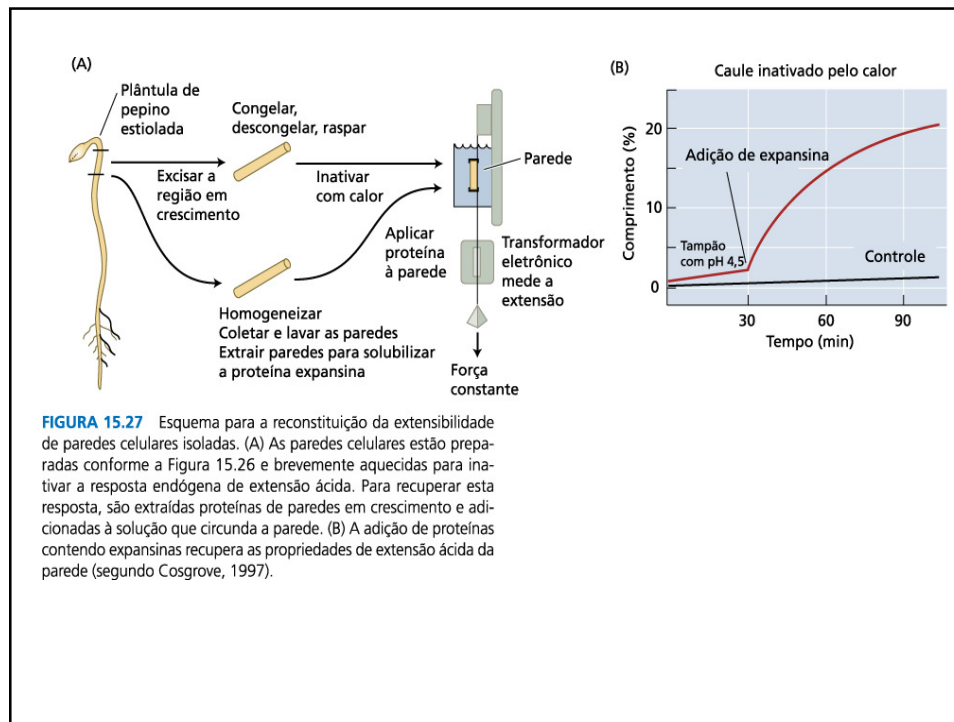


**FIGURA 15.26** Extensão de paredes celulares isoladas induzida por acidez e medida em um extensômetro. A amostra de parede de células mortas é presa e colocada sob tensão em um extensômetro, que mede o comprimento com um transformador eletrônico ligado a um grampo. Quando a solução que circunda a parede é removida com tampão ácido (p. ex., pH 4,5), a parede estende-se irreversivelmente em uma maneira dependente do tempo (ela desliza).

O deslizamento induzido por acidez é característico de paredes de células em crescimento, mas não é observado nas maduras (que não estão em crescimento).

Quando estas paredes são pré-tratadas com calor, proteases e outros agentes que desnaturam proteínas, elas perdem a sua capacidade de responder à acidificação.

Estes resultados indicam que o crescimento ácido não é devido simplesmente às características físico-químicas da parede, mas catalisado por uma ou mais proteínas de parede.



## Várias mudanças estruturais acompanham o cessar da expansão da parede

A parada do crescimento, que ocorre durante a maturação da célula, é irreversível e tipicamente acompanhada por uma redução da extensibilidade da parede. Essas mudanças físicas na parede podem ocorrer por:

- Uma redução nos processos de afrouxamento da parede;
- Um aumento de ligações cruzadas de parede; ou
- Uma alteração na composição da parede, contribuindo para uma estrutura mais rígida ou menos suscetível ao afrouxamento.

**Os componentes ativos, de extrato proteico de paredes em crescimento, provaram ser um grupo de proteínas denominadas EXPANSINAS.**

**Essas proteínas catalisam a extensão pH-dependente e o relaxamento do estresse de paredes celulares. Elas causam o deslizamento da parede pelo afrouxamento da adesão não covalente entre polissacarídeos de parede.**

**A base molecular da ação da expansina sobre a reologia (propriedades viscoelásticas) da parede ainda é incerta, mas a maioria das evidências indica que as expansinas causam deslizamento da parede pelo afrouxamento da adesão não covalente entre polissacarídeos de parede.**

**Além das expansinas, as  $\beta$ -glucanases atuam no afrouxamento de parede celular durante o alongamento da célula induzido por auxina.**