UNIDADE VIII – DESENVOLVIMENTO
(CRESCIMENTO, DIFERENCIAÇÃO E MORFOGÊNESE)

1. INTRUDUÇÃO
2. CONCEITOS
3. ANÁLISE CINÉTICA DO CRESCIMENTO
4. PADRÕES DE CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO
4.1. ETAPAS DO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO DA CÉLULA
4.2. ASPECTOS FÍSICOS DO CRESCIMENTO CELULAR
4.3. LOCAIS DE CRESCIMENTO DA PLANTA
4.4. CRESCIMENTO DOS ÓRGÃOS DA PLANTA
4.4.1. RAÍZES
4.4.2. CAULES
4.4.3. FOLHAS
4.5. ALGUMAS CARACTERÍSTICAS DO CRESCIMENTO DA PLANTA
5. CONTROLE DO CRESCIMENTO E DO DESENVOLVIMENTO
5.1. CONTROLE GENÉTICO
5.2. REGULAÇÃO HORMONAL
5.3. REGULAÇÃO AMBIENTAL

• **CRESCIMENTO** é um termo quantitativo, relacionado a todo aumento em tamanho, massa, área e volume;

• **DIFERENCIAÇÃO** é um termo qualitativo, que diz respeito ao processo de especialização celular, isto é, ao aumento de complexidade;

• **MORFOGÊNESE** diz respeito ao estudo da emergência e da forma dos novos órgãos e seu arranjo espacial.

O desenvolvimento, que tem características quantitativas e qualitativas, é alcançado através dos processos de crescimento, diferenciação e morfogênese.

O crescimento pode ser considerado como sendo o:

1. **Aumento de tamanho por aumento de massa, de comprimento, de área ou de volume;**
2. **Aumento de tamanho por multiplicação celular;**
3. **Aumento de tamanho por aumento de protoplasma.**

O crescimento pode ser mensurado através dos seguintes parâmetros:

1. **Massa fresca - MF (g); Massa seca - MS (g);**

   Comprimento (cm); Área (cm^2); Volume (cm^3);
2. **Número de células (hemocitômetro);**
3. **Dosagem de substâncias (teor de clorofila, atividade enzimática, etc).**

CRESCIMENTO ABSOLUTO

GERMINAÇÃO DE ERVILHA A 20°C NA OBSCURIDADE

PARÂMETRO	DIAS APÓS A SEMEADURA 0	6	CRESCIMENTO
MATÉRIA FRESCA (mg)	230	750	520
MATÉRIA SECA (mg)	227	205	-22

TAXA DE CRESCIMENTO RELATIVO

$$TCR = \frac{\ln P_2 - \ln P_1}{t_2 - t_1}$$

P_2 = Parâmetro no tempo t_2 (massa da matéria seca, altura, etc.)

P_1 = Parâmetro no tempo t1 (massa da matéria seca, altura, etc.)

t_2 = tempo final;

t_1 = tempo inicial

Crescimento absoluto versus crescimento relativo

Por exemplo:

Área inicial da: Folha A: 5 cm^2; Folha B: 50 cm^2;

As duas folhas crescem a uma taxa de 2,0 cm^2 dia^{-1}.

Neste caso, pode-se afirmar que o crescimento absoluto das duas folhas foi o mesmo (2,0 cm^2 dia^{-1}).

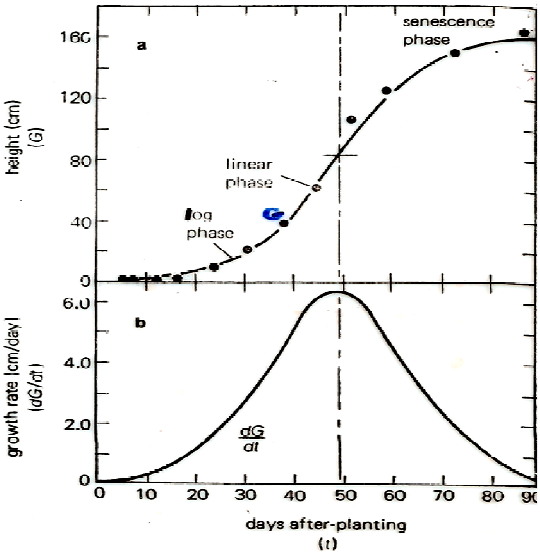
Porém a folha A (5 cm^2) teve um crescimento relativo dez vezes maior que a folha B (50 cm^2).

Análise cinética do crescimento

Vários pesquisadores tem plotado o tamanho ou a massa de um organismo em função do tempo, produzindo uma curva sigmoide de crescimento conhecida como a grande curva de crescimento de Sachs.

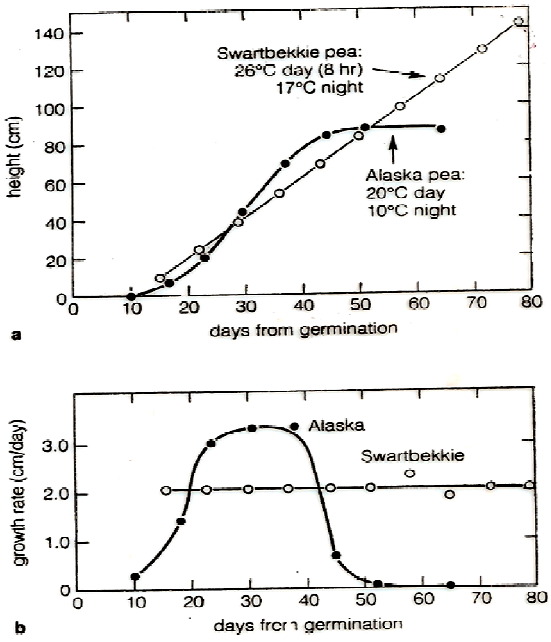
Embora os processos físicos e metabólicos que produzem o crescimento sejam bastante complexos para serem explicados em um simples modelo matemático, as curvas de crescimento são úteis na interpolação dos dados experimentais.

Curva de crescimento sigmoide aproximadamente ideal exibida por inúmeras espécies anuais e partes individuais de plantas anuais e perenes é mostrada para milho:

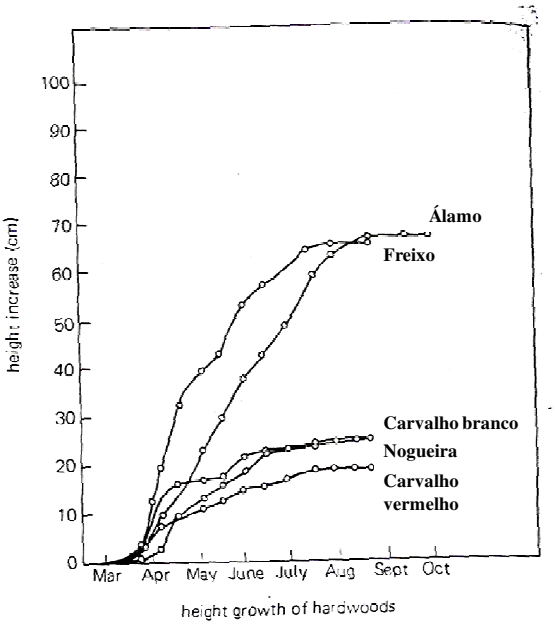


Curva de crescimento sigmoide aproximadamente ideal e curva da taxa de crescimento em forma de sino para milho. A curva da taxa de crescimento em **b** é a 1ª derivada (declive) da curva de crescimento em **a** (Whaley, 1961).

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



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



CICLO DO DESENVOLVIMENTO

Desenvolvimento vegetativo → **Desenvolvimento reprodutivo**

Semente madura (condições adequadas) → germinação → estabelecimento da plântula → formação da planta adulta (final do desenvolvimento vegetativo) → (início do desenvolvimento reprodutivo) formação de flores (produção de estames e pistilos) → processos sexuais de fertilização → formação de semente e fruto → desenvolvimento da semente → semente madura.

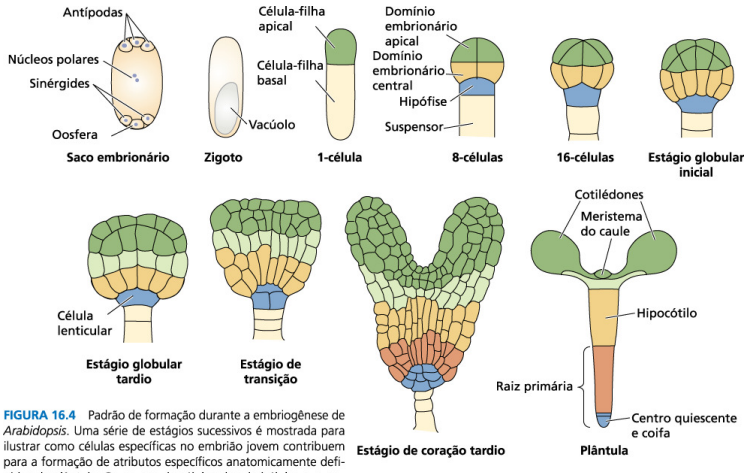


FIGURA 16.4 Padrão de formação durante a embriogênese de *Arabidopsis*. Uma série de estágios sucessivos é mostrada para ilustrar como células específicas no embrião jovem contribuem para a formação de atributos específicos anatomicamente definidos da plântula. Os grupos de células clonais (células que 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 cotiledonares. 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 do caule (iniciais) que constituem a coifa.

Características celulares da embriogênese de *Arabidopsis*.

Embriogênese: As origens da polaridade

1. **Eixo apical-basal: é iniciado na 1ª divisão do zigoto;**

2. **Eixo radial: é estabelecido por meio de padrões previsíveis de divisões celulares no embrião globular.**

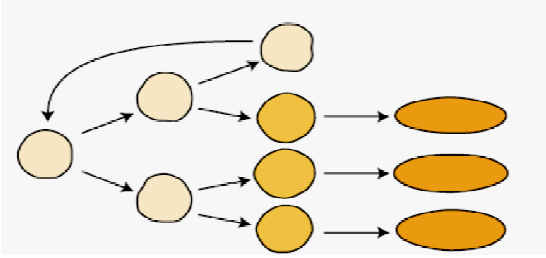
Padrões de crescimento e desenvolvimento

- **Etapas do crescimento e desenvolvimento celular;**
- **Aspectos físicos do crescimento celular;**
- **Locais de crescimento da planta.**

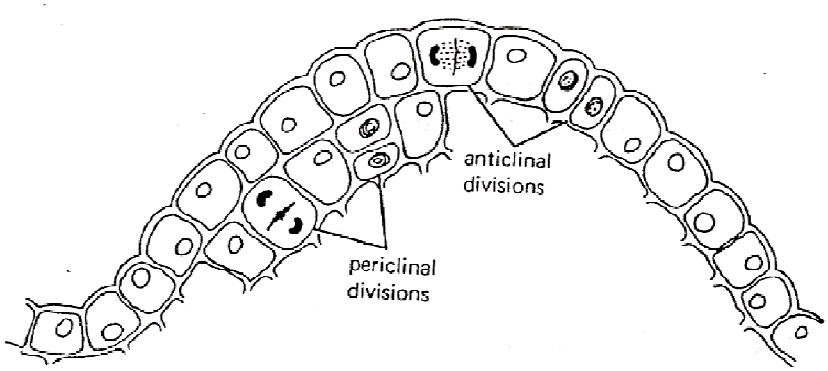
Etapas de crescimento e desenvolvimento celular:

Divisão celular → aumento de volume celular → diferenciação

Uma célula pode dividir-se (periclinal ou anticlinal), aumentar de volume (alongamento ou expansão) e se diferenciar de diversas maneiras, disto resultam: diferentes tecidos, órgãos e indivíduos (250.000 espécies).



As células tronco (células iniciais) geram células filhas, algumas permanecem não comprometidas e retêm a propriedade de células tronco, enquanto outras se tornam comprometidas para se diferenciarem.



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

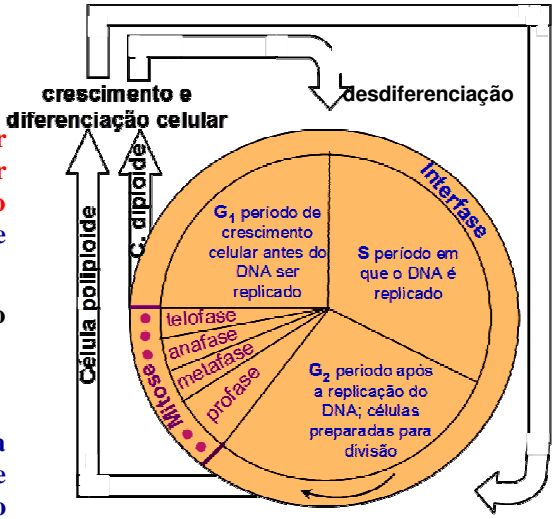
Divisão celular e seu controle

O processo de divisão celular é bastante complexo e pode ser considerado como constituído de dois eventos: replicação de DNA e divisão nuclear.

Estes eventos constituem o ciclo celular, que compreende:

Veja a figura ao lado

Apesar deste esquema mostrar diferentes opções de saída e entrada do ciclo celular, daremos ênfase ao que ocorre no final da telófase, quando inicia-se a citocinese e completa-se a divisão celular.



Ciclo celular

Na citocinese ocorre a formação da parede celular que separa as duas células filhas. Cada nova parede celular deve ter uma orientação correta e fundir-se à parede da célula mãe no local apropriado (controle feito pelos microtúbulos).

Os microtúbulos parecem guiar os processos de deposição e orientação das microfibrilas de celulose na parede celular.

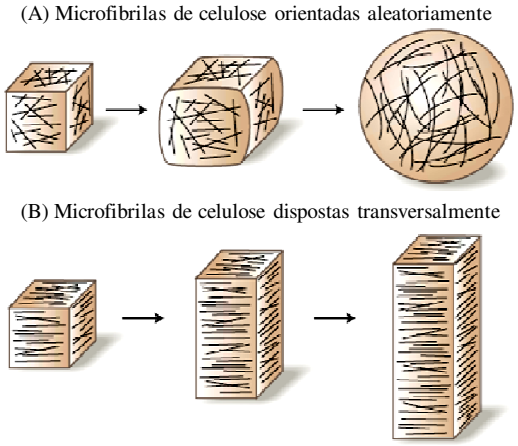


Figura 15.20 A orientação de microfibrilas de celulose recém-depositadas determina a direção da expansão celular. (A) Se a parede celular for reforçada por microfibrilas de celulose orientadas aleatoriamente, a célula irá se expandir igualmente em todas as direções, formando uma esfera. (B) Quando a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

Física do aumento do volume celular

Se $\Psi_w^{ext} > \Psi_w^{int}$ → água entrará na célula

↓

Aumento do Ψ_p^{int} (causa estresse da parede)

↓

Distensão da parede (relaxamento do estresse)

↓

Aumento do volume celular

↓

Depósito de novo material na parede

Portanto, $dV/dT \alpha \Psi_w^{ext} - \Psi_w^{int}$ ou

$$dV/dT = L (\Psi_w^{ext} - \Psi_w^{int}) = L \Delta\Psi_w$$

Onde, L = coeficiente de permeabilidade para a água da parede e membrana celulares (condutividade hidráulica).

Sabe-se que:

$$\Delta\Psi_w = \Psi_w^{ext} - \Psi_w^{int} = (\Psi_p^{ext} + \Psi_s^{ext}) - (\Psi_p^{int} + \Psi_s^{int})$$

Como no apoplasto $\Psi_p^{ext} = 0$, teremos:

$\Delta\Psi_w = \Psi_s^{ext} - \Psi_s^{int} - \Psi_p^{int}$, ou seja:

$$dV/dT = L (\Psi_s^{ext} - \Psi_s^{int} - \Psi_p^{int})$$

Além das importâncias de "ΔΨw" e de "L" para o aumento do volume celular ou seja da velocidade de crescimento celular a extensibilidade da parede celular é outro parâmetro importante.

James Lockhart resumiu a interdependência entre a extensão da parede e o Ψp, com a seguinte equação:

$$dV/dT = m (\Psi p - Y)$$

onde:

m = coeficiente de extensibilidade da parede;

Ψp = potencial de pressão da célula

Y = Ψp limite necessário à distensão da parede.

A velocidade de crescimento celular depende:

1. **Da permeabilidade para a água da parede e membrana celulares (L - condutividade hidráulica);**

2. **Da diferença de potencial de solutos entre o exterior e o interior da célula ($\Psi s^{ext} - \Psi s^{int}$);**

3. **Do potencial de pressão da célula ($\Psi_p int$);**

4. **Do potencial de pressão limite necessário à distensão da parede (Y);**

5. **Da extensibilidade da parede (m).**

O crescimento das plantas é concentrado em regiões de divisão celular denominadas de meristemas (célula tronco)

- **Meristemas primários - são formados durante a embriogênese e se tornam ativos após a germinação:**
  - **Meristema apical do caule - crescimento em extensão (crescimento primário);**
  - **Meristema apical da raiz - crescimento em extensão (crescimento primário).**
- **Meristemas secundários - são formados após a germinação:**
  - **Meristemas axilares - crescimento em extensão (crescimento primário);**

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

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

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

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

ESTRUTURAS PRIMÁRIA E SECUNDÁRIA[1]

RAIZ		CAULE	
Primária	Secundária	Primária	Secundária
Epiderme	[2]Periderme*	Epiderme	[2]Periderme*
Córtex	Pericíclo	Córtex*	Córtex
Endoderme	Floema secundário		Floema secundário
Pericíclo*	Câmbio vascular*	Feixe Vascular*	Câmbio vascular*
Cilindro vascular	Xilema secundário		Xilema secundário
		Medula	Medula

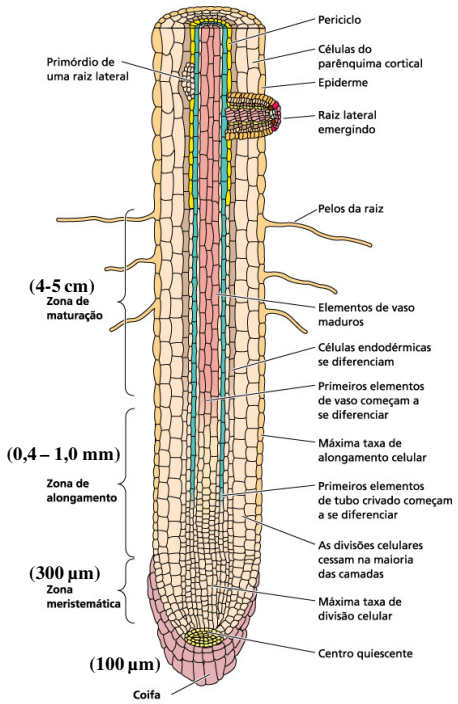
[1]O crescimento secundário é característico de Dicotiledôneas e Gimnospermas.
[2]Periderme = Felema (Súber), Felogênio e Feloderma.
Certas Monocotiledôneas (*Palmae*) exibem espessamento resultante de um meristema lateral especial.
* - Origem dos meristemas.

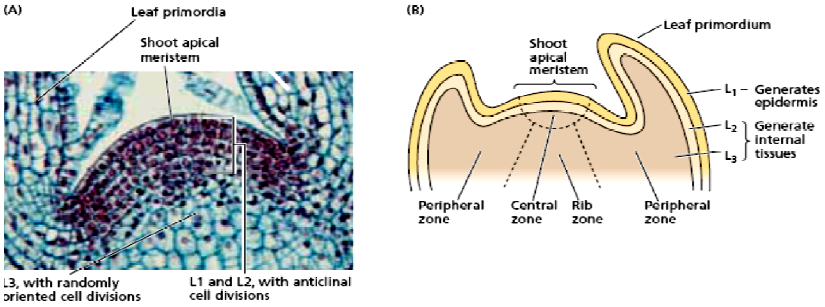
Crescimento de órgãos da planta

Crescimento de raízes

Na maioria das espécies, a germinação da semente termina com a emergência da radícula através do tegumento.

Após a emergência, o crescimento da raiz primária depende da atividade do meristema apical primário.





O meristema apical do caule gera os órgãos aéreos da planta. (A) Esta secção longitudinal pelo centro do ápice do caule de *Coleus blumei* mostra a aparência em camadas do meristema apical do caule. As divisões celulares, na maioria, são anticlinais nas camadas L1 e L2 externas, enquanto os planos de divisões celulares estão orientados mais aleatoriamente na camada L3. A camada mais externa (L1) gera a epiderme do caule; as camadas L2 e L3 geram os tecidos internos. (B) O meristema apical do caule também possui zonas cito-histológicas, que representam regiões com identidades e funções diferentes. A zona central contém as células-tronco, que se dividem lentamente, mas são a fonte final dos tecidos que formam o corpo da planta. A zona periférica, onde as células dividem-se rapidamente, circunda a zona central e produz os primórdios foliares. Uma zona medular situa-se abaixo da zona central e gera os tecidos centrais do caule (A © J. N. A. Lott / Biological Photo Service).

ÁPICE DA PARTE AÉREA
(ápice do caule)

- **Meristema apical (tem diferentes zonas e camadas funcionais);**
- **Primórdios foliares.**

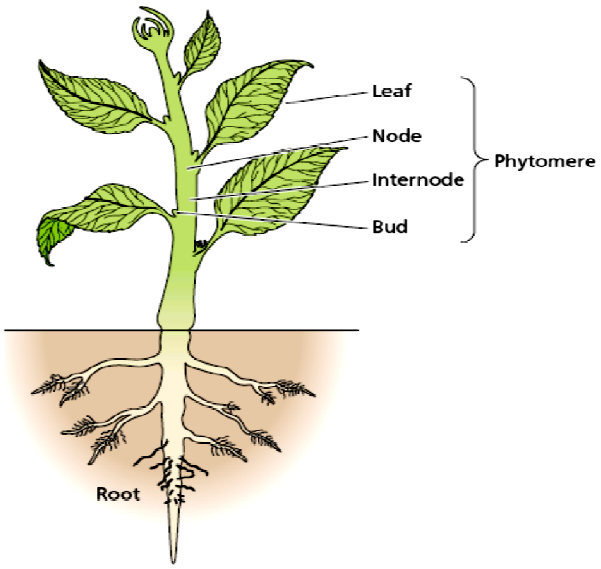


Figura 16.14 O meristema apical do caule forma repetitivamente unidades conhecidas como fitômeros. Cada fitômero consiste de uma ou mais folhas, o nó no qual as folhas são inseridas, o entrenó imediatamente abaixo das folhas e uma ou mais gemas nas axilas das folhas.

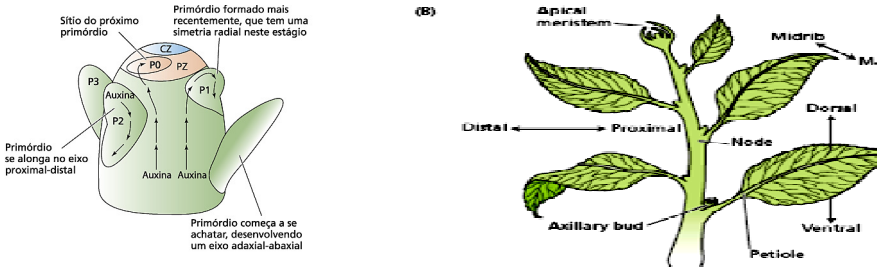


Figura 16.15 A origem de folhas no ápice da parte aérea e seus eixos de simetria no caule. (A) Primórdios foliares nos flancos do meristema apical do caule. (B) Diagrama de um caule, mostrando o eixo ao longo do qual se processa o desenvolvimento (Christensen & Weigel, 1998).

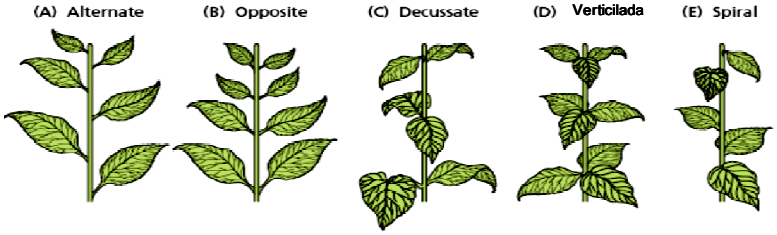


Figura 16.16 Cinco tipos de disposições foliares (padrões filotácticos) ao longo do eixo do caule. Os mesmos termos também são usados para inflorescências e flores.

Algumas características do crescimento da planta

Só divisão celular não provoca aumento de tamanho, mas os seus produtos crescem (aumentam em volume, área, tamanho, massa, etc.).

- **Locais de divisão: Meristemas;**

- **Estruturas com crescimento determinado (folhas, flores, frutos e sementes) e indeterminado (raízes e caules);**

• As plantas também podem ser consideradas como possuindo crescimento determinado (monocárpicas, são geralmente anuais ou bianuais) ou indeterminado (policárpicas);

• As sementes contém plantas em miniatura (raiz embrionária, caule embrionário e primórdios foliares).

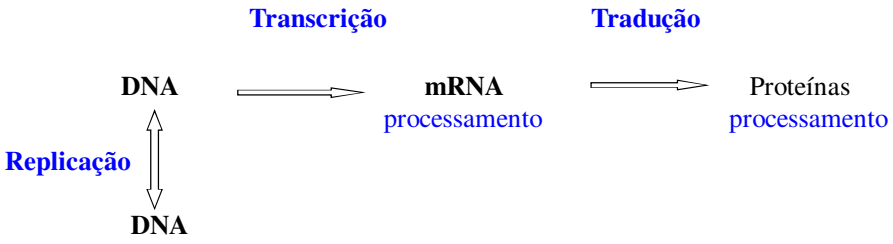
Controle do crescimento e desenvolvimento

O crescimento e o desenvolvimento ordenados de um organismo multicelular requerem uma coordenação, a qual apresenta controles intrínseco e extrínseco.

1. Controle intrínseco:

1.1. Controle intracelular – envolve mudanças na expressão gênica.

A expressão gênica em organismos eucarióticos pode ser dividida em cinco estágios principais: ativação gênica, transcrição, processamento de RNA, tradução e processamento de proteínas



Os processos genéticos básicos (Alberts, 1994)

Processamento de mRNA:

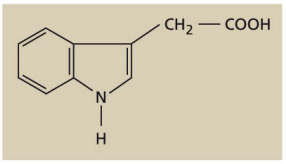
- **Remoção de íntrons no mRNA;**
- **Adição de poliA no final 3';**
- **Adição de 7-metilguanosina (CAP) no final 5'.**

1.2. Controle intercelular – envolve a participação de mensageiros químicos (hormônios).

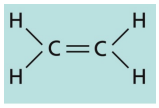
• A forma e a função de um organismo multicelular depende da eficiente comunicação (via apoplasto e/ou simplasto) entre suas células, tecidos e órgãos feitas por mensageiros químicos.

• O desenvolvimento da planta é regulado por cinco principais hormônios: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico.

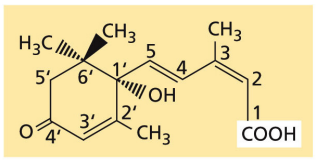
Estudos realizados, durante o último século, têm mostrado que o desenvolvimento de plantas é regulado por cinco principais hormônios:



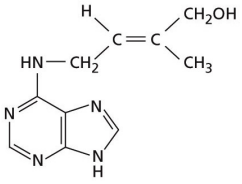
Indole-3-acetic acid (IAA) **(Auxina)**



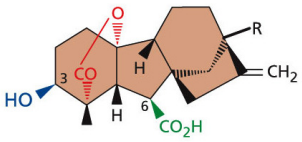
Ethylene



(*S*)-*cis*-ABA



trans-Zeatin
(Citocinina)



GA_4 R = H
GA_1 R = OH
(Giberelina)

2. CONTROLE EXTRÍNSECO

2.1. Controle extracelular – consta principalmente de fatores ambientais. Luz, temperatura e gravidade apresentam os efeitos mais evidentes. Umidade do solo e do ar e nutrição mineral também têm influência.

EM RESUMO :

ESTÍMULO AMBIENTAL ⇒ ↑HORMÔNIO ⇒ ALTERAÇÃO NA EXPRESSÃO GÊNICA ⇒ RESPOSTA FINAL