

UNIDADE XIII – CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

1. **Introdução**
2. **Visão geral do crescimento e desenvolvimento vegetal**
3. **Embriogênese: as origens da polaridade**
4. **Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado**
5. **O meristema apical da raiz**
6. **O meristema apical do caule**
7. **Organogênese vegetativa**
8. **Senescência e morte celular programada**

Introdução

As plantas oferecem um intrigante contraste no desenvolvimento em relação aos animais, não somente com respeito a suas diversas formas, mas também como estas formas surgem.



FIGURA 16.1 Dois exemplos contrastantes de forma vegetal originada de processos de crescimento indeterminado. (A) A árvore candelabro (Chandelier Tree), uma famosa *Sequoia sempervirens* que se adaptou a muitos desafios durante sua existência aproximada de 2400 anos. (B) A forma compacta e o ciclo de vida rápido da espécie muito menor *Arabidopsis thaliana* tem feito dela um modelo útil para a compreensão dos mecanismos que dirigem o crescimento e o desenvolvimento vegetal. (A © David L. Moore/Alamy; B foto de David McIntyre).

Diferentes como elas podem ser, as duas espécies utilizam mecanismos de crescimento comuns a todas as plantas multicelulares, na qual a forma é elaborada gradualmente por meio de processos adaptativos de crescimento pós-embrionário.

Os animais, ao contrário, têm um padrão de desenvolvimento mais previsível, no qual o plano básico do corpo é determinado durante a embriogênese.

Estas diferenças entre plantas e animais podem ser compreendidas parcialmente em termos de estratégias de sobrevivência contrastantes.

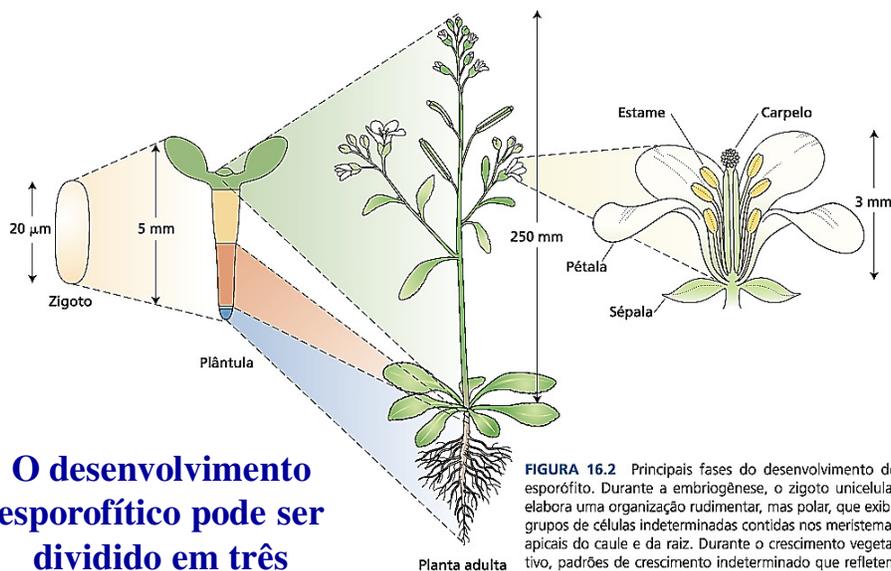
Visão geral do crescimento e desenvolvimento vegetal

O hábito sedentário das plantas permite-lhes uma organização relativamente simples, comparado com o de animais, esta falta de mobilidade das plantas apresenta desafios significativos.

Por serem incapazes de se deslocarem para habitats ótimos, as plantas precisam, em vez disso, adaptar-se aos seus ambientes locais. Essa adaptação pode ocorrer em um nível fisiológico, bem como ser alcançada por meio de padrões flexíveis de desenvolvimento que caracterizam o crescimento vegetativo.

Um elemento-chave desse crescimento adaptativo é a presença de tecidos meristemáticos, os quais contêm um suprimento de células cujo destino permanece indeterminado.

Por meio da proliferação e da diferenciação reguladas destas células, as plantas são capazes de produzir uma diversidade de formas complexas adaptadas ao ambiente local.



O desenvolvimento esporofítico pode ser dividido em três estágios principais

FIGURA 16.2 Principais fases do desenvolvimento do esporófito. Durante a embriogênese, o zigoto unicelular elabora uma organização rudimentar, mas polar, que exibe grupos de células indeterminadas contidas nos meristemas apicais do caule e da raiz. Durante o crescimento vegetativo, padrões de crescimento indeterminado que refletem (*inputs*) aportes de programas intrínsecos e de fatores ambientais, produzem uma arquitetura variável de caule e raiz. Durante o desenvolvimento reprodutivo, os meristemas apicais vegetativos do caule (MACs) são reprogramados para produzir uma série característica de órgãos florais, incluindo carpelos e estames, em que a geração gametofítica se inicia.

- **Embriogênese** – Este termo descreve o processo pelo qual uma única célula é transformada em uma entidade multicelular com uma organização característica, mas normalmente rudimentar.
 - **Dentro da estrutura espacial do embrião, grupos de células tornam-se funcionalmente especializadas para formar os tecidos epidérmicos, corticais e vasculares.**
 - Os meristemas apicais são formados nas extremidades em crescimento da parte aérea e raiz e possibilitam a elaboração de tecidos e órgãos adicionais durante o crescimento vegetativo subsequente.
 - **Ao final da embriogênese, ocorrem numerosas mudanças fisiológicas que tornam o embrião apto a resistir a longos períodos de dormência e condições ambientais adversas.**
-
- **Desenvolvimento vegetativo** – Com a germinação, o embrião quebra seu estado de dormência e, pela mobilização de reservas armazenadas, começa um período de crescimento vegetativo.
 - **Por meio da fotomorfogênese e do posterior desenvolvimento da parte aérea, a plântula torna-se fotossinteticamente capaz, possibilitando o crescimento vegetativo, geralmente indeterminado, subsequente.**
 - **Diferente do crescimento determinado em animais, o crescimento indeterminado das plantas é caracterizado por programas reiterados de desenvolvimento de órgãos laterais que permitem à planta elaborar uma arquitetura mais bem adequada ao ambiente local.**

- **Desenvolvimento reprodutivo – Após um período de desenvolvimento vegetativo, as plantas respondem a uma combinação de estímulos internos e externos, incluindo tamanho, temperatura e fotoperíodo, para experimentar a transição para o desenvolvimento reprodutivo.**
- **Em plantas floríferas, essa transição envolve a formação de meristemas florais especializados que originam as flores.**

A seguir, serão examinados vários exemplos fundamentais de desenvolvimento vegetal e serão estudados como os métodos moleculares e genéticos têm contribuído para a nossa compreensão de como são alcançadas diferenças em regiões de crescimento.

Embriogênese: as origens da polaridade

Nas espermatófitas, a embriogênese proporciona muitos exemplos de processos de desenvolvimento, pelos quais a arquitetura básica da planta é estabelecida, incluindo a elaboração de formas (morfogênese), a formação associada de estruturas funcionalmente organizadas (organogênese) e a diferenciação de células para produzir vários tecidos (histogênese).

Os meristemas apicais de caules e raízes são fundamentais para sustentar os padrões indeterminados de crescimento vegetativo.

A embriogênese difere entre dicotiledôneas e monocotiledôneas, mas também apresenta processo básicos comuns.

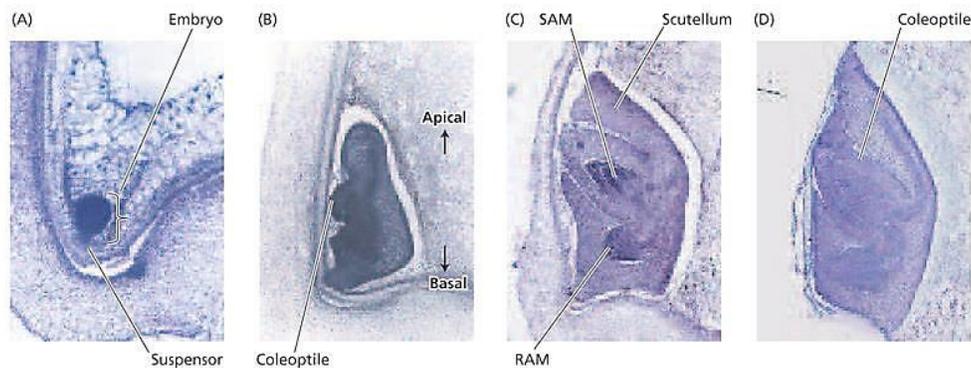


Figure 16.2.A Arroz (monocotiledônea da família gramíneas [Poaceae]) ilustrando o desenvolvimento embrionário nas fases globular (A), coleóptilo (B), estágio juvenil embrionário (C), e fase de embrião maduro (D). O escutelo é o cotilédone modificado especializado na absorção de açúcares liberados a partir do endosperma durante a germinação (Cortesia de Y. Nagato)

Embriogênese em *Arabidopsis* – Em virtude de seu pequeno tamanho, os padrões de divisão celular que produzem o embrião de *Arabidopsis* são relativamente simples e facilmente acompanhados.

Cinco estágios, cada qual ligado à forma do embrião, são amplamente reconhecidos:

- 1. Estágio zigótico (Figura 16.3A)**
- 2. Estágio globular (Figura 16.3B-D)**
- 3. Estágio de coração (Figura 16.3E e F)**
- 4. Estágio de torpedo (Figura 16.3G)**
- 5. Estágio maduro (Figura 16.3H)**

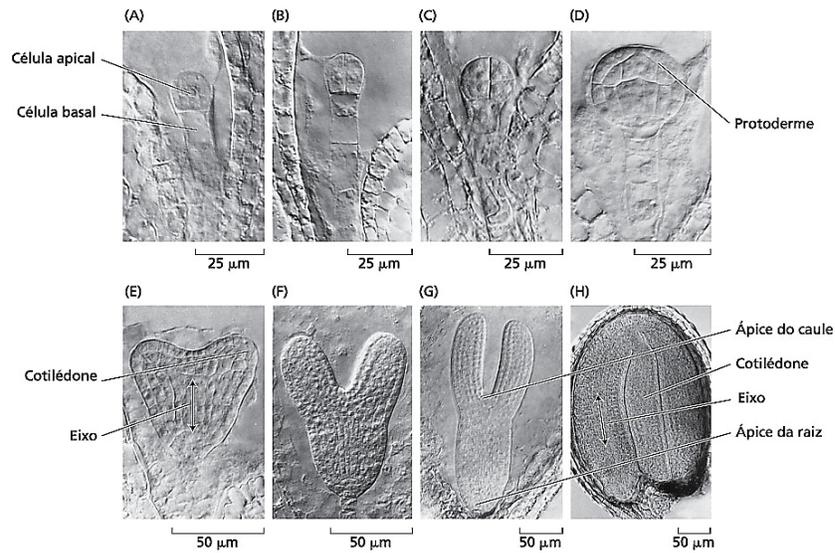


FIGURA 16.3 Os estágios da embriogênese de *Arabidopsis* são caracterizados por padrões exatos de divisões celulares. (A) Embrião unicelular após a primeira divisão do zigoto, que forma as células apical e basal; (B) embrião com duas células; (C) embrião com oito células; (D) estágio semiglobular, que desenvolveu uma protoderme

distinta (camada superficial); (E) estágio do coração inicial; (F) estágio do coração tardio; (G) estágio de torpedo; e (H) embrião maduro (de West & Harada 1993; fotografias de K. Matsudaira Yee; cortesia de John Harada, © American Society of Plant Biologists, reproduzido com permissão).

Uma comparação superficial da embriogênese em *Arabidopsis* com a do arroz revela várias diferenças no tamanho, forma, número de células e padrões de divisão.

Apesar dessas diferenças, emergem muitas características em comum, que podem ser generalizadas para todas as espermatófitas.

Talvez a mais fundamental dessas características relacione-se à polaridade, tanto o eixo apical-basal (que vai da extremidade do caule até a extremidade da raiz) como o eixo radial (perpendicular ao eixo apical-basal, o qual se estende do centro da planta para o exterior).

**A polaridade
apical-basal é
estabelecida
na
embriogênese**

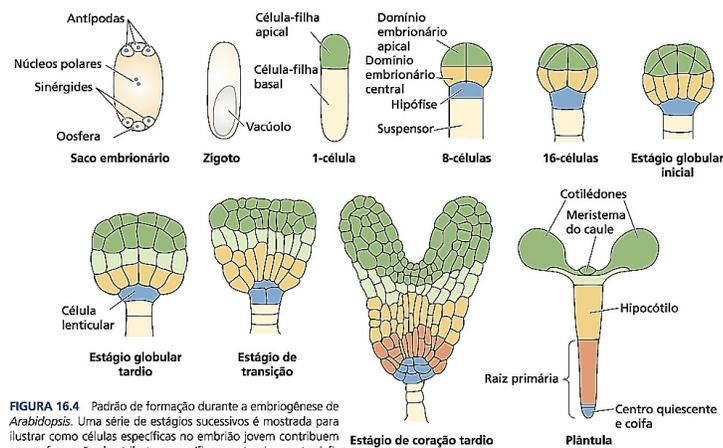


FIGURA 16.4 Padrão de formação durante a embriogênese de *Arabidopsis*. Uma série de estágios sucessivos é mostrada para ilustrar como células específicas no embrião jovem contribuem para a formação de atributos específicos anatomicamente definidos da plântula. Os grupos de células clonais (células que podem ser rastreadas até sua origem a partir de uma progenitora comum) são indicados por cores distintas. Seguindo a divisão assimétrica do zigoto, a célula-filha apical menor se divide e forma um embrião de oito células, consistindo em duas fileiras de quatro células cada uma. A fileira superior origina o meristema apical do caule e a maior parte dos primórdios cotilédones. A fileira inferior produz o hipocótilo e parte dos cotilédones, a raiz embrionária e as células superiores do meristema apical da raiz. A célula-filha basal do zigoto produz uma série de células não embrionárias que constituem o suspensor, o qual conecta o embrião ao saco embrionário. A célula superior do suspensor torna-se a hipófise (azul), que é parte do embrião. A hipófise se divide para formar o centro quiescente e as células **tronco** (iniciais) que constituem a coifa.

No início do estágio globular, grandes diferenças entre os destinos das séries superiores e inferiores de células começam a emergir:

- **A região apical, derivada do quarteto de células apicais, origina os cotilédones e o meristema apical do caule.**
- **A região mediana, derivada do quarteto de células basais, origina o hipocótilo (caule embrionário), a raiz e os domínios apicais da raiz.**
- **A hipófise, derivada da célula superior do suspensor, origina o restante do meristema da raiz (incluindo o centro quiescente e as células iniciais que constituem a coifa).**

Certos mutantes de *Arabidopsis* que têm padrões nitidamente diferentes de divisão celular, ainda retêm a capacidade de formar as características embrionárias básicas

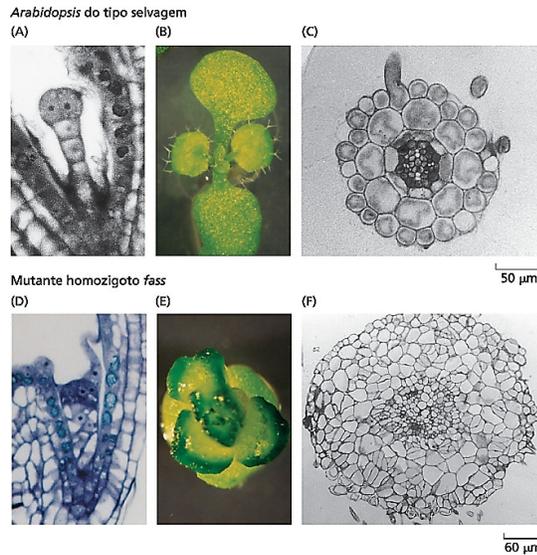


FIGURA 16.6 Divisões celulares adicionais não impedem o estabelecimento dos elementos do padrão radial básico. Plantas de *Arabidopsis* com mutações no gene *FASS* (ou alternativamente, *TON2*) são incapazes de formar uma faixa de microtúbulos da pré-prófase em células de qualquer estágio de divisão. Plantas carregando essa mutação são altamente irregulares em suas divisões celulares e nos seus planos de expansão, e, como consequência, elas são fortemente deformadas; entretanto, elas continuam a produzir tecidos reconhecíveis e órgãos nas suas posições corretas. Embora os órgãos e os tecidos produzidos por estas plantas mutantes sejam bastante anormais, o padrão radial do tecido não é perturbado. (*Em cima*) *Arabidopsis* tipo selvagem: (A) embrião no estágio globular inicial; (B) plântula vista de cima; (C) secção transversal de uma raiz. (*Embaixo*) Estágios comparáveis de homocigoto de *Arabidopsis* para a mutação *fass*: (D) embriogênese inicial; (E) plântula mutante vista de cima; (F) secção transversal de uma raiz mutante, mostrando a orientação aleatória das células, mas com uma ordem aproximada à do tipo selvagem: uma camada epidérmica externa envolve um córtex multicelular, que, por sua vez, circunda o cilindro vascular (de Traas et al., 1995).

Dado que a embriogênese pode acomodar padrões variáveis de divisão celular, mecanismos que dependem da sinalização *dependente de posição* provavelmente executam papéis mais relevantes do que mecanismos dependentes de linhagem.

Esses mecanismos de sinalização *dependentes de posição* devem apresentar três tipos gerais de elementos funcionais:

1. Deve haver sinais que signifiquem posições singulares dentro da estrutura em desenvolvimento.
2. Células individuais devem possuir os meios de estimar sua localização em relação aos sinais de posição.
3. As células devem ter a capacidade de responder, de uma maneira apropriada, à informação de posição.

A auxina pode funcionar como sinal químico móvel durante a embriogênese

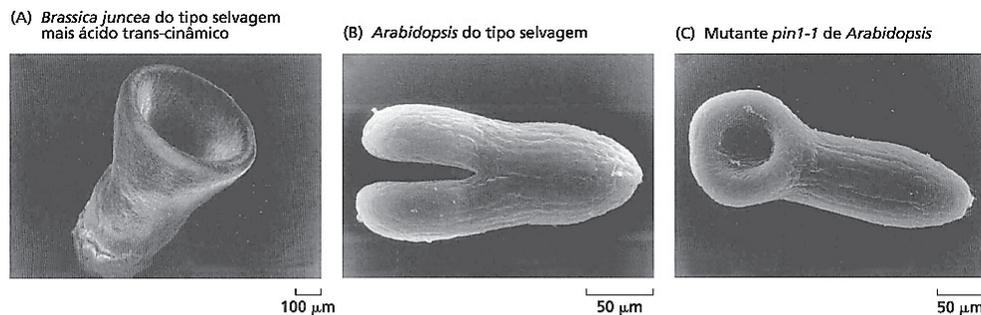


FIGURA 16.7 Evidência de um papel da auxina no desenvolvimento embrionário. (A) Morfologia alterada de um embrião de *Brassica juncea*, causada por sua cultura *in vitro* por 10 dias na presença de ácido *trans*-cinâmico (um flavonoide que reduz os níveis de auxina e inibe seu transporte). (B) Embrião de *Arabidopsis*

do tipo selvagem. (C) Um embrião mutante *pin1-1* de *Arabidopsis*. Observe a falha similar na separação dos cotilédones, causada pela inibição química do transporte de auxina *in vitro* e pela interrupção do transporte de auxina por mutações no gene *PIN* (de Liu et al., 1993).

O transporte dirigido de auxina pode contribuir para uma distribuição padronizada de auxina através do embrião em desenvolvimento

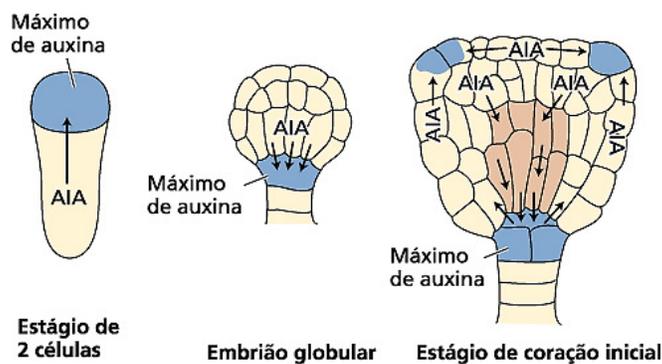
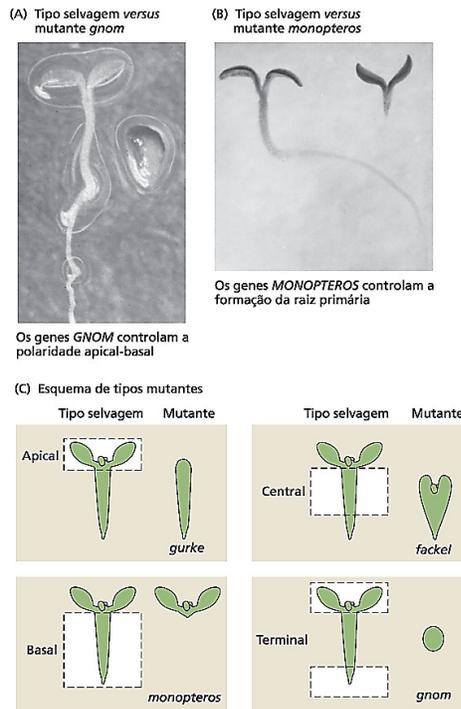


FIGURA 16.8 Movimento de auxina (AIA) dependente de PIN durante estágios iniciais da embriogênese. O movimento da auxina, inferido a partir da distribuição assimétrica de proteínas PIN e da atividade dos genes-repórter DR5 de resposta à auxina (ver Capítulo 19), é representado pelas setas. As áreas azuis indicam células com concentrações máximas de auxina.

A análise de mutantes tem ajudado a identificar genes essenciais para a organização (polaridade básica) do embrião

FIGURA 16.9 Os genes essenciais para a embriogênese de *Arabidopsis* foram identificados a partir de seus fenótipos mutantes. O desenvolvimento de plântulas mutantes é comparado aqui com o do tipo selvagem no mesmo estágio de desenvolvimento. (A) O gene *GNOM* ajuda a estabelecer a polaridade apical-basal. Uma planta homocigota para *gnom* é mostrada à direita. (B) O gene *MONOPTEROS* é necessário para o padrão basal e a formação da raiz primária. Uma planta homocigota para a mutação *monopteros* (à direita) possui um hipocótilo, um meristema apical do caule normal e cotilédones, mas não tem raiz primária. (C) Esquema de quatro tipos de mutantes com deleção. Em cada par, a região destacada da planta do tipo selvagem à esquerda está ausente da mutante à direita. (A de Mayer et al., 1993; B de Berleth e Jürgens, 1993; C de Mayer et al., 1991).



- A proteína **GNOM (GN)** estabelece uma distribuição polar de proteínas de fluxo de auxina.

A atividade de GEF (*fator de troca da guanina*) do GN é necessária para a localização polarizada das proteínas PIN, que atuam como parte de um sistema de transporte de fluxo de auxina.

- **MONOPTEROS (MP)** codifica um fator de transição que é ativado pela auxina.

A clonagem do gene MP revelou que ele codifica um membro de uma família de proteínas chamada *fatores de resposta à auxina* (ARFs), implicando em um processo dependente de auxina.

O padrão radial orienta a formação de camadas de tecidos

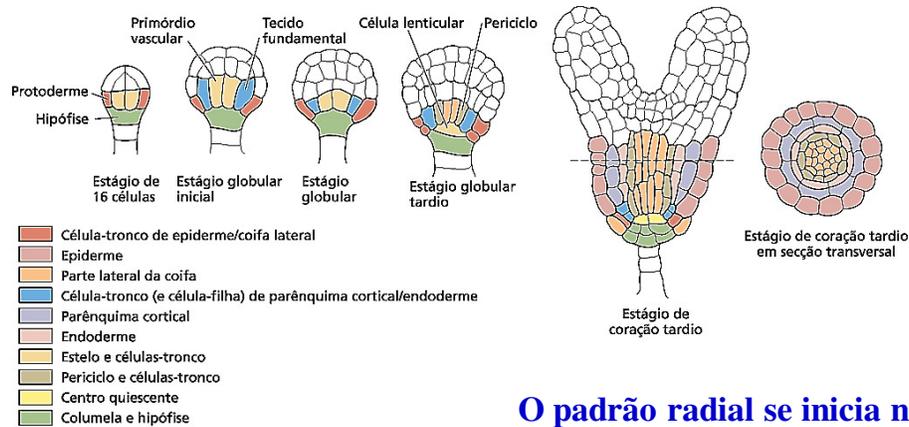


FIGURA 16.10 Um resumo da sequência de eventos do padrão radial durante a embriogênese de *Arabidopsis*. Os cinco estágios embrionários sucessivos, mostrados em seção longitudinal, ilustram a origem de tecidos distintos, iniciando com o delineamento da protoderme (à esquerda) e terminando com a formação dos tecidos vasculares (à direita). Observe como o número de tecidos aumenta devido à atividade de células-tronco. Uma vista em seção transversal da porção basal do embrião em estágio de coração tardio é mostrada bem à direita (o nível da seção transversal é mostrado pela linha na seção longitudinal a sua esquerda).

O padrão radial se inicia no embrião globular, com a formação da protoderme, tecido fundamental e primórdio vascular.

Estudos genéticos têm apontado para dois genes, *A. thaliana* **MERISTEM LAYER 1 (ATML1)** e **PROTODERMAL FACTOR 2 (PDF2)**, como tendo papéis essenciais no estabelecimento da identidade epidérmica de células posicionadas superficialmente.

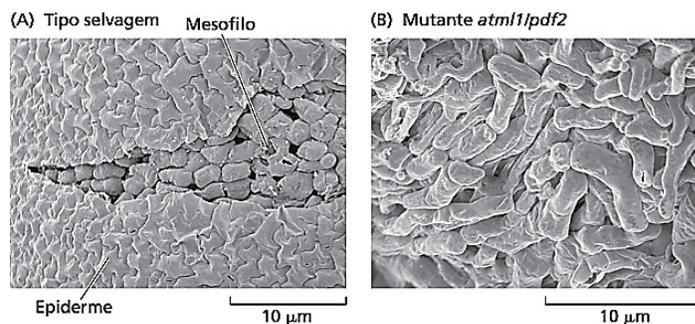


FIGURA 16.11 Os genes *ATML1* e *PDF2* são requeridos para o estabelecimento de uma epiderme normal. A comparação de uma planta do tipo selvagem (A) e um mutante duplo *atm1/pdf2* (B) mostra a semelhança entre as camadas superficiais do mutante com o mesófilo da planta do tipo selvagem (parcialmente exposto em A).

Análises genéticas revelaram também as identidades de genes envolvidos no estabelecimento de tecidos mais internos, incluindo o sistema vascular e o córtex.

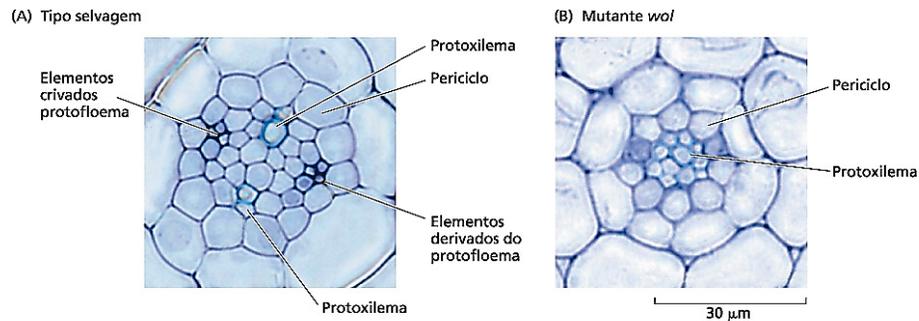


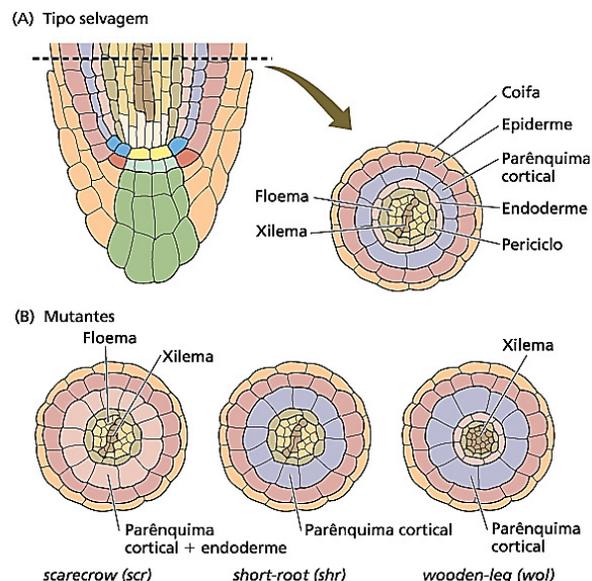
FIGURA 16.12 O receptor de citocinina codificado pelo gene *WOODEN LEG (WOL)* de *Arabidopsis* é requerido para o desenvolvimento normal do floema. Comparação de raízes do tipo selvagem (A) e do mutante *wol* (B) mostrando uma ausência de elementos de floema em *wol* que é acompanhada por um decréscimo aparente no número de camadas celulares (de Mahonen et al., 2000).

O gene *WOL* (conhecido como **CYTOKININ RESPONSE 1 [CRE1]**) codifica um receptor da citocinina, implicando esse hormônio no estabelecimento de elementos do padrão radial.

A diferenciação de células corticais e endodérmicas envolve o movimento intracelular de um fator de transcrição

Gene WOL: Estabelecimento de elementos do padrão radial (floema).
Genes SHR e SCR: Necessários para o desenvolvimento do tecido fundamental

FIGURA 16.13 Uma comparação de padrões radiais de raízes normais e mutantes mostra as funções espacialmente definidas de genes específicos. (A) Raiz do tipo selvagem. (B) Padrão radial de raiz defeituosa de três mutantes de *Arabidopsis*: *scarecrow (scr)*, *short-root (shr)* e *wooden leg (wol)* (segundo Nakajima & Benfey, 2002).



Tecidos meristemáticos: bases para o crescimento indeterminado

O desenvolvimento das plantas apresenta um notável grau de plasticidade, o que pode ser atribuído aos meristemas.

Meristema é definido como um grupo de células que retém a capacidade de proliferar e cujo destino final permanece indeterminado.

Diversos tipos de meristemas contribuem para o desenvolvimento de plantas:

O meristema apical da raiz (MAR) e o meristema apical do caule (MAC) são encontrados nas extremidades da raiz e do caule.

Meristemas intercalares representam tecidos proliferativos que são ladeados por tecidos diferenciados, enquanto meristemas marginais funcionam de modo similar nas margens de órgãos em desenvolvimento.

Meristemoides, pequenos agrupamentos superficiais de células que dão origem a estruturas como tricomas ou estômatos.

O meristema apical da raiz (MAR)

Vários aspectos do crescimento da raiz refletem adaptações às exigências do ambiente. As raízes, que fixam a planta e absorvem água e nutrientes minerais do solo, exibem um padrão complexo de crescimento e tropismos que as permitem explorar e tirar proveito de um ambiente heterogêneo cheio de obstáculos.

À medida que as células produzidas pelo MAR se distanciam do ápice, crescimentos laterais como pelos radiculares ou ramificações laterais se formam mais distante da ponta da raiz, em regiões onde o alongamento celular está completo.

A extremidade da raiz possui quatro zonas de desenvolvimento.

Em *Arabidopsis*, essas quatro zonas ocupam pouco mais do que o primeiro milímetro da ponta da raiz. Em outras espécies, essas zonas se estendem sobre uma distância mais longa, mas o crescimento ainda é confinado às regiões distais da raiz.

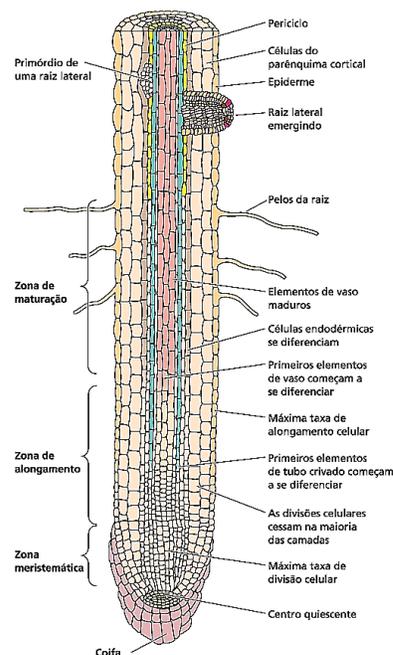
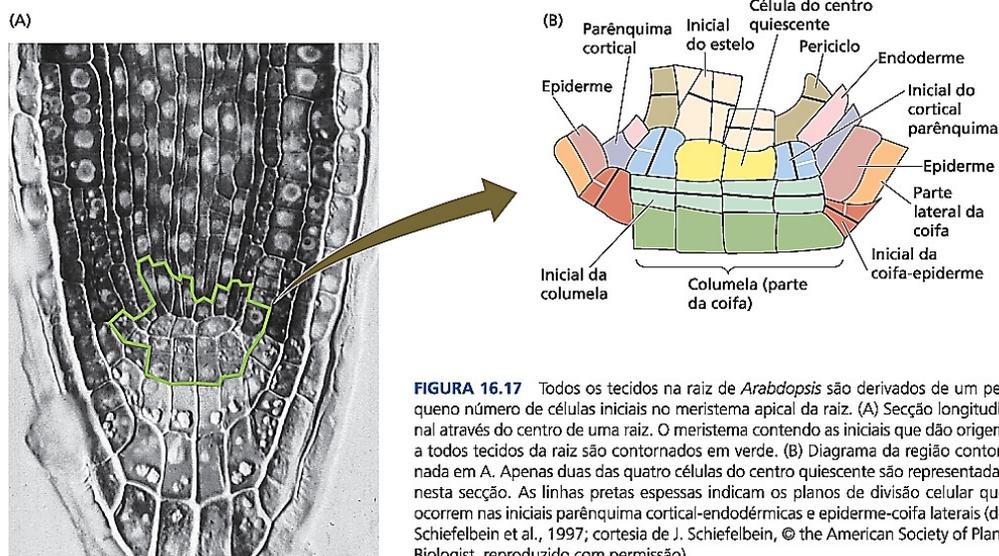


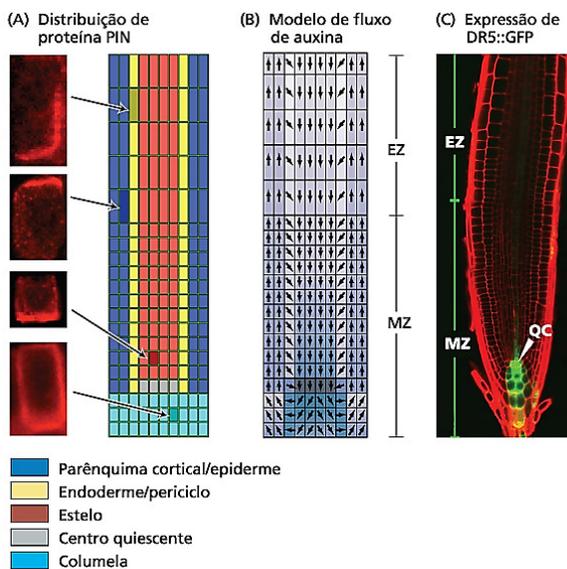
FIGURA 16.16 Diagrama simplificado de uma raiz primária mostrando a coifa, a zona meristemática, a zona de alongamento e a zona de maturação.

A origem dos diferentes tecidos da raiz pode ser rastreada a partir de células iniciais específicas

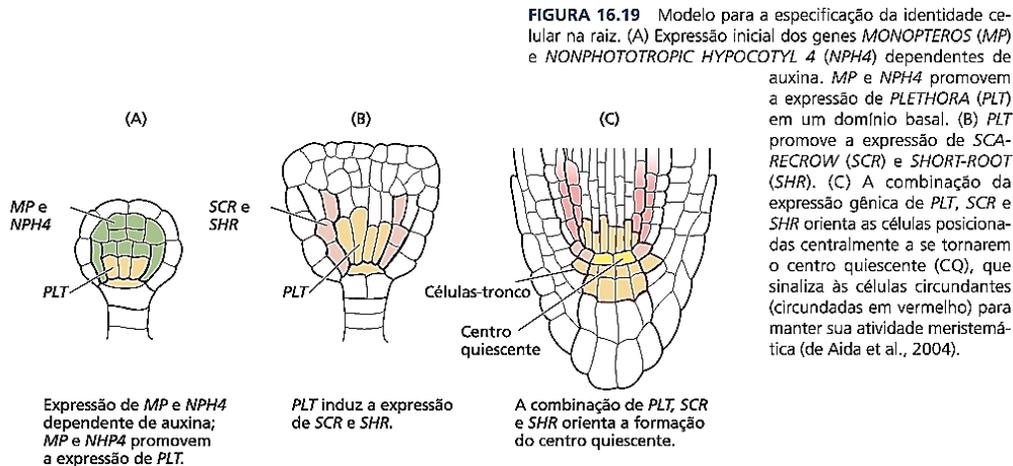


A auxina contribui para a formação e a manutenção do MAR

FIGURA 16.18 Padrões de concentrações de proteínas PIN na raiz podem ser usados para prever os fluxos de auxina. (A) Localização celular assimétrica de proteínas PIN (áreas vermelhas) em diferentes tecidos da raiz. (B) Os padrões de proteína PIN preveem concentrações de auxina altas no CQ (regiões com previsão de concentrações relativas de auxina mais altas são indicadas por sombreado mais escuro). (C) Concentrações relativas de auxina inferidas a partir da atividade repórter DR5::GFP estão de acordo com estas previsões. Abreviações: ZA, zona de alongamento; ZM, zona meristemática (de divisão); CQ, centro quiescente (adaptado de Grieneisen et al., 2007).



As respostas à auxina dependem de fatores de transcrição específicos



Gene *MP*: Controla a formação da raiz primária.

Genes *SHR* e *SCR*: Necessários para o desenvolvimento do tecido fundamental

Meristema apical do caule (MAC)

O meristema apical do caule tem a tarefa de manter conjuntos de células indeterminados que possibilitem o crescimento indeterminado.

O ápice caulinar se refere ao meristema apical (se refere especificamente às células iniciais e suas derivativas indiferenciadas) **acrescido dos primórdios foliares formados mais recentemente.**

O tamanho, a forma e a organização do MAC variam de acordo com um número de parâmetros, incluindo espécies de plantas, estágio de desenvolvimento e condições de crescimento.

Meristema apical do caule (MAC)

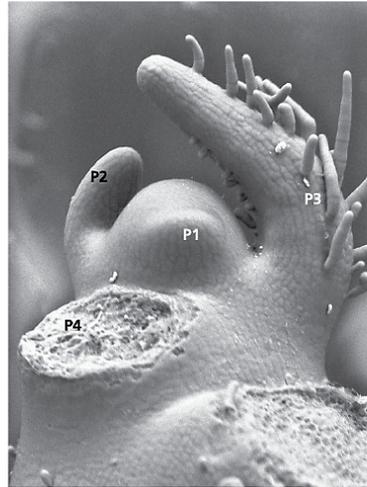


FIGURA 16.21 Ápice do caule de tomateiro. Esta micrografia obtida por MEV mostra as características básicas de ápice caulinar, incluindo uma região central em forma de domo, que mantém iniciais indiferenciadas (*uncommitted initials*) e uma série de primórdios foliares (P1, P2, P3), que emergiram sucessivamente em posições laterais sobre os flancos do ápice caulinar. P4 indica a base de um primórdio foliar mais velho que foi removido para expor os primórdios mais jovens (de Kuhlemeier & Reinhardt, 2001; cortesia D. Reinhardt).

O meristema apical do caule tem zonas e camadas distintas

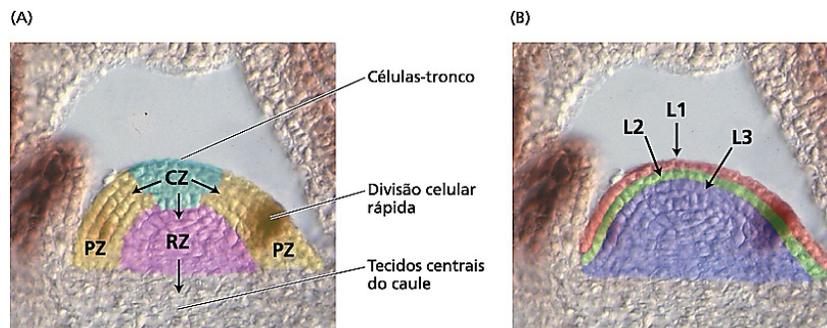


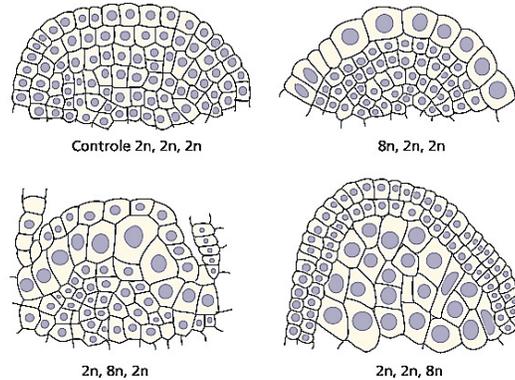
FIGURA 16.22 O meristema apical do caule de *Arabidopsis* pode ser analisado em termos de zonas citológicas ou camadas celulares. (A) O meristema apical do caule possui zonas citológicas que representam regiões com identidades e funções diferentes. A zona central (ZC) contém células meristemáticas que se dividem lentamente, mas são fontes definitivas dos tecidos que constituem o corpo da planta. A zona periférica (ZP), em que as células se dividem rapidamente, circunda a zona central e produz os primórdios foliares. Uma

zona medular (ZM) situa-se no interior da zona central e gera os tecidos centrais do caule. (B) O meristema apical do caule também possui camadas celulares que contribuem para tecidos específicos do caule. A maioria das divisões celulares é anticlinal nas camadas externas L1 e L2, ao passo que os planos de divisões celulares são orientados mais aleatoriamente na camada L3. A camada mais externa (L1) gera a epiderme do caule; as camadas L2 e L3 geram tecidos internos (de Bowman e Eshed, 2000).

Os tecidos do caule são derivados de vários conjuntos discretos de iniciais apicais

FIGURA 16.23 Em ápices de caule tratados com colchicina, uma das camadas de células contém núcleos poliploides aumentados, demonstrando a presença de camadas distintas clonais no meristema apical do caule (de Steeves & Sussex, 1989).

Um conjunto de iniciais superficiais dá origem a uma camada epidérmica clonalmente distinta, chamada L1, enquanto conjuntos de iniciais mais internas dão origem à camada subepidérmica L2 e a uma camada L3 posicionada centralmente.



As identidades das células iniciais são determinadas por mecanismos dependentes de posição.

As localizações das proteínas *PIN* influenciam a formação do MAC

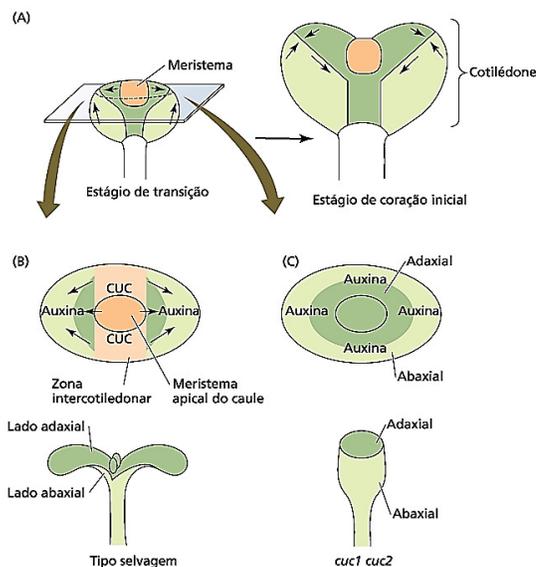
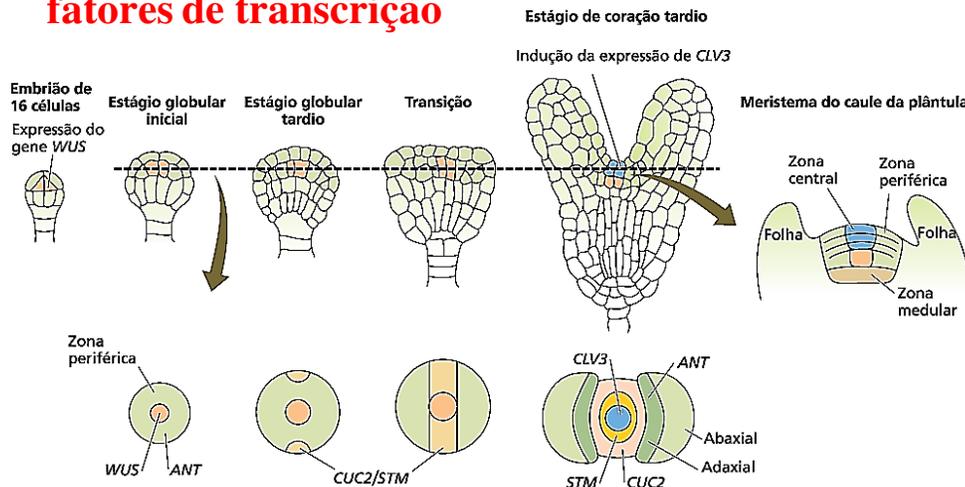


FIGURA 16.24 Um modelo para o estabelecimento do padrão dependente de auxina do ápice caulinar. (A) Direção do transporte de auxina (setas) durante o estágio de transição e o estágio de coração inicial em embriões de *Arabidopsis*. (B, C) Seções transversais (como mostrado em A) através do domínio apical de um embrião tipo selvagem (B) e um gene *CUP-SHAPED COTYLEDON* mutante duplo (*cuc1 cuc2*) (C), mostrando a região no embrião que se desenvolverá no meristema apical do caule, as zonas intercotilédonares e os domínios adaxial e abaxial do cotilédono. No embrião do tipo selvagem, o MAC e as zonas intercotilédonares possuem níveis baixos de auxina e, conseqüentemente, níveis elevados de CUC, ao passo que o padrão oposto é observado nos primórdios cotilédonares laterais (flancos). (C) Em um mutante *cuc1 cuc2*, os cotilédones não conseguem se separar, impedindo, portanto, a formação de um meristema apical do caule (segundo Jenik & Barton, 2005).

A formação embrionária do MAC requer a expressão coordenada de fatores de transcrição

FIGURA 16.25 A formação do domínio apical envolve uma sequência definida de expressão gênica. A fileira superior ilustra o começo da expressão de *WUS* em uma camada interna, que induz a expressão de *CLV3* em camadas celulares externas adjacentes. A fileira inferior exibe seções transversais no nível indicado pela linha tracejada acima e enfatiza os padrões de expressão gênica que demarcam os cotilédones emergentes e os domínios apicais do caule (segundo Laux et al., 2004).



A embriogênese requer expressão gênica específica (*Arabidopsis*)

- **CLAVATA (CLV1 - quinase receptora, CLV2, CLV3 - ligante do receptor):** Sinalização para o desenvolvimento vegetal;
- **WUS:** Regulador-chave do caráter indeterminado da célula-tronco;
- **CUC (CUC-SHAPED COTYLEDON 1, 2 e 3):** Necessário para a formação de cotilédones.
- **SHOOTMERISTEMLESS (STM):** Necessário para o desenvolvimento do pró-meristema da parte aérea.

Retroalimentação negativa limita o tamanho do meristema apical

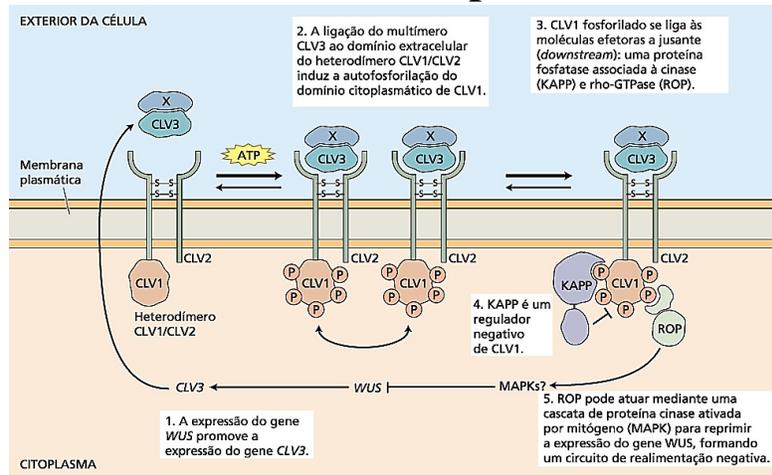
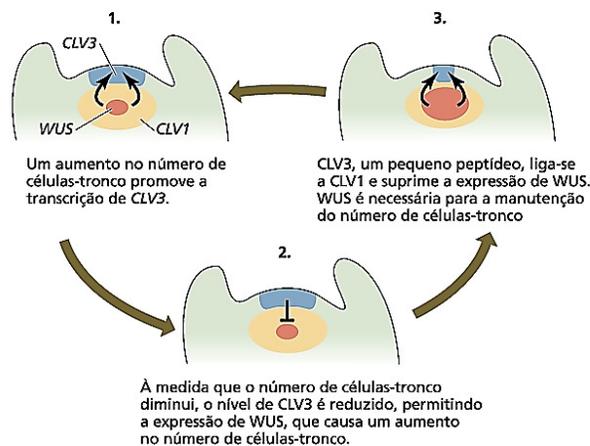


FIGURA 16.26 Modelo da cascata de sinalização da cinase receptora CLAVATA1/CLAVATA2 (CLV1/CLV2), que forma um circuito de realimentação negativa (*negative feedback loop*) com o gene WUS (segundo Clark, 2001).

Como a atividade quinase do complexo suprime o crescimento meristemático?

A atividade CLV dispara uma cascata de sinalização que finalmente reprime WUS, um gene-chave necessário para a contínua divisão celular no MAC.

FIGURA 16.27 Modelo de circuito de realimentação que mantém células iniciais no MAC.



Organogênese vegetativa

Embora a embriogênese desempenhe um papel crítico no estabelecimento da polaridade básica e no crescimento do eixo da planta, muitos outros aspectos da forma da planta refletem processos do crescimento vegetativo.

Para a maioria das plantas, a arquitetura do caule depende da produção regulada de órgãos laterais determinados, como as folhas, bem como da formação regulada e do desenvolvimento indeterminado de sistemas de ramificação.

Os sistemas de raízes têm níveis de complexidade que resultam da formação regulada e do desenvolvimento indeterminado de raízes laterais.

Assim como a embriogênese, a organogênese vegetativa depende de diferenças regionais nas atividades de hormônios, que disparam programas complexos baseados na transcrição da expressão gênica que dirige aspectos específicos do desenvolvimento dos órgãos.

Os padrões filotáticos dependem de muitos fatores, incluindo os fatores intrínsecos que determinam a filotaxia característica de cada espécie.

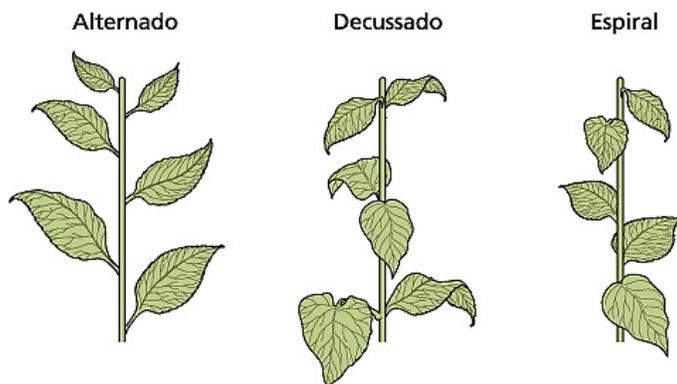


FIGURA 16.29 Três tipos de arranjo foliar (padrões filotáticos) ao longo do eixo caulinar. Os mesmos termos são usados também para inflorescências e flores.

Zonas localizadas de acúmulo de auxina promovem a iniciação foliar

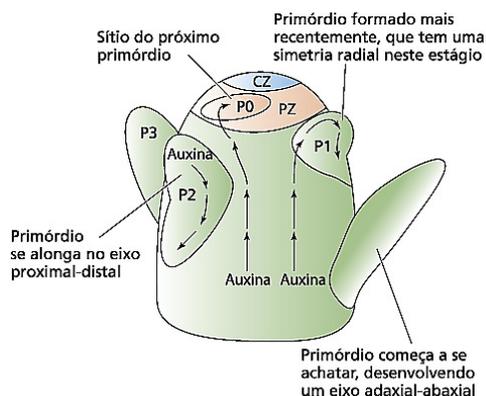
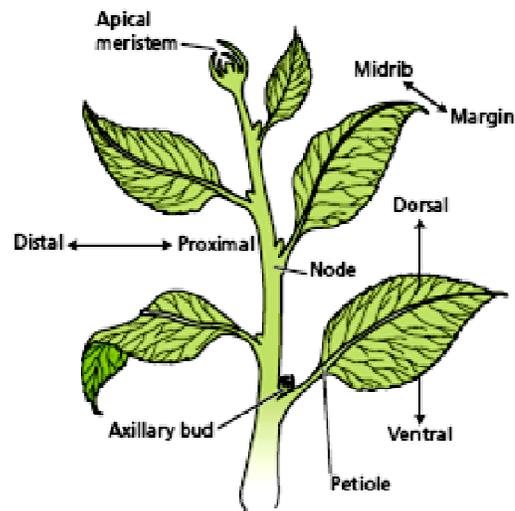


FIGURA 16.30 Os sítios de formação de folhas estão relacionados a padrões de transporte polar de auxina. Os padrões de movimento de auxina (setas) podem ser inferidos a partir da localização assimétrica das proteínas PIN. P0, P1, P2 e P3 referem-se às idades dos primórdios foliares; P0 corresponde ao estágio em que a folha começa a evidenciar seu desenvolvimento, e P1, P2 e P3 representam folhas sucessivamente mais velhas. Os primórdios foliares são iniciados onde ocorre o acúmulo de auxina. O movimento acrópeto (em direção à ponta) de auxina é bloqueado na fronteira que separa as zonas central e periférica (ZC e ZP, respectivamente), levando a um aumento dos níveis de auxina nesta posição e à iniciação da folha (P0). O primórdio foliar formado a seguir (P1) age como um dreno de auxina, desta maneira evitando a iniciação de novas folhas diretamente acima dele. O deslocamento de uma folha mais madura para longe da ZP permite que os movimentos acrópetos de auxina se reestabeleçam, e, portanto, possibilita a iniciação de outra folha (segundo Reinhardt et al., 2003).

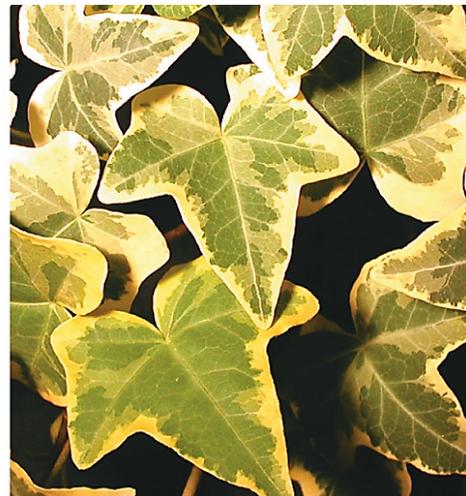
Os eixos de simetria das folhas no caule.
Diagrama de um caule, mostrando o eixo ao longo do qual se processa o desenvolvimento
 (Christensen & Weigel, 1998).



A expressão gênica espacialmente regulada determina a forma achatada da folha

FIGURA 16.31 As quimeras periclinais demonstram que o tecido do mesófilo tem mais de uma única origem clonal na hera (*Hedera helix*). Essas folhas variegadas fornecem informações sobre as origens clonais de tecidos diferentes. Uma mutação em um gene essencial para o desenvolvimento de cloroplastos ocorreu em algumas das células iniciais do meristema. As células derivadas dessas células mutantes são brancas, enquanto células derivadas de outras, células meristemáticas normais, se mostram verdes (cortesia de S. Poethig).

Embora a distribuição geral da divisão celular durante o desenvolvimento foliar seja previsível, observa-se uma variação considerável nas contribuições que células individuais no primórdio representam para a folha final.



A expressão gênica espacialmente regulada determina a forma achatada da folha

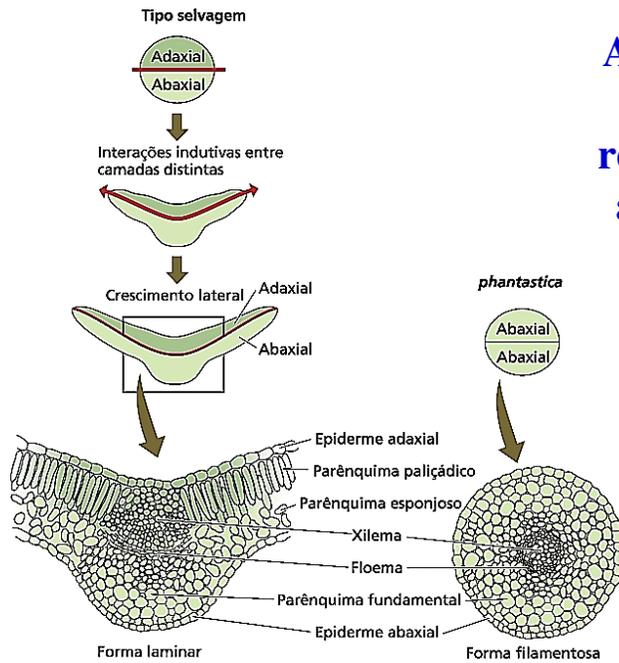


FIGURA 16.32 Um modelo para explicar o crescimento lateral das lâminas foliares que depende da justaposição de tecidos adaxiais (*em cima*) e abaxiais (*embaixo*). De acordo com este modelo, as interações entre essas duas camadas de tecidos são necessárias para que ocorra o crescimento lateral. No mutante *phan*, em que a especificação de tecidos adaxiais falha, não há justaposição de tipos de tecidos distintos, provocando a ausência de crescimento lateral das lâminas foliares e da produção do fenótipo mutante.

Diferentes mecanismos iniciam raízes e caules

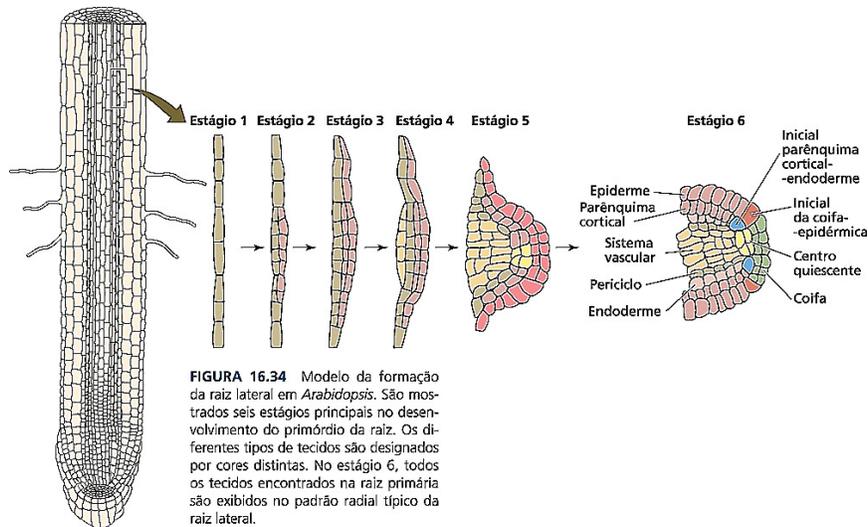


FIGURA 16.34 Modelo da formação da raiz lateral em *Arabidopsis*. São mostrados seis estágios principais no desenvolvimento do primórdio da raiz. Os diferentes tipos de tecidos são designados por cores distintas. No estágio 6, todos os tecidos encontrados na raiz primária são exibidos no padrão radial típico da raiz lateral.

As raízes laterais iniciam o seu desenvolvimento a alguma distância do MAR. As primeiras células de raízes laterais aparecem somente após as derivadas do MAR terem cessado o alongamento.

O padrão de formação e crescimento de raiz lateral pode ser influenciado por fatores intrínsecos, como a concentração de auxina, bem como por fatores ambientais, como a disponibilidade de nutrientes no solo.

A ramificação do caule é iniciada de uma maneira muito diferente. Em vez de depender de células de uma única camada interna, ramos laterais do caule incorporam células de diversas camadas clonalmente distintas.

Na maioria das espécies, o modo preponderante de ramificação do caule é a formação de meristemas axilares, que se desenvolvem nas axilas de primórdios foliares.

O crescimento de ramos laterais pode ser influenciado por fatores intrínsecos, como os hormônios, bem como fatores ambientais, como a luz.

O fenômeno de dominância apical é regulado principalmente por auxina da gema terminal e um segundo componente sinalizador, a estrigolactona (uma lactona terpenoide).

Senescência e morte celular programada

Senescência: é um processo de desenvolvimento dependente de energia que é controlado pela interação de fatores ambientais com programas intrínsecos geneticamente regulados.

Embora ela leve à morte dos tecidos atingidos, a senescência é diferente da necrose (morte ocasionada por dano físico, venenos ou outros impactos externos).

A senescência foliar é adaptativa e rigorosamente regulada

A senescência foliar envolve a degradação ordenada dos conteúdos celulares e resulta na mobilização de nutrientes. Durante a senescência, enzimas hidrolíticas decompõem proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos celulares.

Uma vez que a senescência redistribui os nutrientes para as partes em crescimento da planta, ela pode servir como uma estratégia de sobrevivência durante condições ambientais adversas como estresse hídrico e por temperatura.

Em vez de ser uma resposta ao estresse, a senescência pode refletir parte de um programa normal de desenvolvimento.

A senescência foliar é frequentemente associada à abscisão, processo pelo qual células específicas do pecíolo se diferenciam para formar uma camada de abscisão, possibilitando que o órgão senescente se separe da planta.

As plantas exibem tipos diferentes de senescência

A senescência ocorre em uma diversidade de órgãos e em resposta a muitos fatores distintos.

Muitas plantas anuais, como o trigo, o milho e a soja, amarelam abruptamente e morrem após a produção de frutos, mesmo sob condições ótimas de crescimento.

A senescência da planta inteira após um ciclo reprodutivo é denominada **senescência monocárpica**.



FIGURA 16.35 Senescência monocárpica na soja (*Glycine max*). A planta inteira à esquerda sofreu senescência após o florescimento e a produção de frutos (vagens). A planta à direita permaneceu verde e vegetativa porque suas flores foram continuamente removidas (cortesia de L. Noodén).

As plantas exibem outros tipos de senescência:

- Senescência de caules aéreos em plantas herbáceas perenes;
- Senescência foliar sazonal (como em árvores caducifólias);
- Senescência foliar sequencial (em que as folhas morrem quando atingem uma certa idade);
- Senescência (amadurecimento) de frutos carnosos e secos;
- Senescência de cotilédones de reserva e órgãos florais;
- Senescência de tipos celulares especializados (tricomas, traqueídes e elementos de vaso).

Diversas descobertas-chave ilustram a complexidade da regulação da senescência:

- **Sinais ambientais**, como a variação do comprimento do dia e temperatura em resultado da mudança das estações, afetam a senescência em árvores decíduas, enquanto estresses, incluindo patógenos e por temperatura, induzem a senescência foliar em muitas espécies vegetais.
- **Hormônios** controlam a senescência. O etileno é conhecido pela indução da senescência, enquanto a citocinina é um potente inibidor.
- **Estresse oxidativo** pode causar danos a proteínas e estruturas celulares. Porém, o estresse oxidativo funciona mais provavelmente como um sinal do que uma causa direta da deterioração e subsequente senescência.

- **Status metabólico** regula a senescência foliar. Açúcares se acumulam durante a senescência, e o açúcar-sensor hexoquinase contribui para esse processo.
- **Degradação de macromoléculas** pode afetar a senescência de várias maneiras.
- **Fatores intrínsecos do desenvolvimento** evitam a senescência durante os estágios iniciais do desenvolvimento e induzem a senescência durante o desenvolvimento tardio. Portanto, a senescência depende de mudanças relacionadas à idade.

A figura seguinte resume essas descobertas em uma estrutura conceitual que ajuda a explicar a regulação da senescência foliar.

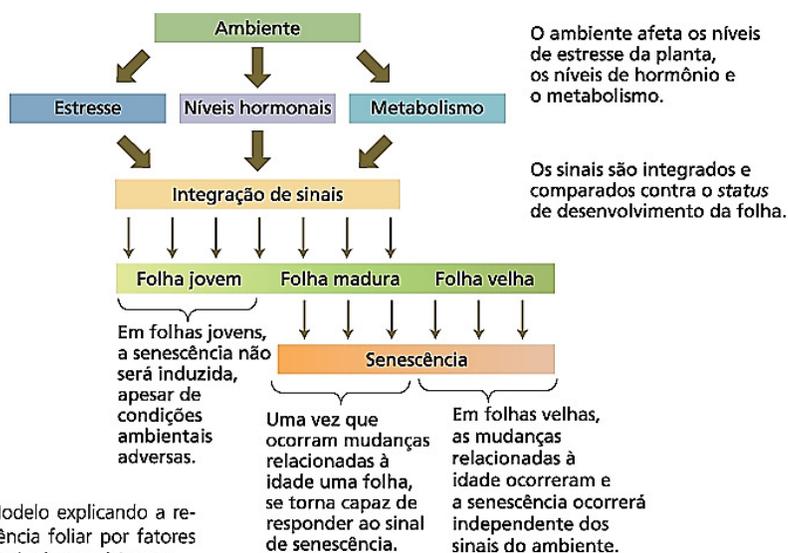


FIGURA 16.36 Modelo explicando a regulação da senescência foliar por fatores ambientais ao longo do desenvolvimento.