

UNIDADE XX – Controle do florescimento

1. INTRODUÇÃO
2. MERISTEMAS FLORAIS E DESENVOLVIMENTO DE ÓRGÃOS FLORAIS
3. EVOCAÇÃO FLORAL: SINAIS INTERNOS E EXTERNOS
4. O ÁPICE DO CAULE E AS MUDANÇAS DE FASE
5. RITMOS CIRCADIANOS: O RELÓGIO INTERNO
6. FOTOPERIODISMO
 - 6.1. VARIAÇÕES FOTOPERIÓDICAS NO GLOBO
 - 6.2. FOTOPERIODISMO AO LONGO DO DESENVOLVIMENTO
 - 6.3. FOTOPERIODISMO E FLORAÇÃO
7. VERNALIZAÇÃO: PROMOVENDO O FLORESCIMENTO COM O FRIO
8. SINALIZAÇÃO BIOQUÍMICA ENVOLVIDA NO FLORESCIMENTO

FISIOLOGIA DA FLORAÇÃO

INTRODUÇÃO

Muitas pessoas aguardam com expectativa a primavera e a profusão de flores que ela traz. Com a progressão da primavera em direção ao verão, deste em direção ao outono e dele em direção ao inverno, as flores silvestres florescem em seu devido tempo.

Embora a forte correlação entre o florescimento e as estações do ano seja de domínio público, o fenômeno traz questões fundamentais:

- Como as plantas acompanham o curso do desenvolvimento das estações do ano e das horas do dia?
- Que sinais ambientais controlam a floração e como eles são percebidos?
- Como os sinais ambientais são traduzidos de forma a iniciar alterações de desenvolvimento associadas à floração?

A transição do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo (**floração**) envolve grandes alterações no padrão de morfogênese e diferenciação celular. Em última análise, este processo leva à produção dos órgãos florais: **SÉPALAS, PÉTALAS, ESTAMES E CARPELOS**.

Os eventos que ocorrem no ápice do caule e que forçam o meristema apical a produzir flores são coletivamente denominados de **EVOCAÇÃO FLORAL** (resgate voluntário feito pela memória genética).

As características dos meristemas do caule em *Arabidopsis* mudam com o desenvolvimento.

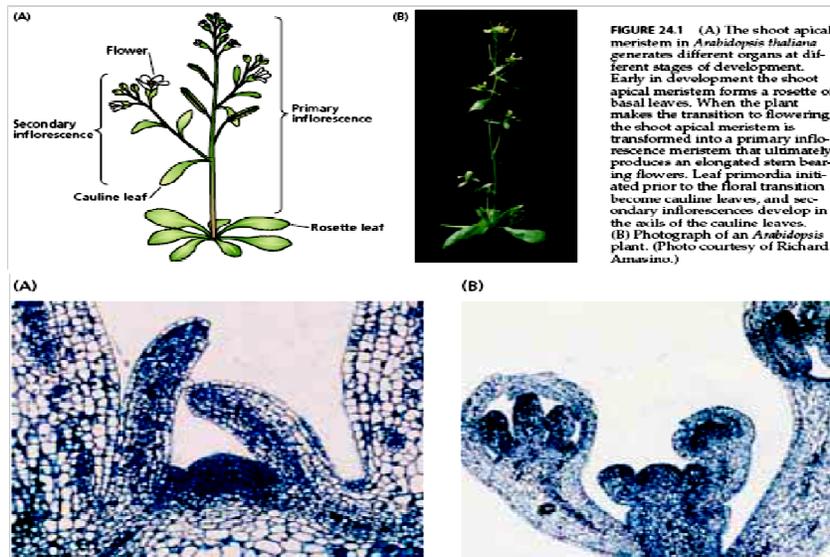


FIGURE 24.2 Longitudinal sections through a vegetative (A) and a reproductive (B) shoot apical region of *Arabidopsis*. (Photos courtesy of V. Grbic' and M. Nelson, and assembled and labeled by E. Himelblau.)

Os quatro diferentes tipos de órgãos florais são iniciados como verticilos separados

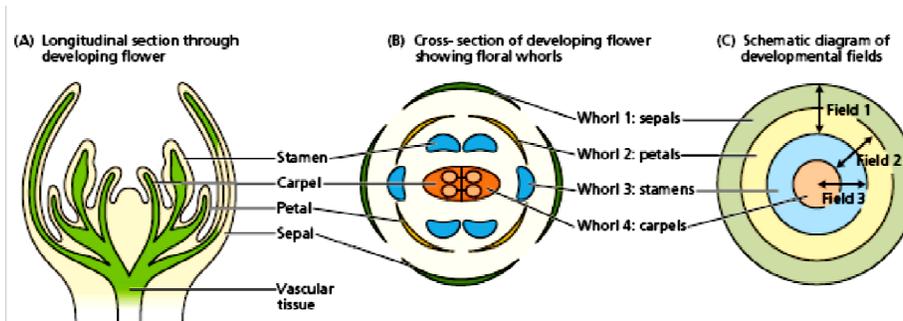


FIGURE 24.3 The floral organs are initiated sequentially by the floral meristem of *Arabidopsis*. (A and B) The floral organs are produced as successive whorls (concentric circles), starting with the sepals and progressing inward. (C) According to the combinatorial model, the functions of

each whorl are determined by overlapping developmental fields. These fields correspond to the expression patterns of specific floral organ identity genes. (From Bewley et al. 2000.)

Três tipos de genes regulam o desenvolvimento floral

Mutations have identified three classes of genes that regulate floral development: floral organ identity genes, *cadastral* genes, and meristem identity genes.

1. **Floral organ identity genes** directly control floral identity. The proteins encoded by these genes are transcription factors that likely control the expression of other genes whose products are involved in the formation and/or function of *floral* organs.
2. **Cadastral genes** act as spatial regulators of the floral organ identity genes by setting boundaries for their expression. (The word *cadastre* refers to a map or survey showing property boundaries for taxation purposes.)
3. **Meristem identity genes** are necessary for the initial induction of the organ identity genes. These genes are the positive regulators of floral organ identity.

Três tipos de genes homeóticos controlam a identidade dos órgãos florais

Os genes homeóticos atuam como importantes controladores do desenvolvimento, que ativam todo o programa genético para uma determinada estrutura.

- APETALA1 (AP1);
- APETALA2 (AP2);
- APETALA3 (AP3);
- PISTILLADA1 (PI);
- AGAMOUS (AG).

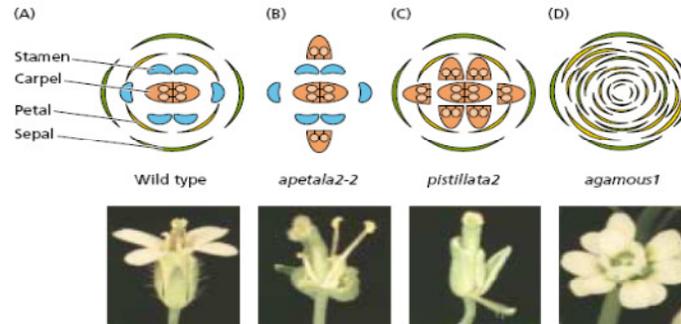


FIGURE 24.5 Mutations in the floral organ identity genes dramatically alter the structure of the flower. (A) Wild type; (B) *apetala2-2* mutants lack sepals and petals; (C) *pistillata2* mutants lack petals and stamens; (D) *agamous1* mutants lack both stamens and carpels. (From Bewley et al. 2000.)

O modelo ABC explica a determinação da identidade de órgãos florais

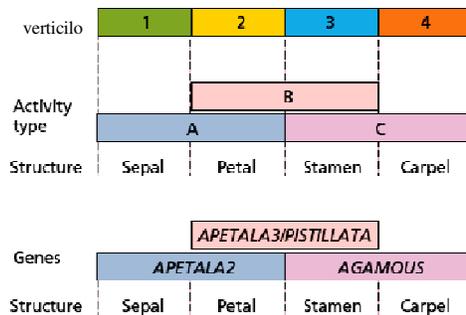
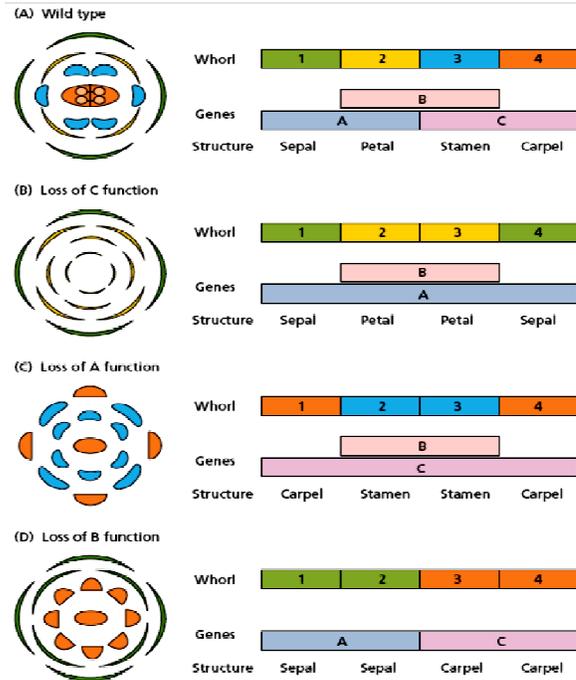


FIGURE 24.6 The ABC model for the acquisition of floral organ identity is based on the interactions of three different types of activities of floral homeotic genes: A, B, and C. In the first whorl, expression of type A (*AP2*) alone results in the formation of sepals. In the second whorl, expression of both type A (*AP2*) and type B (*AP3/PI*) results in the formation of petals. In the third whorl, the expression of B (*AP3/PI*) and C (*AG*) causes the formation of stamens. In the fourth whorl, activity C (*AG*) alone specifies carpels. In addition, activity A (*AP2*) represses activity C (*AG*) in whorls 1 and 2, while C represses A in whorls 3 and 4.

FIGURE 24.7 A quadruple mutant (*ap1, ap2, ap3/pi, ag*) results in the production of leaf-like structures in place of floral organs. (Courtesy of John Bowman.)

**Interpretação
dos fenótipos de
mutantes florais
homeóticos
baseados no
modelo ABC.**



Evocação floral: Sinais internos e externos

Espécies diferentes florescem com idades completamente distintas, indicando que a idade ou o tamanho da planta (estádio de desenvolvimento) é um fator interno que controla a passagem para o desenvolvimento reprodutivo.

A floração pode ocorrer por:

- **Regulação autônoma** – a floração se dá em resposta a fatores de desenvolvimento internos e não depende de nenhum fator ambiental particular;
- **Regulação obrigatória ou qualitativa** – certas plantas exibem uma exigência absoluta de um sinal ambiental correto para florescer;
- **Regulação facultativa ou quantitativa** – em outras espécies, a floração é promovida por certos sinais ambientais, mas pode ocorrer na ausência destes sinais.

A evolução dos sistemas de controle interno e externo permite às plantas regular o florescimento na época ótima para o sucesso reprodutivo.

P. Ex: A sincronização da floração que favorece o intercruzamento e permite que as sementes sejam produzidas em ambientes favoráveis, em particular quanto a água e temperatura.

O meristema apical do caule possui três fases de desenvolvimento

- 1. Juvenil – Não tem habilidade para florescer;**
- 2. Adulta vegetativa – Torna-se competente para formar estruturas reprodutivas;**
- 3. Adulta reprodutiva – Torna-se determinada para florescer.**

Mudança de fase:

Depende de um sinal específico do desenvolvimento (autônoma) ou Ambiental (obrigatória ou facultativa).

A transição da fase juvenil para adulta vegetativa é freqüentemente acompanhada por mudanças nas características vegetativas, tais como morfologia, filotaxia, formação de espinhos, capacidade de enraizamento e retenção de folhas em espécies decíduas.

Diferente da transição abrupta da fase adulta vegetativa para a reprodutiva, a transição da juvenil para a adulta vegetativa é em geral gradual, envolvendo formas intermediárias.

Os tecidos juvenis são produzidos primeiro e estão localizados na base do caule.

Fases juvenil e adulta de hera (*Hedera helix*)



FIGURE 24.9 Juvenile and adult forms of ivy (*Hedera helix*). The juvenile form has lobed palmate leaves arranged alternately, a climbing growth habit, and no flowers. The adult form (projecting out to the right) has entire ovate leaves arranged in spirals, an upright growth habit, and flowers. (Photo by L. Taiz.)

Transição folhas compostas pinadas de *Acacia heterophylla* (fase juvenil) para filódios (fase adulta).

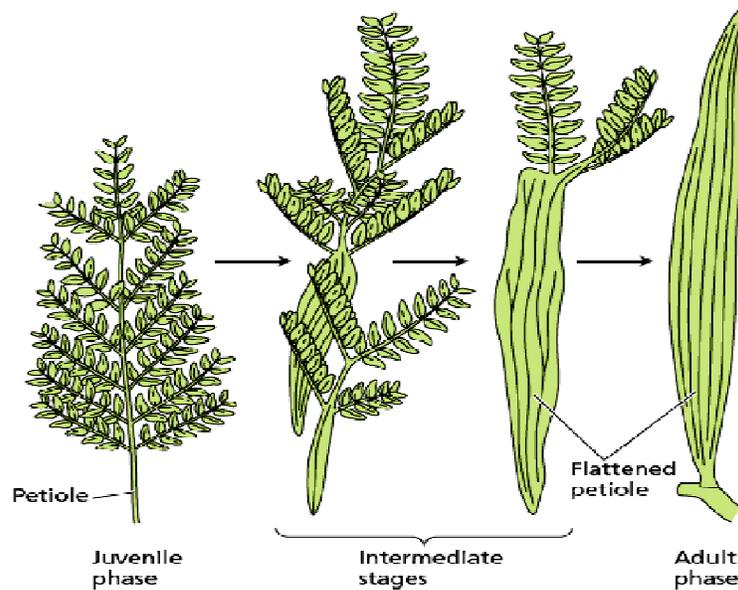
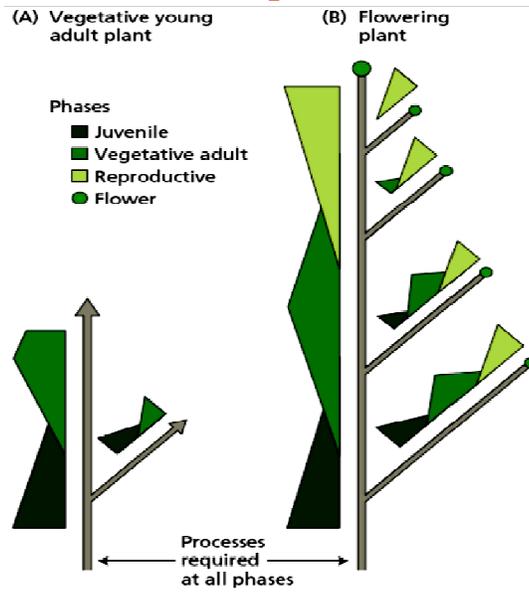


TABLE 24.1
Length of juvenile period in some woody plant species

Species	Length of juvenile period
Rose (<i>Rosa</i> [hybrid tea])	20–30 days
Grape (<i>Vitis</i> spp.)	1 year
Apple (<i>Malus</i> spp.)	4–8 years
Citrus spp.	5–8 years
English ivy (<i>Hedera helix</i>)	5–10 years
Redwood (<i>Sequoia sempervirens</i>)	5–15 years
Sycamore maple (<i>Acer pseudoplatanus</i>)	15–20 years
English oak (<i>Quercus robur</i>)	25–30 years
European beech (<i>Fagus sylvatica</i>)	30–40 years

Source: Clark 1983.

Representação esquemática do modelo combinatório de desenvolvimento da parte aérea em milho



Competência e determinação são dois estádios na evocação floral

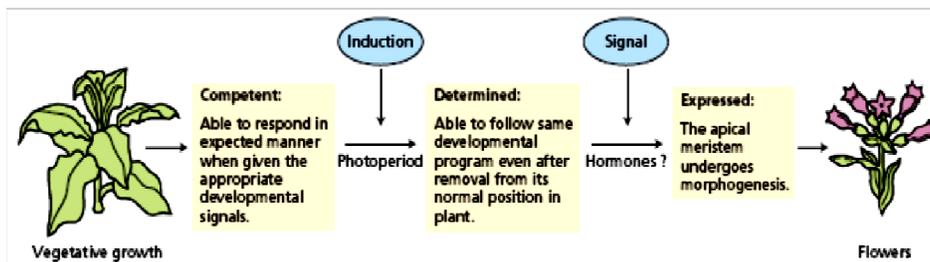


FIGURE 24.12 A simplified model for floral evocation at the shoot apex in which the cells of the vegetative meristem acquire new developmental fates. To initiate floral development, the cells of the meristem must first become competent. A competent vegetative meristem is one that can

respond to a floral stimulus (induction) by becoming florally determined (committed to producing a flower). The determined state is usually expressed, but this may require an additional signal. (After McDaniel et al. 1992.)

Demonstração do estado determinado das gemas axilares em fumo

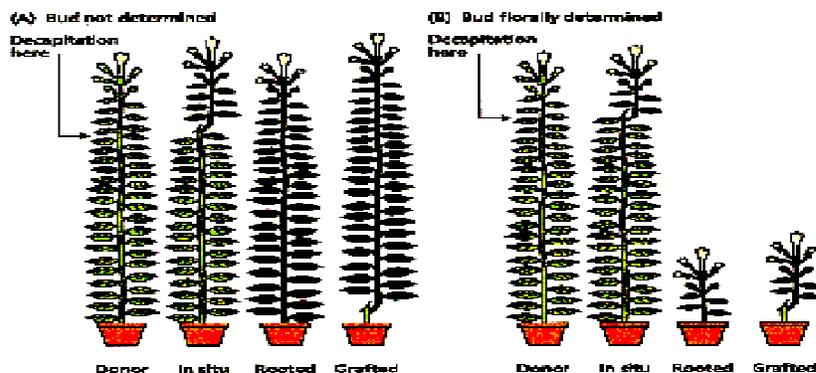


FIGURE 25.13 Demonstration of the determined state of axillary buds in tobacco. A specific axillary bud of a flowering donor plant is forced to grow, either directly on the plant (in situ) by decapitation, or by rooting or grafting to the base of the plant. The new leaves and flowers produced by the axillary bud are indicated by shading. (A) Result when the bud is not determined. (B) Result when the bud is florally determined. (After McDaniel 1996.)

Efeito da idade da planta no número de ciclos indutivos necessários para o florescimento

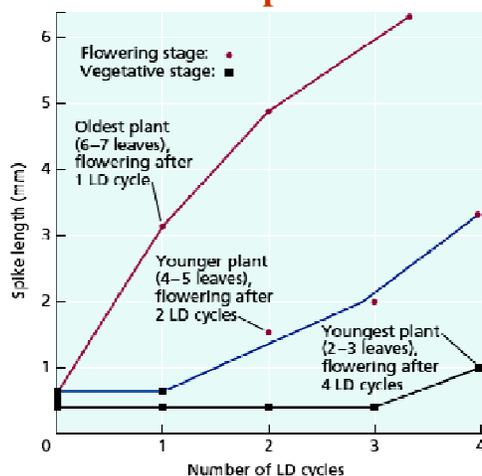


FIGURE 24.14 Effect of plant age on the number of long-day (LD) inductive cycles required for flowering in the long-day plant *Lolium temulentum* (darnel ryegrass). An inductive long-day cycle consisted of 8 hours of sunlight followed by 16 hours of low-intensity incandescent light. The older the plant is, the fewer photoinductive cycles are needed to produce flowering.

Características dos ritmos circadianos

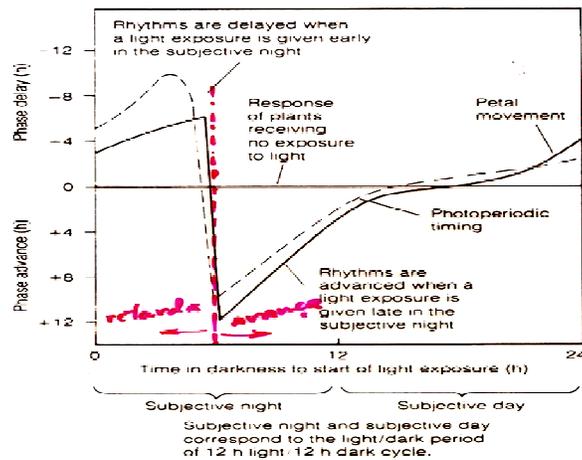
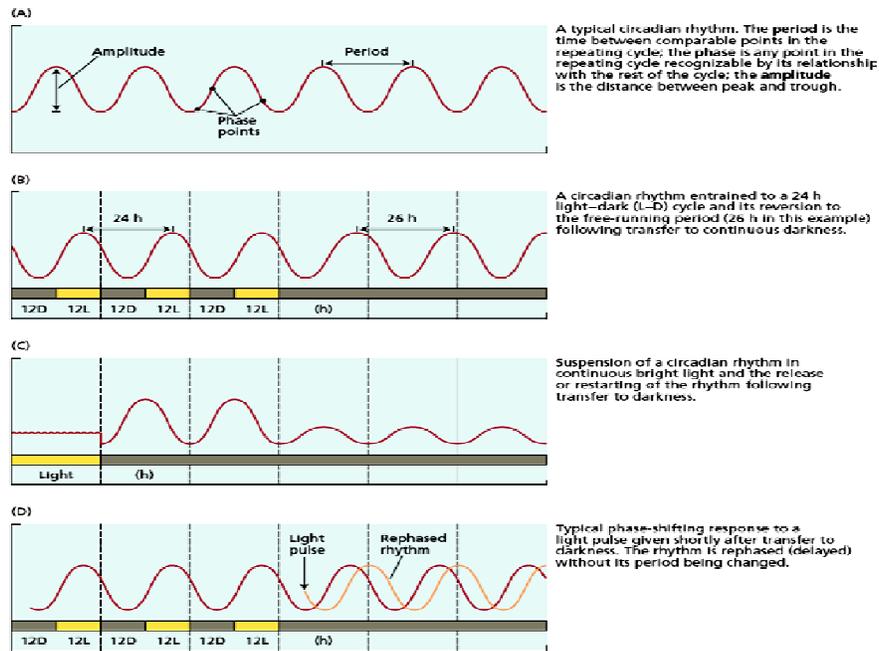
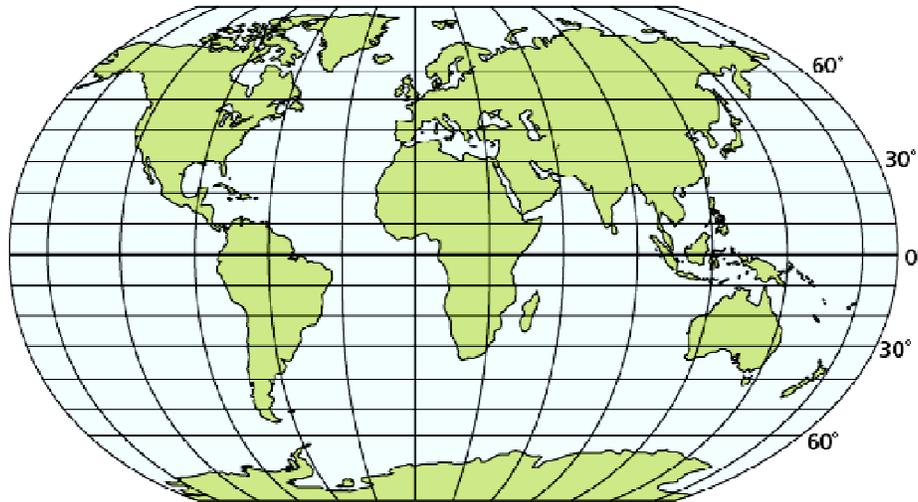
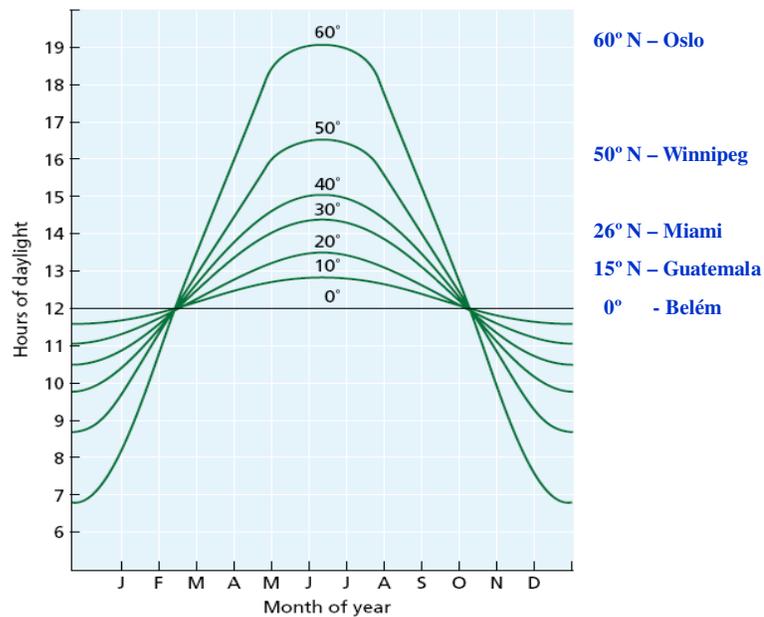


FIGURE 21.5. Characteristics of the phase-shifting response in circadian rhythms. The phase-shifting response of the petal movement rhythm in the succulent plant *Kalanchoe blossfeldiana* (solid line) was obtained by giving a 2-h light treatment at various times after transferring plants from cycles of 12-h light/12-h dark to continuous darkness. The curve shows the delay or advance of the petal movement rhythm compared with that of plants receiving no exposure to light. (Data of Zimmer, 1982; redrawn from Salisbury and Ross, 1978.) The response for photoperiodic timing in the short-day plant *Chenopodium rubrum* (dashed line) was obtained by giving a 6-h light treatment at different times after transfer to darkness. The curve shows the delay or advance of the rhythm of flowering response to a night-break. (Data of King and Cumming, 1972.)

Mapa-múndi mostrando longitudes e latitudes



O efeito da latitude sobre o comprimento do dia em diferentes épocas do ano.



Fotoperiodismo ao longo do desenvolvimento

- Germinação:

Algumas sementes têm exigências fotoperiódicas, tais como de DL e DC;

- Crescimento:

DL – aumenta alongamento do caule

DC – provoca encurtamento do caule

DC – provoca queda de folhas

DC – causa dormência de gemas

Respostas a DC são conhecidas como a “síndrome do outono”.

- Raízes e órgãos de reserva:

- No enraizamento de estacas – maior produção de raízes em DL e menor em DC.

- Tuberização (batatinha, mandioca) – indução em DC.

- Formação de bulbo (cebola) – indução em DL.

RESPOSTAS FOTOPERIÓDICAS

- **Plantas de dias neutro ou indiferentes:** São aquelas que necessitam somente de um certo crescimento vegetativo para florescerem;
- **Plantas de dias curtos (PDC):** São aquelas que florescem somente, ou mais rapidamente, quando recebem luz por um período inferior a um certo fotoperíodo crítico;
- **Plantas de dias longos (PDL):** São aquelas que florescem somente, ou mais rapidamente, quando recebem luz por um período superior a um certo fotoperíodo crítico;

- **PDLC:** Várias espécies do gênero *Bryophyllum*, *Kalanchoë gastonis-bonieri*;
- **PDCL:** *Trifolium repens*, *Campanula medium*;
- **PD intermediários:** *Chenopodium album*, *Saccharum spontaneum*;
- **PD anfifotoperiódicas:** *Madia elegans*.

obs: **fotoperíodo:** Número de horas de luz por dia.



FIGURE 24.17 Maryland Mammoth mutant of tobacco (right) compared to wild-type tobacco (left). Both plants were grown during summer in the greenhouse. (University of Wisconsin graduate students used for scale.) (Photo courtesy of R. Amasino.)

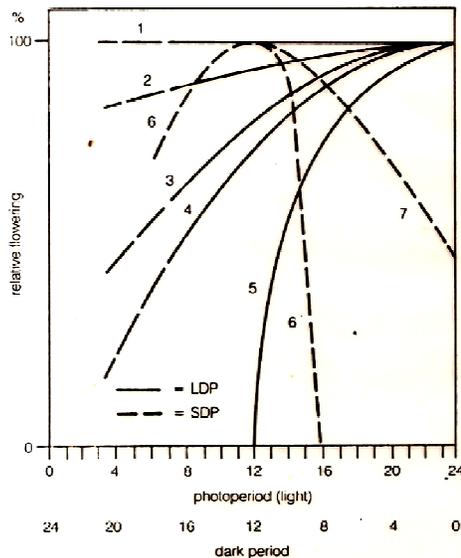


Figure 22-4 Diagram illustrating flowering (and other) responses to various day lengths. Flowering can be measured in various ways such as counting the number of flowers on each plant, classifying the size of the buds according to a series of arbitrary stages (see Fig. 22-8), or taking the inverse of the number of days until the first flower appears. (With many species, there is little or no flowering when days are unusually short.) 1. A truly day-neutral plant, flowering about the same at all day lengths; such a plant is probably very rare. 2, 3, and 4. Plants quantitatively promoted in their flowering (or other response) by increasing day lengths. The three curves represent three species that are promoted to different degrees. 5. Qualitative or absolute long-day plant such as henbane, in this example, flowers only when days are longer than 12 h. 6. Qualitative short-day plant such as cocklebur; in this example, flowers only when days are shorter than 15.7 h, nights longer than 8.3 h. Note that cocklebur also fails to flower if days are shorter than about 5 h but flowers as days get longer (a typical long-day response). 7. Quantitative short-day plant, flowers on any day length but better under short days. Note that other species, not shown here, have different critical day and night lengths, not just the 12- and 15.7-h days shown for henbane and cocklebur.

FOTOPERÍODO CRÍTICO

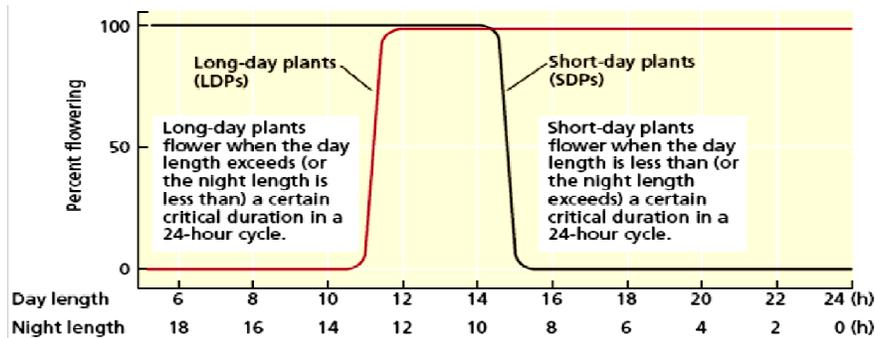


FIGURE 24.18 The photoperiodic response in long- and short-day plants. The critical duration varies between species: In this example, both the SDPs and the LDPs would flower in photoperiods between 12 and 14 h long.

As plantas monitoram o comprimento do dia pela medição do comprimento da noite

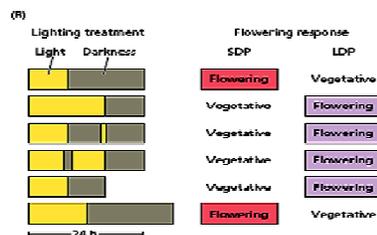
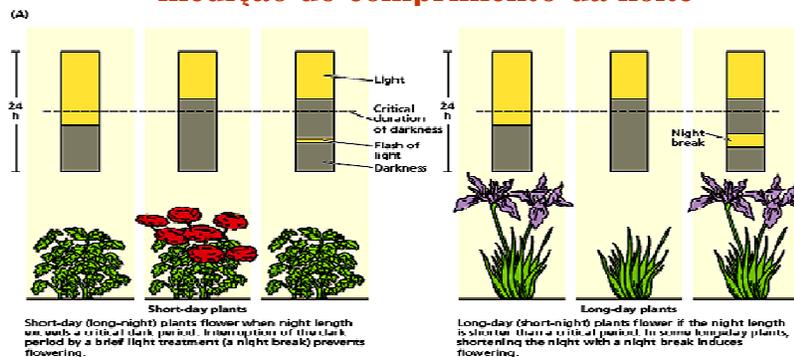


FIGURE 24.19 The photoperiodic regulation of flowering. (A) Effects on SDPs and LDPs. (B) Effects of the duration of the dark period on flowering. Treating short- and long-day plants with different photoperiods clearly shows that the critical variable is the length of the dark period.

O momento em que uma quebra da noite é aplicada determina a resposta de florescimento

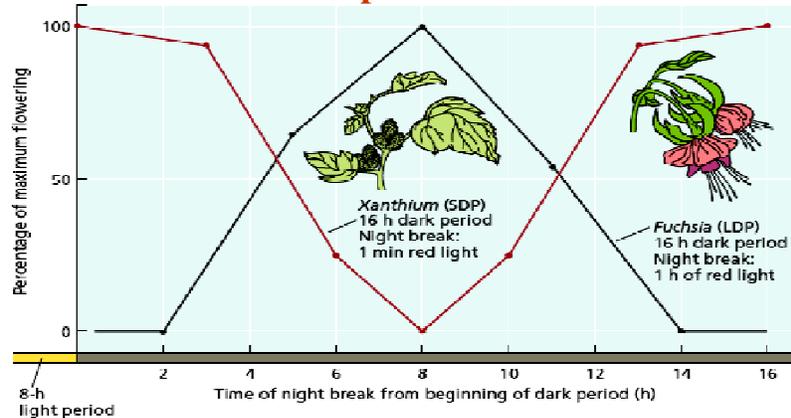


FIGURE 24.20 The time when a night break is given determines the flowering response. When given during a long dark period, a night break promotes flowering in LDPs and inhibits flowering in SDPs. In both cases, the greatest effect on flowering occurs when the night break is given near the middle of the 16-hour dark period. The LDP *Fuchsia* was given a 1-hour exposure to red light in a 16-hour dark period. *Xanthium* was exposed to red light for 1 minute in a 16-hour dark period. (Data for *Fuchsia* from Vince-Pruc 1975; data for *Xanthium* from Salisbury 1963 and Papenfuss and Salisbury 1967.)

Florescimento rítmico em resposta a quebras de noite.

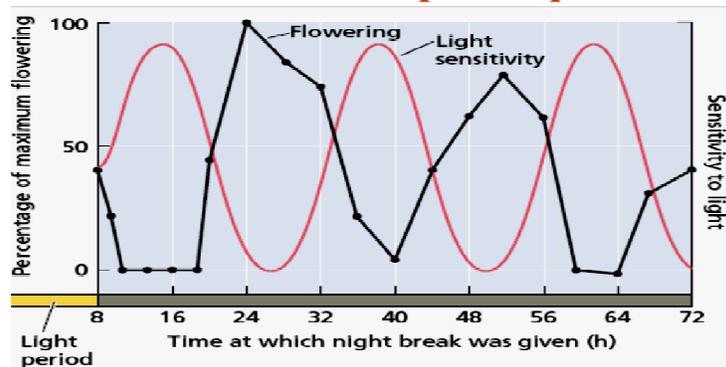


FIGURE 24.21 Rhythmic flowering in response to night breaks. In this experiment, the SDP soybean (*Glycine max*) received cycles of an 8-hour light period followed by a 64-hour dark period. A 4-hour night break was given at various times during the long inductive dark period. The flowering response, plotted as the percentage of the maximum, was then plotted for each night break given. Note that a night break given at 26 hours induced maximum flowering, while no flowering was obtained when the night break was given at 40 hours. Moreover, this experiment demonstrates that the sensitivity to the effect of the night break shows a circadian rhythm. These data support a model in which flowering in SDPs is induced only when dawn (or a night break) occurs after the completion of the light-sensitive phase. In LDPs the light break must coincide with the light-sensitive phase for flowering to occur. (Data from Coulter and Hamner 1964.)

O fitocromo é o fotorreceptor primário no fotoperiodismo

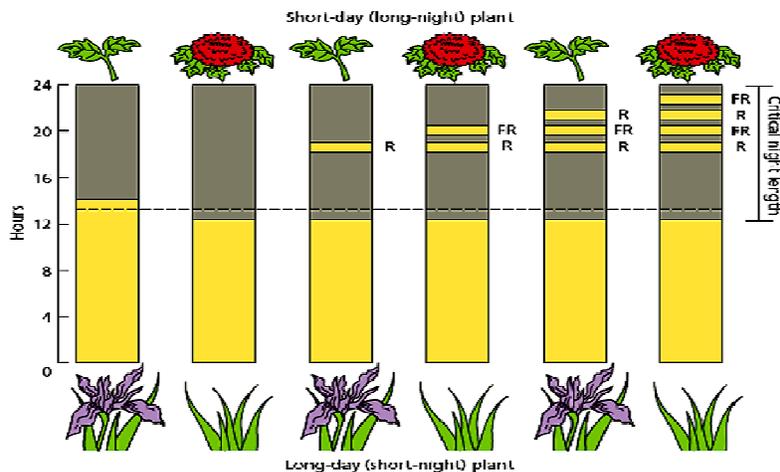


FIGURE 24.22 Phytochrome control of flowering by red (R) and far-red (FR) light. A flash of red light during the dark period induces flowering in an LDP, and the effect is reversed by a flash of far-red light. This response indicates the involvement of phytochrome. In SDPs, a flash of red light prevents flowering, and the effect is reversed by a flash of far-red light.

Espectros de ação para a inibição e a reversão da resposta de florescimento em PDC

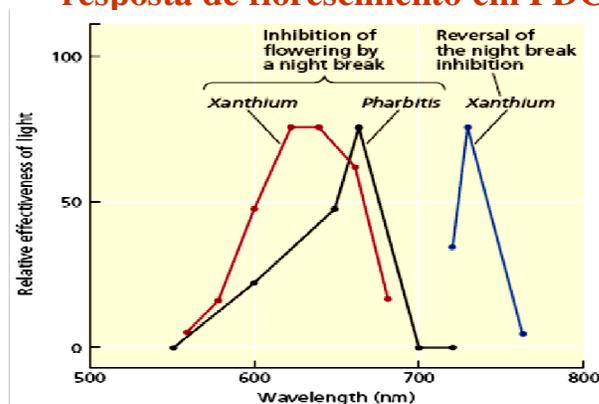


FIGURE 24.23 Action spectra for the control of flowering by night breaks implicates phytochrome. Flowering in SDPs is inhibited by a short light treatment (night break) given in an otherwise inductive period. In the SDP *Xanthium strumarium*, red-light night breaks of 620 to 640 nm are the most effective. Reversal of the red-light effect is maximal at 725 nm. In the dark-grown SDP *Pharbitis nil*, which is devoid of chlorophyll and its interference with light absorption, night breaks of 660 nm are the most effective. This 660 nm maximum coincides with the absorption maximum of phytochrome. (Data for *Xanthium* from Hendricks and Siegelman 1967; data for *Pharbitis* from Saji et al. 1983.)

A luz vermelho-distante modifica o florescimento em algumas PDL

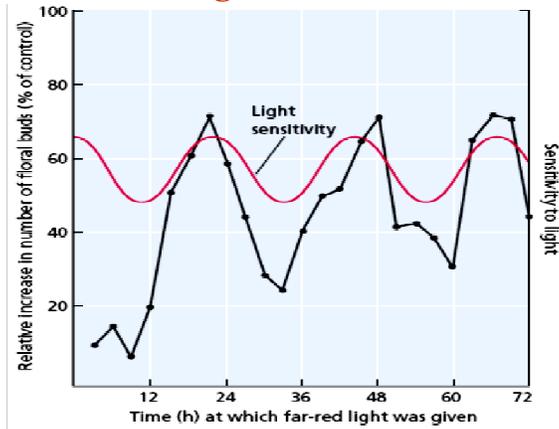


FIGURE 24.24 Effect of far-red light on floral induction in *Arabidopsis*. Four hours of far-red light was added at the indicated times during a continuous 72-hour daylight period. Data points in the graph are plotted at the centers of the 6-hour treatments. The data show a circadian rhythm of sensitivity to the far-red promotion of flowering (red line). This supports a model in which flowering in LDPs is promoted when the light treatment (in this case far-red light) coincides with the peak of light sensitivity. (After Deitzer 1984.)

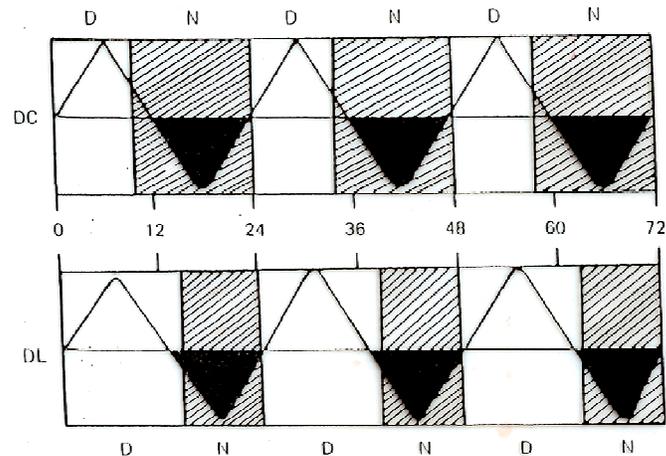


Figura 9. Hipótese de Bünning mostrando que o fotoperíodo é dependente de um ritmo endógeno. Efeito de dias curtos (DC) é produzido quando a luz está restrita à fase fotófila, e efeito de dias longos (DL) quando a luz se estende para a fase escotófila. (D = dia, N = noite regiões hachuradas).

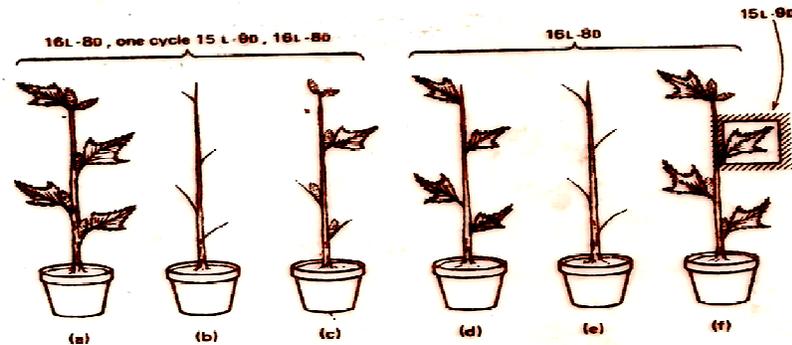


Figure 18-4 Responses of *Xanthium* to photoperiod. Plants were grown under a noninductive photoperiod (16 L-8 D) until treatment. Plants (a), (b), and (c) were given one inductive photoperiod (15 L-9 D) after the leaves were removed from plant (b) and all but one leaf from plant (c). Plants (a) and (c) flowered. Plants (d), (e), and (f) remained under noninductive photoperiods, plant (d) with all leaves and plant (e) with no leaves. Neither (d) nor (e) flowered. One leaf of plant (f) was given an inductive photoperiod while the balance of the plant remained under noninductive conditions. Plant (f) flowered. (After Nayler, 1952, p. 3.)

Vernalização: promovendo o florescimento com o frio



FIGURE 24.25 Vernalization induces flowering in the winter-annual types of *Arabidopsis thaliana*. The plant on the left is a winter-annual type that has not been exposed to cold. The plant on the right is a genetically identical winter-annual type that was exposed to 40 days of temperatures slightly above freezing (4°C) as a seedling. It flowered 3 weeks after the end of the cold treatment with about 9 leaves on the primary stem. (Courtesy of Colleen Bizzell.)

A vernalização pode ser perdida como resultado da exposição a condições de desvernalização.

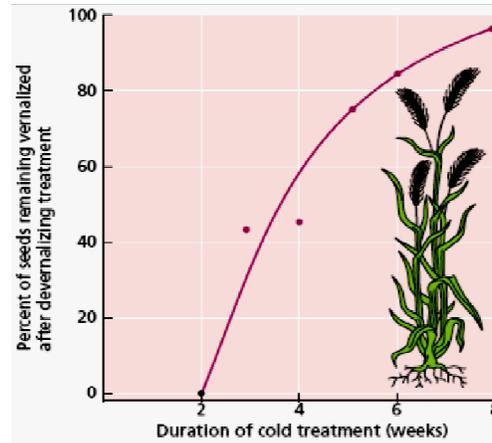


FIGURE 24.26 The duration of exposure to low temperature increases the stability of the vernalization effect. The longer that winter rye (*Secale cereale*) is exposed to a cold treatment, the greater the number of plants that remain vernalized when the cold treatment is followed by a devernializing treatment. In this experiment, seeds of rye that had imbibed water were exposed to 5°C for different lengths of time, then immediately given a devernializing treatment of 3 days at 35°C. (Data from Furvis and Gregory 1952.)

A vernalização pode envolver mudanças epigenéticas na expressão gênica



FIGURE 24.27 (Left) Vernalization blocks the gene *FLOWERING LOCUS C (FLC)* in cold-requiring winter annual ecotypes of *Arabidopsis*. (Right) A winter annual with an *FLC* mutation exhibits early flowering without cold treatment. (Photo courtesy of R. Amasino.)

FIGURE 24.27 (Left) Vernalization blocks the expression of the gene *FLOWERING LOCUS C (FLC)* in cold-requiring winter annual ecotypes of *Arabidopsis*. (Right) A winter annual with an *FLC* mutation exhibits early flowering without cold treatment. (Photo courtesy of R. Amasino.)

Os estudos de enxertia geraram evidências de um estímulo floral transmissível



FIGURE 24.28 Demonstration by grafting of a leaf-generated floral stimulus in the SDP *Perilla*. (Left) Grafting an induced leaf from a plant grown under short days onto a noninduced shoot causes the axillary shoots to produce flowers. The donor leaf has been trimmed to facilitate grafting, and the upper leaves have been removed from the stock to promote phloem translocation from the scion to the receptor shoots. (Right) Grafting a noninduced leaf from a plant grown under L.Ds results in the formation of vegetative branches only. (Photo courtesy of J. A. D. Zeevaart.)



FIGURE 24.29 Successful transfer of the floral stimulus between different genera. The scion (right branch) is the LDP *Petunia hybrida*, and the stock is nonvernalized *Hyoscyamus niger* (henbane). The graft combination was maintained under LDs. (Photo courtesy of J. A. D. Zeevaart.)

As folhas de PDN também mostraram produzir um estímulo floral por enxertia

TABLE 24.2
Transmissible factors regulate flowering.

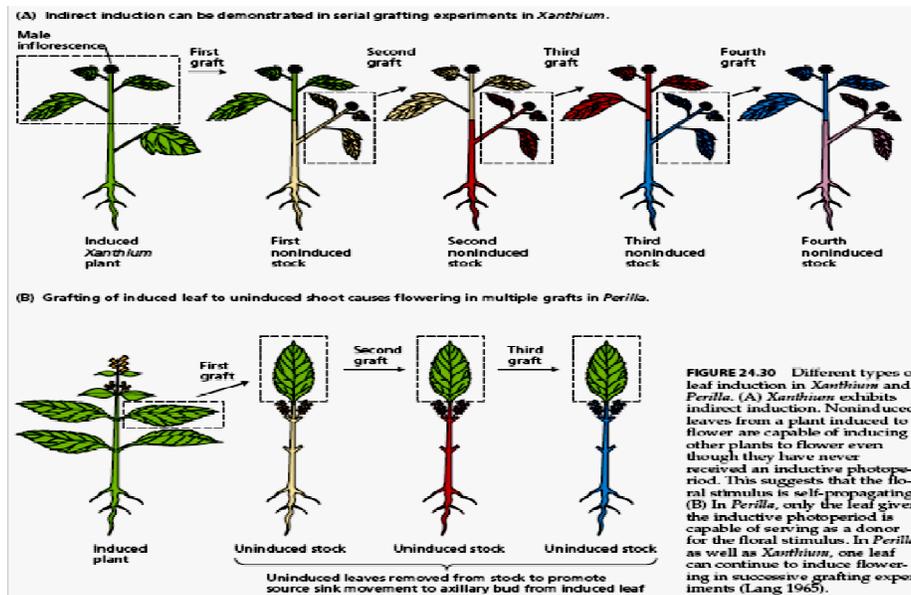
Donor plants maintained under flower-inducing conditions	Photoperiod type ^{a,b}	Vegetative receptor plant induced to flower	Photoperiod type ^{a,b}
<i>Helianthus annuus</i>	DNP in LD	<i>H. tuberosus</i>	SDP in LD
<i>Nicotiana tabacum</i> Delcrest	DNP in SD	<i>N. sylvestris</i>	LDP in SD
<i>Nicotiana sylvestris</i>	LDP in LD	<i>N. tabacum</i> Maryland Mammoth	SDP in LD
<i>Nicotiana tabacum</i> Maryland Mammoth	SDP in SD	<i>N. sylvestris</i>	LDP in SD

Note: The successful transfer of a flowering induction signal by grafting between plants of different photoperiodic response groups shows the existence of a transmissible floral hormone that is effective.

^aLDPs = Long-day plants; SDPs = Short-day plants; DNP = Day-neutral plants.

^bLD, long days; SD, short days.

A indução indireta implica que o estímulo floral se autopropaga.



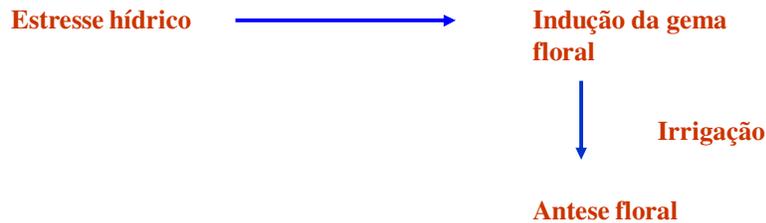
A evidência de antiflorígeno foi encontrada em algumas PDL.



FIGURE 24.31 Graft transmission of an inhibitor of flowering. Non-induced rosettes from the LDP *Nicotiana sylvestris* were grafted onto the day-neutral tobacco (*Nicotiana tabacum*, cv. Trapezond). Flowering of the day-neutral plant was suppressed under short days (left branch of plant on right), but not under long days (left branch of plant on left). Arrowheads indicate graft unions. (From Lang et al. 1977.)

Efeito do estresse hídrico no florescimento

- Alvim (1960) – trabalhando com café (PDC), observou que mantidas em solo na capacidade de campo, não floresciam, mas:



RELAÇÃO C/N

C/N alta ⇒ Crescimento reprodutivo predomina;

C/N baixa ⇒ Crescimento vegetativo predomina.

Fitohormônios podem induzir o florescimento em plantas

❖ AUXINAS

- Inibem o florescimento na maioria dos casos.
- PDC antes da translocação do florígeno → AIA → inibição;
- PDC depois da translocação do florígeno → AIA → promoção marginal;
- PDL em condições não indutoras → AIA → floração (alguns casos).

❖ GIBERELINAS

- Substituem a vernalina e o florígeno (em algumas PDL).

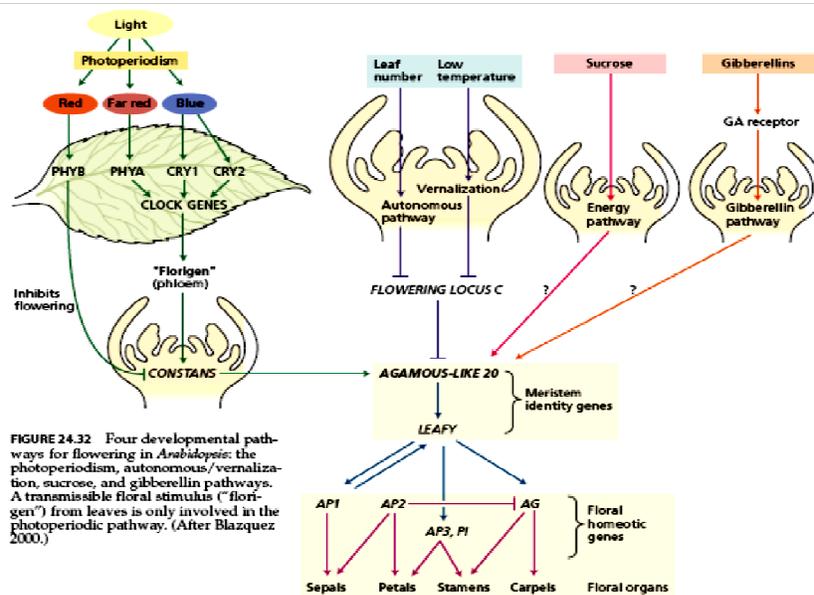
❖ CITOCININAS

- Na maioria das PDL e PDC não afeta o florescimento.

❖ ÁCIDO ABSCÍSIKO

- Resultados conflitantes.

A transição para o florescimento envolve múltiplos fatores e rotas



Estudos genéticos recentes estabeleceram que há quatro rotas de desenvolvimento distintas que controlam o florescimento na LDP *Arabidopsis* (Blazquez, 2000). A Figura 24.32 mostra uma versão simplificada das quatro rotas:

1. A rota fotoperiódica envolve fitocromos e criptocromos (observar que PHYA e PHYB têm efeitos contrastantes sobre o florescimento). A interação destes fotoreceptores com um relógio circadiano inicia uma rota que por fim resulta na expressão do gene *CONSTANS* (CO), que codifica um fator de transcrição do tipo "dedo-de-zinco" (do inglês, zinc-finger) promotor do florescimento. O CO atua por intermédio de outros genes, para aumentar a expressão do gene de identidade de meristema floral *LEAFY* (LFY).
2. Na rota dupla autônoma/de vernalização, o florescimento ocorre em resposta a sinais internos — a produção de um número

fixo de folhas — ou a baixas temperaturas. Todos os genes associados à rota autônoma de *Arabidopsis* são expressos no meristema. A rota autônoma atua reduzindo a expressão do gene repressor do florescimento *LOCUS C DO FLORESCIMENTO* (FLC), um inibidor de LFY (Michaels e Amasino, 2000). A vernalização também reprime o FLC, mas talvez por um mecanismo diferente (um interruptor epigenético). Como o gene FLC é um alvo em comum, as rotas autônoma e de vernalização são agrupadas.

3. A rota dos carboidratos ou da sucrose reflete o estado metabólico da planta. A sacarose estimula o florescimento em *Arabidopsis* pelo aumento da expressão do LFY, embora a rota genética seja desconhecida.
4. A rota das giberelinas é necessária para o florescimento precoce ou para o florescimento sob dias curtos não-indutivos.

Todas as quatro rotas convergem, aumentando a expressão do gene-chave de identidade de meristema floral *AGAMOUS-LIKE*

A transição para o florescimento envolve múltiplos fatores e rotas

Estudos genéticos recentes estabeleceram que há quatro rotas de desenvolvimento distintas que controlam o florescimento na LDP *Arabidopsis* (Blazquez, 2000). A Figura 24.32 mostra uma versão simplificada das quatro rotas:

1. A rota fotoperiódica envolve fitocromos e criptocromos (observar que PHYA e PHYB têm efeitos contrastantes sobre o florescimento). A interação destes fotoreceptores com um relógio circadiano inicia uma rota que por fim resulta na expressão do gene *CONSTANS* (CO), que codifica um fator de transcrição do tipo "dedo-de-zinco" (do inglês, zinc-finger) promotor do florescimento. O CO atua por intermédio de outros genes, para aumentar a expressão do gene de identidade de meristema floral *LEAFY* (LFY).
2. Na rota dupla autônoma/de vernalização, o florescimento ocorre em resposta a sinais internos — a produção de um número

fixo de folhas — ou a baixas temperaturas. Todos os genes associados à rota autônoma de *Arabidopsis* são expressos no meristema. A rota autônoma atua reduzindo a expressão do gene repressor do florescimento *LOCUS C DO FLORESCIMENTO* (FLC), um inibidor de LFY (Michaels e Amasino, 2000). A vernalização também reprime o FLC, mas talvez por um mecanismo diferente (um interruptor epigenético). Como o gene FLC é um alvo em comum, as rotas autônoma e de vernalização são agrupadas.

3. A rota dos carboidratos ou da sucrose reflete o estado metabólico da planta. A sacarose estimula o florescimento em *Arabidopsis* pelo aumento da expressão do LFY, embora a rota genética seja desconhecida.
4. A rota das giberelinas é necessária para o florescimento precoce ou para o florescimento sob dias curtos não-indutivos.

Todas as quatro rotas convergem, aumentando a expressão do gene-chave de identidade de meristema floral *AGAMOUS-LIKE*

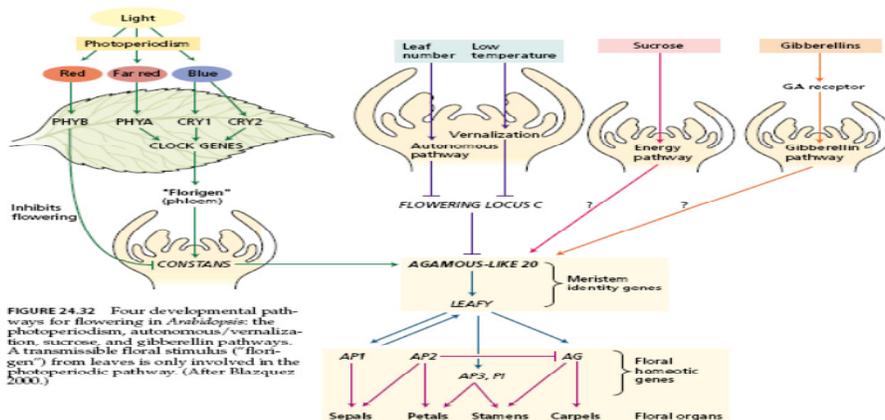


FIGURE 24.32 Four developmental pathways for flowering in *Arabidopsis*: the photoperiodism, autonomous/vernalization, sucrose, and gibberellin pathways. A transmissible floral stimulus ("florigen") from leaves is only involved in the photoperiodic pathway. (After Blazquez 2000.)