

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CESNORS – FREDERICO WESTPHALEN
DEPARTAMENTO DE ENGENHARIA FLORESTAL
PROF^a. ADRIANA TOURINHO SALAMONI**

**APOSTILA DE AULAS TEÓRICAS DE
FISIOLOGIA VEGETAL**

2º/2008

CAPÍTULO I: A ÁGUA, AS CÉLULAS E A PLANTA

1. A ÁGUA NA VIDA DAS PLANTAS:

- ✓ Papel fundamental na vida da planta → para cada grama de matéria orgânica produzida, 500 g de água são absorvidas pelas raízes, transportadas pelo corpo da planta e perdidas para a atmosfera. Pequeno desequilíbrio no fluxo da água pode causar déficits hídricos e mau funcionamento de muitos processos celulares. Assim, toda a planta deve realizar um balanço delicado de sua absorção e perda de água.
- ✓ Água forma maior parte da célula vegetal → célula vegetal madura têm grande vacúolo (90-95%) cheio de água e o resto é citoplasma (5-10%) → constitui 80-95% da massa de tecidos vegetais em crescimento → os **fenômenos vitais ativos** são condicionados a um suficiente suprimento hídrico. Ex. Plantas hortícolas (couve, alface, tomate) podem conter 85-95% de água. A madeira, composta principalmente por células mortas, tem conteúdo hídrico menor, as sementes (5-15%) estão entre os tecidos vegetais mais secos, mas antes de germinar precisam absorver quantidade considerável de água.
- ✓ Mais abundante e melhor solvente que se conhece → meio onde moléculas movimentam-se dentro das células e entre elas, influenciando a estrutura de vários constituintes (proteínas, ácidos nucléicos, polissacarídeos).
- ✓ Forma um ambiente onde ocorre a maioria das reações bioquímicas celulares e participa diretamente em muitas reações químicas essenciais.
- ✓ Perda e absorção de água são contínuas pela planta → maioria da água perdida evapora da folha à medida que o CO₂ para a fotossíntese é absorvido → **transpiração**. Num dia ensolarado, quente e seco, uma folha renova até 100% de sua água em apenas 1 hora.
- ✓ Transpiração → forma eficiente de **dissipar calor proveniente do sol** → moléculas de água que escapam para a atmosfera têm energia maior, isso promove a quebra das ligações que as seguram no líquido. Quando elas escapam, deixam para trás uma massa de moléculas com energia menor, ou seja, um corpo líquido mais frio. Na folha, quase ½ do ganho líquido de calor do sol é dissipado pela transpiração.
- ✓ Água recurso mais abundante que as plantas precisam para crescer e funcionar, mas é também o mais limitante para a produtividade agrícola.
- ✓ Plantas aquáticas ou de ambiente muito úmido, não têm dispositivo especial para evitar a perda d'água. As terrestres precisam manter ativamente sua condição hídrica, como sua parte aérea está em contato direto com a atmosfera que tem pressão de vapor mais baixa, a água é cedida ao ambiente circundante, assim o balanço hídrico deve ser equilibrado com um permanente abastecimento de água.

2. ESTRUTURA E PROPRIEDADES DA ÁGUA:

- ✓ A água tem propriedades especiais, permite atuar como solvente e ser prontamente transportada ao longo do corpo da planta. Essas propriedades vêm primariamente da **estrutura polar da molécula**.

POLARIDADE → LIGAÇÕES DE HIDROGÊNIO:

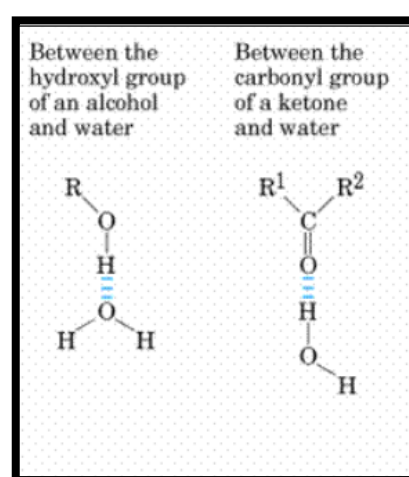
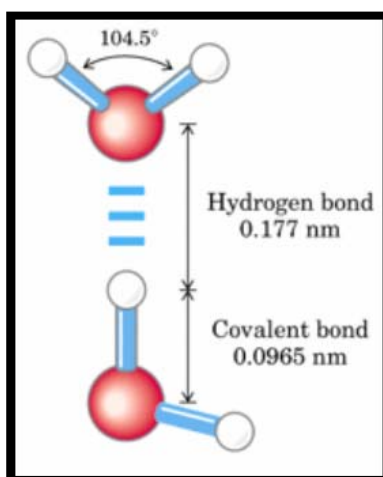
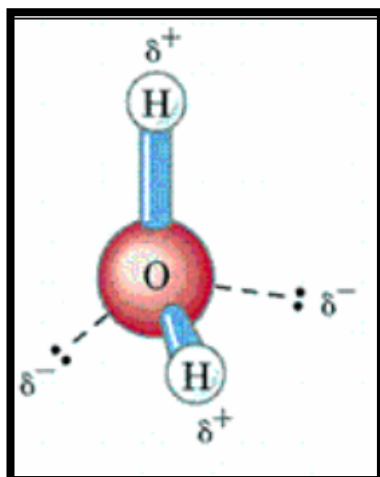
- ✓ **Consiste** de 2 moléculas de hidrogênio e 1 oxigênio, unidos por **ligações covalentes**. O oxigênio é mais eletronegativo, atrai elétrons da ligação covalente, gerando carga negativa parcial na extremidade da molécula do oxigênio e carga positiva parcial em cada hidrogênio. As cargas parciais ficam iguais, assim a **molécula de água não tem carga líquida**.
- ✓ A separação de cargas mais a forma da molécula de água tornam-a **polar**, cargas parciais opostas entre as moléculas de água vizinhas tendem a atraí-las. As ligações entre moléculas de água são **ligações de hidrogênio**.
- ✓ As ligações entre as moléculas de água e íons e entre a água e solutos polares são feitas por ligações de hidrogênio, gerando menor atração eletrostática entre as substâncias carregadas e aumentando a solubilidade.

POLARIDADE → EXCELENTE SOLVENTE:

- ✓ O tamanho pequeno da molécula e a polaridade fazem com que ela dissolva quantidades maiores de uma variedade mais ampla de substâncias que outros solventes. Fazem dela um solvente particularmente bom para substâncias iônicas e moléculas como açúcares e proteínas.
- ✓ É o **solvente universal**.

LIGAÇÕES DE HIDROGÊNIO → PROPRIEDADES TÉRMICAS INCOMUNS:

- ✓ muitas ligações de hidrogênio entre moléculas de água, formam uma forte atração intermolecular, muita energia é necessária para romper. Dão a água propriedades térmicas incomuns, como **alto calor específico** (calor necessário para aumentar a temperatura de uma substância em uma quantidade específica) e **alto calor latente de vaporização** (energia necessária para separar as moléculas da fase líquida e levá-las para a fase gasosa numa temperatura constante).



LIGAÇÕES DE HIDROGÊNIO → PROPRIEDADES DE COESÃO E ADESÃO:

- ✓ Moléculas de água da interface ar-água estão mais fortemente atraídas às moléculas vizinhas que à fase gasosa. A atração desigual provoca diminuição da área superficial. Para aumentar a área de superfície de uma interface ar-água, há quebra de ligações de hidrogênio, precisa energia, essa energia é a **tensão superficial**. A tensão na superfície de evaporação das folhas gera as forças físicas que puxam a água pelo sistema vascular.
- ✓ Grande formação de ligações de hidrogênio na água é a **coesão**, a atração entre moléculas iguais.
- ✓ Atração da água a uma fase sólida (parede celular, superfície de um vidro) é a **adesão**.
- ✓ Coesão, adesão e tensão superficial originam a **capilaridade** → movimento da água ao longo de um tubo capilar.

3. PROCESSOS DE TRANSPORTE DE ÁGUA:

- ✓ Movimento da água do solo → planta → atmosfera, é por meios amplamente variáveis (parede celular, citoplasma, membrana, espaços de ar) → **mecanismos de transporte variam com o meio**.

HÁ DOIS PROCESSOS PRINCIPAIS DE TRANSPORTE → DIFUSÃO MOLECULAR E FLUXO DE MASSA:

- ✓ **Difusão:** movimento aleatório das moléculas de água e íons em solução. A difusão de uma substância ocorre quando há diferença no potencial químico em duas partes ou regiões de um sistema. Portanto, o movimento das partículas da substância é efetuado em função do gradiente de potencial químico. Uma substância que está mais concentrada em uma parte, com maior potencial químico, difundir-se-á na direção da região onde a concentração é mais baixa, ou de menor potencial químico. Causa movimento líquido de moléculas de **regiões de alta concentração para regiões de baixa concentração**, quer dizer, ao longo de um **gradiente de concentração**, até que o equilíbrio seja atingido. O tempo médio para uma partícula difundir-se por uma distância depende da identidade da partícula e do meio onde ela se difunde. Exemplo: movimento de um soluto (sal, açúcar) colocado em um copo com água.
- ✓ **Osmose:** caso particular de difusão através de uma membrana diferencial ou seletiva (membrana semipermeável), ou seja, através de uma membrana que é muito mais permeável à água do que aos solutos. Ocorre comumente na célula vegetal, devido à diferença na concentração de solutos através da plasmalema. Tipicamente, o citoplasma é de 0,5 a 1 M mais concentrado do que a região da parede celular.
- ✓ **Fluxo de massa:** movimento em conjunto de grupos de moléculas em massa, em resposta a uma gradiente de **pressão**. É o principal mecanismo responsável pelo transporte de longa distância da água e solutos no xilema. Também explica a maior parte do fluxo de água no solo e nas paredes celulares de tecidos vegetais. Independe do gradiente de concentração de soluto (diferente da difusão). Ex: movimento da água numa mangueira, fluxo de um rio, chuva caindo.

4. POTENCIAL HÍDRICO DA CÉLULA (Ψ_w):

- ✓ O potencial hídrico é uma medida do estado de energia da água em dada situação.
- ✓ O potencial hídrico governa o transporte através das membranas celulares. Também serve para medir o padrão hídrico de uma planta, ou seja, seu grau de hidratação. O processo mais afetado pelo déficit hídrico é o

crescimento celular. Estresse hídrico mais severo leva à inibição da divisão celular, da síntese de proteínas e da parede celular, ao acúmulo de solutos, ao fechamento estomático e à inibição da fotossíntese.

✓ Principais fatores que influenciam no potencial hídrico em plantas → **concentração, pressão, gravidade.**

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g$$

Expressam os efeitos de solutos, pressão e gravidade sobre a energia livre da água.

• **Solutos (Ψ_s) → potencial de solutos ou osmótico** → É uma função da concentração do suco celular. Indica o efeito dos solutos dissolvidos no potencial hídrico. Eles diminuem a energia livre da água porque diluem-a. A mistura de solutos e água provoca um aumento na desordem do sistema, levando à diminuição da energia livre. É inversamente proporcional à concentração de solutos na solução, ou seja, quanto maior a concentração de solutos, menor o potencial osmótico. Mesmo as membranas plasmáticas não sendo rigorosamente semipermeáveis para todas as substâncias, as células vegetais maduras têm um sistema osmótico, pelo menos por períodos curtos. Transferindo-se uma célula normal para uma solução, o movimento de entrada ou saída do vacúolo, depende da diferença entre os potenciais osmóticos do conteúdo celular e da solução externa. Num meio hipotônico (aquoso) → Ψ_s é menos negativo do que o conteúdo celular, a água flui para o vacúolo, resulta numa pressão hidrostática interna, que comprime o protoplasto contra a parede celular e ela é estendida elasticamente. Potenciais osmóticos medidos em células vegetais têm amplo espectro de variações, diferem não só entre as células, mas entre os diferentes órgãos e tecidos de uma planta.

• **Pressão (Ψ_p) → é a pressão hidrostática da solução.** É função da turgescência da célula. Pressão positiva aumenta o potencial hídrico, pressão negativa, diminui.

• **Gravidade (Ψ_g)** → faz com que a água se mova para baixo. Depende da altura da água, da densidade da água e da aceleração da gravidade. Quando se trabalha com transporte de água em nível celular esse componente geralmente é omitido, porque é desprezível comparado ao potencial osmótico e à pressão hidrostática.

Assim:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$$

• **Potencial mátrico ou matricial (Ψ_m)** → é função de forças de atração e capilaridade. É referido em discussões de solos secos, sementes e paredes celulares. Importante em estágios iniciais de absorção de água pelas sementes secas (embebição) e quando se considera a água retida no solo. Em outros, não é considerado.

5. ENTRADA E SAÍDA DE ÁGUA DA CÉLULA:

✓ A água entra na célula ao longo de um gradiente de potencial hídrico.

✓ O **fluxo da água é um processo passivo!** O movimento é **em resposta a forças físicas**, em direção a regiões de baixo potencial hídrico ou de baixa energia livre. Não há bombas metabólicas que empurrem a água de um lugar para outro (desde que a água seja a única substância transportada). Quando solutos são transportados (para pequenas distâncias nas membranas ou para grandes distâncias no floema), o transporte da água pode ser associado ao de soluto, podendo esse transporte mover a água contra um gradiente de potencial hídrico (transporte ativo).

6. CLASSIFICAÇÃO DAS PLANTAS QUANTO À SUA ADAPTAÇÃO AO REGIME HÍDRICO DO AMBIENTE:

HIDRÓFITAS: crescem total ou parcialmente submersas. Incluem algumas algas (*Chlamydomonas*), pteridófitas (*Azolla*) e angiospermas (*Zostera marina*). Têm folhas geralmente finas, o que reduz a resistência ao fluxo da água. A perda de água não é normalmente um problema, portanto, não apresentam cutícula bem desenvolvida nos órgãos submersos ou na superfície inferior das folhas flutuantes. Xilema, em geral, pouco desenvolvido. Espaços intercelulares volumosos, que auxiliam na flutuação e na difusão do oxigênio e do gás carbônico. Geralmente não toleram a dessecação, a menos que dormentes.

HIGRÓFITAS: plantas terrestres de ambiente úmido e sombreado, onde a umidade relativa é muito alta e o solo muito úmido. Incluem muitos musgos, plantas hepáticas e algumas samambaias. Plantas adaptadas para fotossintetizar com eficiência em baixa luminosidade. Podem suportar dessecação prolongado, reiniciando o crescimento após a reidratação.

MESÓFITAS: crescem normalmente em solos bem drenados e em locais com grandes variações na umidade relativa do ar. São a maioria das espécies cultivadas e das plantas nativas das regiões tropicais e temperadas. Têm cutícula bem desenvolvida e regulam a perda de água através da abertura e fechamento dos

estômatos. Possuem sistema radicular extenso e xilema bem desenvolvido. Muitas perenes são decíduas, perdendo suas folhas como mecanismo de redução da perda de água, quando as condições são desfavoráveis, como no inverno.

XERÓFITAS: ocorrem principalmente nas caatingas, nas savanas e sertões. Em lugares rochosos e em outros onde a água é geralmente escassa. Sua sobrevivência depende de vários mecanismos de adaptação, como a fixação de carbono à noite, cutícula com baixa permeabilidade ou armazenamento de água em cladódios (ramos achatados) ou xilopódios (tubérculos lenhosos).

CAPÍTULO II: BALANÇO HÍDRICO DAS PLANTAS

1. O SOLO:

➤ Solo

Corpo natural na superfície da crosta terrestre.
Meio natural para crescimento das plantas.
Reservatório de água.

➤ Origem

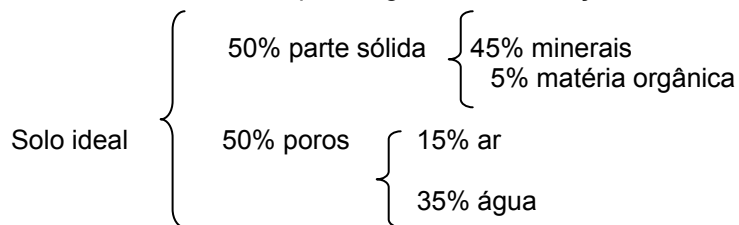
Litosfera → rochas (intemperismo) → diferentes tipos → diferentes tipos de solo.
Hidrosfera.
Atmosfera.
Biosfera.

➤ Composição do solo

Minerais (primários e secundários).
Compostos orgânicos.
Solução do solo.
Ar do solo.

➤ **Perfil do solo** → horizonte orgânico e horizontes minerais.

➤ **Fases do solo** → sólida, líquida e gasosa → interação → armazenamento ou retenção da água.



2. ÁGUA NO SOLO:

➤ A ABSORÇÃO DE ÁGUA DEPENDE:

Textura do solo: tem a ver com o tamanho das partículas (menor partícula, maior capacidade de retenção).

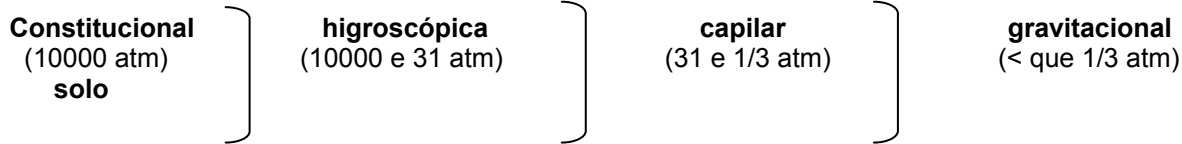
Estrutura do solo: depende do formato das partículas do solo. Solo estruturado retém bastante água.

➤ RETENÇÃO DA ÁGUA NO SOLO:

Forças de coesão: água - água.
Forças de adesão: água - sólido.
Capilaridade: devido às forças de coesão e de adesão.

➤ CLASSIFICAÇÃO DA ÁGUA NO SOLO:

FÍSICA:



BIOLÓGICA:

Supérflua → é a água gravitacional.

Disponível → é parte da capilar

Indisponível → retida com pressão maior que 15 atm.

Capacidade de campo: máximo de água que solo pode reter.

Ponto de murcha: ponto em que a planta não consegue mais retirar água do solo.

➤ **A água movimenta-se** espontaneamente em busca de um estado mínimo de energia.

➤ **Movimento da água no solo depende de:**

→ fluxo de massa (gradiente de pressão).

→ difusão (gradiente de concentração).

➤ **Fluxo da água no solo depende:**

→ gradiente de pressão no solo.

→ condutividade hidráulica do solo (capacidade de movimentação da água).

3. ABSORÇÃO DE ÁGUA PELAS RAÍZES:

➤ 98% da água absorvida é perdida na transpiração, somente 2% fica retida.

➤ **Deve haver contato íntimo** → superfície radicular / solo

➤ **Região de maior absorção:** região dos pêlos radiculares e de alongamento. Zona mais próxima do ápice.

➤ **Movimento da água na raiz:**

Epiderme → córtex → endoderme → xilema.

Rotas de transporte → da epiderme até a endoderme:

Rota apoplástica – parede celular (na endoderme movimento obstruído pelas estrias de Caspary - suberina);

Rota simplástica – plasmodesmas e membrana plasmática.

4. TRANSPORTE DE ÁGUA DAS RAÍZES PARA AS FOLHAS:

➤ **Xilema** → células especializadas → grande eficiência no transporte.

➤ **Elementos traqueais:** traqueídes e elementos de vaso → tubos ociosos:

➤ **Traqueídes:** com pontoações.

➤ **Elementos de vaso:** com pontoações e perfurações nas extremidades, formando vasos.

➤ **Teoria da coesão-tensão** → explica transporte passivo da água no xilema: água nas folhas → evapora → grande tensão → puxa água pelo xilema.

➤ **Problemas com a tensão:**

→ Água sob tensão → força interna às paredes do xilema;

→ Tensão atingida não chega a desestabilizar a água;

→ Quando a tensão de água aumenta → maior tendência de ar ser aspirado, pode se formar uma bolha, causando cavitação ou embolia.

➤ **Como as plantas diminuem o efeito da cavitação no xilema:**

→ Bolha não se espalha → pontoações;

→ Interconexão dos capilares;

→ Eliminação durante a noite, quando a transpiração diminui.

➤ **A força para o transporte no xilema é a pressão negativa** que há na superfície das paredes celulares das folhas.

5. MOVIMENTO DA ÁGUA DA FOLHA PARA A ATMOSFERA:

✓ **Perda de água na forma gasosa → transpiração e líquida → gutação.**

✓ Água → superfície da parede celular do mesofilo → evapora → espaços intercelulares → difusão → atmosfera.

Perda d'água:

✓ cutícula - 5%

✓ estômatos – 95%

✓ Condição para que haja transpiração: diferença de potencial (Ψ).

✓ **IMPORTÂNCIA DA TRANSPIRAÇÃO:**

- Absorção de água e minerais;
- Absorção de CO_2 para a fotossíntese;
- Crescimento;
- Resfriamento.

✓ **Razão de transpiração** → relacionada à perda de água e ganho de CO_2 .

✓ **FATORES AMBIENTAIS QUE AFETAM A TAXA DE TRANSPIRAÇÃO:**

- Luz;
- Temperatura;
- Umidade;
- Correntes de ar;
- Disponibilidade de água.

6. CONTROLE ESTOMÁTICO DA TRANSPIRAÇÃO:

✓ Localização dos estômatos.

✓ Abertura e fechamento dos estômatos → é um processo biológico.

✓ Células-guarda → controlam pequenas aberturas → poros estomáticos.

✓ Plantas → demanda competitiva.

✓ Regulação temporal da abertura dos estômatos → água abundante/água menos abundante.

✓ Células-guarda → válvulas hidráulicas multisensoriais.

✓ Movimentos estomáticos → ocorrem em função de uma diferença de potencial nas células-guarda → presença de íons potássio:

Aberto durante o dia → endosmose.

Fechado durante a noite → exosmose.

✓ Características das células-guarda:

- orientação radial da celulose na parede celular e
- são presas na extremidade, têm uma parede comum.

✓ **FATORES QUE AFETAM O MOVIMENTO ESTOMÁTICO:**

- turgor da folha.
- orientação das fibrilas de celulose.
- perda de água.
- estresse hídrico → ABA.
- concentração de CO_2 .
- luz.

- temperatura.
- da própria planta.

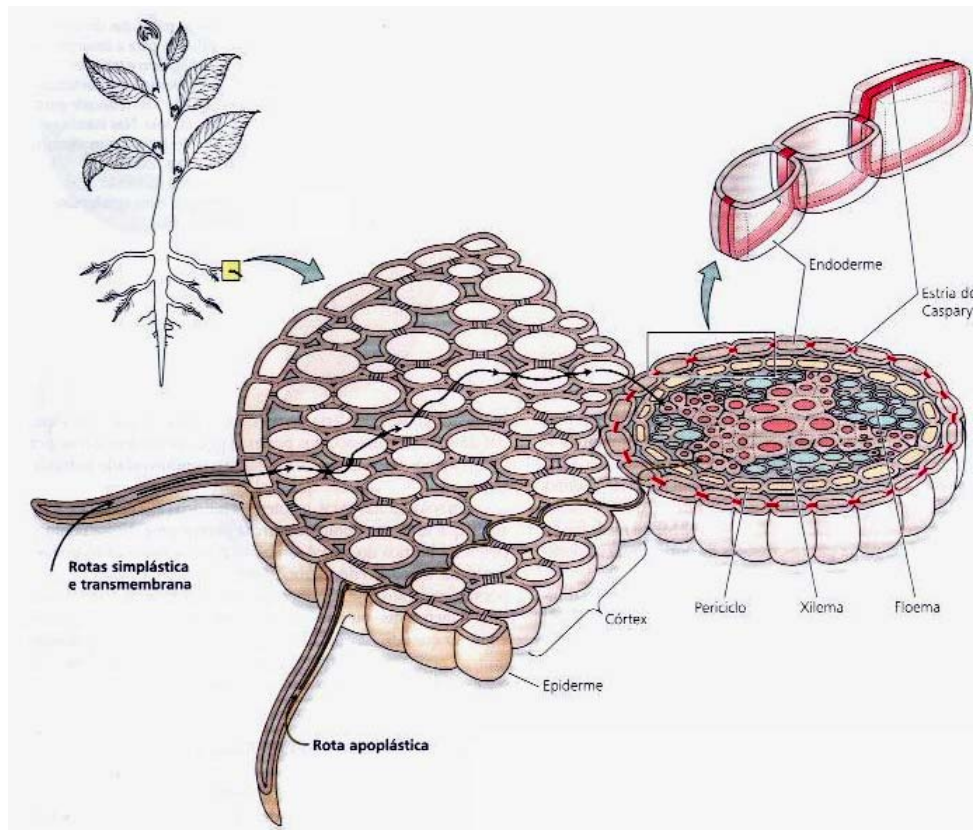


Figura 1 - Rotas para absorção de água pelas raízes.

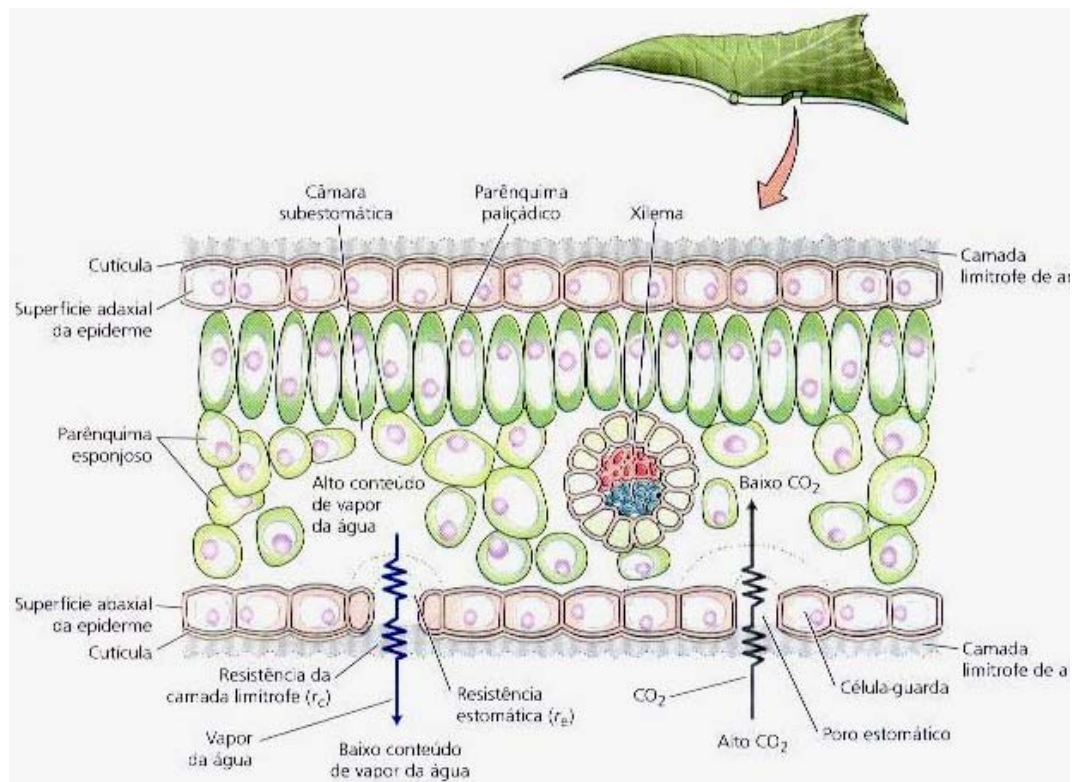


Figura 2 – Trajetória da água pela folha.

CAPÍTULO III: ESTRESSE – RESPOSTAS ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS

1. INTRODUÇÃO:

Em condições naturais e agricultáveis, as plantas são expostas a estresses ambientais. O estresse tem papel importante na determinação de como o solo e o clima limitam a distribuição das espécies, seu desenvolvimento e chance de sobrevivência. **Estresse** é qualquer fator externo que exerce influência desvantajosa sobre a planta, induzindo a mudanças e respostas em todos os níveis do organismo, estas podem ser reversíveis ou permanentes. Quando uma cultura não está expressando sua potencialidade máxima, é provável que as plantas estiveram ou estão sofrendo algum tipo de estresse. Mas, quase todos os fatores de estresse podem ser superados mediante a aplicação de técnicas adequadas de manejo.

Conceito: num sentido geral, é a pressão excessiva de algum fator adverso que apresenta a tendência de inibir o funcionamento normal dos sistemas. Levitt sugeriu que o estresse biológico poderia ser definido como determinadas condições ambientais, que induzem um organismo a entrar num estado de tensão, definindo a tensão como determinadas alterações no metabolismo e na fisiologia de organismo, que podem ou não, causar injúria. A tensão pode ser ELÁSTICA ou PLÁSTICA. Na primeira, quando desaparecido o fator de estresse, o metabolismo consegue voltar aos valores normais de funcionamento. Porém, pode acontecer que uma vez eliminado o fator de estresse, o metabolismo apresente efeitos irreversíveis conhecidos como injúria, o organismo estará sofrendo uma tensão plástica.

Tolerância ao estresse → é a aptidão da planta para enfrentar o ambiente desfavorável. Se a tolerância aumenta devido a uma exposição anterior ao estresse, ocorrendo mudanças num período curto de tempo, a **planta torna-se aclimatada**. A **Adaptação**, em geral é um nível de resistência geneticamente determinado, adquirido por seleção natural durante muitas gerações, há uma série de processos que envolvem caracteres hereditários, levando à evolução da espécie. A “**estratégia de sobrevivência**” das plantas em habitats estressantes não é aumentar a produtividade, mas sim equilibrar o rendimento com a sobrevivência.

Como se reconhece o estresse? Os organismos respondem diferentemente a um estressor. Numa mesma espécie, a natureza e a intensidade da resposta podem variar em função da idade, do grau de adaptação e da atividade sazonal ou diária. Efeitos específicos do estressor causam um sintoma específico que podem originar mecanismos específicos de resistência.

Estresse zero: nível de exposição dos tecidos ao fator ambiental, que produz ausência completa de sintomas de injúria.

Quem coordena a resposta do estresse na planta são os **hormônios vegetais**.

Organismos considerados SUSCETÍVEIS a um determinado estresse são aqueles que sofrem alterações aberrantes no seu metabolismo, as quais são traduzidas na forma de injúrias mais ou menos importantes. Por outro lado, se o organismo não apresenta sintomas de injúria por estresse, deve ser considerado como RESISTENTE. Plantas suscetíveis são aquelas que não têm a capacidade de detectar a presença do fator de estresse ou de reagir alterando seu sistema hormonal. A falta de sintomas que caracterizam a resistência pode ser devida a presença de mecanismos que evitam o contato com o estresse (EVITÂNCIA) ou de mecanismos que permitem ao organismo reagir diante de sua presença (TOLERÂNCIA). No primeiro caso, o organismo possui barreiras físicas ou químicas que evitam o contato dos tecidos da planta com o fator de estresse, evitando seus efeitos, como por exemplo, cutícula espessa, ceras, estômatos embutidos, tecidos suculentos relacionados a ambientes com longos períodos de seca. Porém, existem outros mecanismos de proteção nos quais o fator de estresse entra em contato com os tecidos e a planta deve reagir para superar o estado de tensão. Essa reação é feita mediante o uso de mecanismos que acarretam gasto de energia metabólica, e, portanto o organismo deve atingir um equilíbrio com o fator de estresse, é a situação característica de mecanismos de tolerância. Um exemplo seria a formação de aerênquima nas raízes de milho, em resposta à falta de oxigênio em solos alagados. Além da evitância e da tolerância, que são os tipos mais encontrados, há um terceiro, o ESCAPE. Este mecanismo baseia-se na falta de coincidência entre o momento de máxima suscetibilidade do tecido com a ocorrência do estresse.

2. DÉFICIT HÍDRICO E RESISTÊNCIA À SECA:

A **produtividade** das plantas é limitada pela água, depende não só da quantidade de água disponível, mas também da eficiência do seu uso pelo organismo.

O que é **déficit hídrico**? É todo o conteúdo de água de um tecido/célula que está abaixo do conteúdo de água mais alto exibido no estado de maior hidratação. Todos os **processos vitais** são afetados.

Há plantas que têm um **retardo da desidratação**, ou seja, têm a capacidade de manter a hidratação do tecido. Entre estas há as que **economizam água** (têm consumo moderado) e as que **despendem água** (têm

consumo irrestrito, usam grandes quantidades). Plantas **tolerantes à desidratação** têm a capacidade de funcionar enquanto desidratam. Plantas que apresentam **escape de seca** são aquelas que completam seu ciclo durante a estação úmida, antes do início da seca.

2.1. ALTERAÇÕES:

2.1.1. Redução do turgor: o 1º efeito biofísico do estresse hídrico é a diminuição do volume celular. As atividades que dependem do turgor são mais sensíveis ao déficit hídrico, principalmente a expansão celular, afetando em especial a expansão foliar e o alongamento das raízes.

2.1.2. Área foliar diminuída: resposta precoce. Menor expansão celular, menor área foliar, diminuição da transpiração. Pode limitar o número de folhas porque diminui o número e a taxa de crescimento dos ramos.

2.1.3. Abscisão foliar: Se ocorrer estresse após um desenvolvimento substancial da área foliar, há senescência foliar e queda de folhas a fim de ajustar a área foliar.

2.1.4. Acentua aprofundamento das raízes: a razão de biomassa entre as raízes e a parte aérea depende do balanço funcional entre absorção de água pelas raízes e a fotossíntese pela parte aérea. A parte aérea continua crescendo até que a absorção pelas raízes seja limitante, quando isso ocorre há diminuição da expansão foliar, diminuindo assim o consumo de compostos de carbono e o gasto de energia. Maior porcentagem de assimilados pode ser distribuída para as raízes, sustentando seu crescimento posterior em direção às zonas do solo que permanecem úmidas. Assim, na falta de água há desenvolvimento de raízes mais profundas. Anatomicamente pode-se observar suberização e estoque de água nas raízes.

2.1.5. Estômatos fecham.

2.1.6. Limita a fotossíntese nos cloroplastos: devido ao CO₂. Além disso, o transporte no floema depende do turgor, a diminuição do potencial hídrico no floema durante o estresse pode inibir o movimento dos fotoassimilados.

2.1.7. Aumento da resistência ao fluxo de água na fase líquida: quando as células secam, elas encolhem. As raízes encolhendo podem afastar sua superfície das partículas de solo que retêm a água e seus pêlos podem ser danificados. A deposição de suberina na exoderme pode também aumentar a resistência ao fluxo hídrico.

2.1.8. Aumento do depósito de cera sobre a superfície foliar: cutícula espessa reduz a perda de água pela epiderme.

2.1.9. Altera dissipação de energia das folhas: a perda de calor por evaporação diminui a temperatura foliar, se o estresse hídrico limitar a transpiração a folha esquenta, a menos que outro processo compense a falta de esfriamento. Por exemplo: mudança na orientação das folhas (em direção oposta à do sol); murchamento, enrolamento foliar em gramíneas (as células buliformes diminuem a superfície exposta ao sol), presença de tricomas, cera refletora cuticular.

2.1.10. Induz o metabolismo ácido das crassuláceas: estômatos abrem à noite e fecham de dia a fim de reduzir a transpiração.

2.1.11. Diminui a fertilidade do pólen.

2.1.12. Desencadeia a síntese de ABA na raiz: vai para diferentes partes da planta onde induz uma variedade de efeitos.

2.2. EVITE EM RELAÇÃO À DESSECAÇÃO:

2.2.1. Maior capacidade de condução da água: ampliando a área de condução do sistema, com uma maior quantidade de xilema, com uma densa venação das folhas e diminuindo a distância de transporte (internós mais curtos).

2.2.2. Diminuir perda de água: diminuir transpiração, com epiderme com parede celular densamente cutinizada e coberta por extensa camada de cera. Estômatos só na face inferior da folha, escondidos por densa cobertura de pêlos ou em depressões.

2.2.3. Reserva de água: por exemplo, usando carboidratos capazes de se hidratarem (mucilagem).

3. ESTRESSE E CHOQUES TÉRMICOS:

Plantas podem sofrer **superaquecimento** → grande influxo de energia capaz de ser absorvida combinada com uma perda insuficiente de calor. Daí, a **aclimatação ao calor** pode ocorrer rapidamente, em reposta ao estresse provocado por altas temperaturas. O efeito do calor depende de sua duração, a regra da dose diz que pouco calor por longo período provoca tanto dano quanto muito calor por curto período. A maior parte dos vegetais não é capaz de sobreviver a uma prolongada exposição a **temperaturas maiores que 45°C**. As células e os tecidos que não estão em crescimento ou estão desidratados (como as sementes) podem sobreviver a temperaturas muito mais altas do que os hidratados ou em crescimento ativo. Assim, durante o período mais ativo de crescimento, as plantas são muito sensíveis ao calor.

Temperatura foliar alta + déficit hídrico → estresse térmico.

3.1. ALTERAÇÕES:

3.1.1. Inibição da fotossíntese antes da respiração: diminuindo a reserva de carboidratos.

3.1.2. Diminuição da estabilidade das membranas celulares: há modificação da composição e estrutura das membranas, podendo levar a perda de íons, inibição da fotossíntese e da respiração. Excessiva fluidez dos lipídeos de membrana faz com que as mesmas percam sua função. Diminui a força das ligações de hidrogênio e das interações eletrostáticas entre grupos polares de proteínas na fase aquosa da membrana.

3.2. ADAPTAÇÕES:

As plantas podem sobreviver sob alta temperatura prevenindo-se (escape em relação à forte radiação), dissipando calor ou se o protoplasma tiver a capacidade de tolerar o calor (depende da planta, as de região fria são as mais sensíveis, as de região temperada são as intermediárias e as tropicais/de deserto são as mais resistentes).

3.2.1. Diminuição da absorção da radiação solar: presença de tricomas e ceras foliares, enrolamento foliar e mudando a orientação foliar, desenvolvendo folhas pequenas e muito divididas. Formando densas camadas de folhas cobrindo as gemas da base, responsáveis pela renovação das folhas. Formando órgãos sob o solo (bulbos e tubérculos).

3.2.2. Isolamento térmico da casca: desenvolvimento de casca com fibras espessas. Por exemplo, a casca áspera e suberizada de muitas árvores do semi-árido, que fazem uma proteção contra o fogo.

3.2.3. Produção de proteínas de choque térmico: forma mais efetiva de proteção ao calor. Estas proteínas auxiliam as células a suportar o estresse térmico, funcionando como “chaperonas moleculares”. Promovem o correto dobramento das proteínas celulares danificadas pelo calor, evitando assim sua deformação (caso ficassem estendidas ou mal-dobradas), isso facilita o funcionamento adequado das células submetidas à temperatura elevada.

4. RESFRIAMENTO E CONGELAMENTO:

As espécies tropicais e subtropicais são tipicamente suscetíveis ao dano por resfriamento. O que define a sobrevivência de uma planta sob clima frio é sua capacidade de tolerância à baixa temperatura. Dano por resfriamento provoca crescimento mais lento (diminui a velocidade das reações, diminui a energia disponível, há menor absorção de água e nutrientes, cai a biossíntese e assimilação, afeta o crescimento), as folhas descolorem ou tornam-se lesadas e a folhagem dá impressão de estar encharcada. Se as raízes sofrem o dano, a planta pode murchar.

4.1. ALTERAÇÕES:

4.1.1. Interrompe a corrente citoplasmática.

4.1.2. Alteração das propriedades das membranas: há perda de função das membranas, podendo diminuir o poder de seleção. Também há dano às membranas dos cloroplastos, inibindo a fotossíntese. Há dano às membranas mitocondriais e as taxas respiratórias caem. Também há translocação mais lenta de carboidratos, inibição da síntese protéica e aumento da degradação de proteínas existentes. Perda de solutos devido ao dano no tonoplasto.

Por que as membranas são afetadas? Membranas suscetíveis ao frio apresentam lipídeos com alta porcentagem de cadeias de ácidos graxos saturados que tendem a solidificar, tornando as membranas menos fluídas, os componentes proteicos podem não funcionar normalmente.

4.1.3. Formação de cristais de gelo e desidratação do protoplasto: sementes, tecidos parcialmente desidratados e esporos de fungos toleram temperaturas muito baixas. Para reter a viabilidade de tecidos hidratados o esfriamento deveria ser muito rápido, formando cristais de gelo pequenos que não provocam dano. Quando há formação de cristais de gelo grandes e de crescimento lento, os mesmos podem perfurar e destruir estruturas celulares. Quando há grande quantidade de água no interior das células, pode ocorrer congelamento intracelular e rápida formação de cristais, com destruição do citoplasma.

4.2. ADAPTAÇÕES:

4.2.1. Proteínas anticongelamento → podem se ligar à superfície dos cristais de gelo para evitar ou retardar seu crescimento.

4.2.2. Síntese de açúcares e outras substâncias induzidas pelo frio → têm efeito crioprotetor. Estabilizam proteínas e membranas durante a desidratação induzida por baixa temperatura, no citoplasma restringem o crescimento do gelo. As espécies lenhosas em estado dormente são resistentes. Por aclimação prévia ao frio mais o efeito da genética, estas plantas acumulam açúcares e outras substâncias protetoras.

4.2.3. Resistência ao congelamento → envolve a supressão da formação de cristais de gelo a temperatura bem abaixo do ponto de congelamento. Ex. carvalho, nogueira, macieira.

4.2.4. ABA → parece ter papel importante na tolerância ao congelamento.

5. ESTRESSE SALINO:

O maior problema de alta concentração de sais está na água de irrigação. A evaporação e transpiração removem a água pura do solo e esta perda d'água concentra solutos no solo, podendo prejudicar espécies sensíveis aos sais. Ótimo de crescimento em níveis moderados de sal, este ótimo está relacionado com a capacidade das células de acumularem íons no vacúolo, diminuindo a quantidade tóxica no citosol.

5.1. ALTERAÇÕES:

5.1.1. Diminui fotossíntese e crescimento: o excesso de sais degrada a clorofila e há acúmulo de antocianinas.

Classificação das plantas:

- halófitas → nativas de solos salinos, completam seu ciclo de vida nesses ambientes. São resistentes. A resistência moderada depende, em parte, da capacidade das raízes de impedirem que íons potencialmente prejudiciais alcancem as partes aéreas.

- glicófitas → menos resistentes ao sal que as halófitas. A concentração é limitante quando começam a mostrar sinais de inibição do crescimento, descoloração foliar e perda de peso seco.

5.1.2. Efeitos osmóticos e iônicos específicos: a presença de solutos na zona das raízes torna o potencial osmótico mais negativo, diminuindo o potencial hídrico do solo próximo das raízes, para a planta absorver água, seu potencial hídrico tem que estar mais negativo que o do solo, ou seja, o efeito é semelhante a um déficit hídrico.

5.1.3. Toxicidade: concentrações prejudiciais de íons nas células podem inativar enzimas e inibir a síntese proteica.

5.1.4. Estresse salino extremo: pode provocar nanismo e inibição do crescimento da raiz. O crescimento das gemas pode ser adiado, os ramos ficam atrofiados e as folhas têm área menor.

5.2. ESTRATÉGIAS PARA EVITAR DANO PELO SAL:

5.2.1. Presença de estrias de caspary na endoderme → restringem o movimento de íons para o xilema via apoplasto. Devem atravessar via simplasto, atravessando a membrana plasmática, onde há seleção.

5.2.2. Presença de glândulas de sal nas folhas de algumas espécies.

6. DEFICIÊNCIA DE OXIGÊNIO NOS SOLOS:

As raízes, em geral, obtêm O₂ suficiente para a respiração aeróbica diretamente do espaço gasoso do solo. Mas, num solo inundado, pode haver o bloqueio da difusão do oxigênio na fase gasosa.

6.1. ALTERAÇÕES:

6.1.1. Ativação de organismos anaeróbicos: que podem liberar substâncias tóxicas às plantas.

6.1.2. Danos às raízes: falta de oxigênio faz com que ocorra respiração anaeróbica (fermentação), pouco ATP é produzido (energia insuficiente para os processos metabólicos), além da possibilidade do lactato e etanol serem tóxicos para as células.

6.1.3. Raízes danificadas pela falta de O₂ prejudicam a parte aérea: há deficiência na absorção de íons e no seu transporte para o xilema e deste para a parte aérea, faltam íons nos tecidos em desenvolvimento e expansão.

6.2. ESTRATÉGIAS PARA OBTENÇÃO DE OXIGÊNIO:

6.2.1. Plantas aquáticas (*Nymphaeae*) e arroz irrigado → a submersão induz a produção de etileno endógeno que vai estimular o alongamento celular do pecíolo ou entrenós. Os órgãos são estendidos até a superfície da água alcançando o ar para captação de O₂.

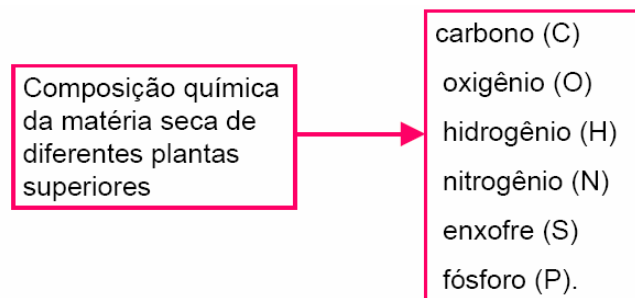
6.2.2. Presença de muito parênquima aerífero na raiz → gases entram pelos estômatos ou por lenticelas em caules e raízes lenhosos, sendo armazenados.

6.2.3. Formação de pneumatóforos (raízes respiratórias).

CAPÍTULO IV: NUTRIÇÃO MINERAL

1. INTRODUÇÃO:

Plantas → seres autotróficos.



- ✓ **Intemperismo** → desintegração de minerais e rochas → materiais inorgânicos → formação do **solo** → fonte primária de nutrientes para as plantas.
- ✓ **Nutrientes inorgânicos** estão presentes na solução do solo sob a forma de **íons** → na maioria **cátions**.
- ✓ Íons inorgânicos penetram pelo **sistema radicular** e vão fazer parte da estrutura / suco celular.
- ✓ Grande área superficial das raízes associada à capacidade de absorver íons inorgânicos em baixas concentrações da solução do solo, fazem este processo **muito eficiente**. Após a absorção, os nutrientes são translocados para diversas partes da planta e são utilizados em várias funções biológicas.
- ✓ As plantas têm capacidade de absorção seletiva limitada: absorvem elementos nem sempre essenciais a sua vida (pode até absorver elementos tóxicos).
- ✓ **Lei do mínimo (de LIEBIG)**: produção da planta limitada pelo elemento mais escasso entre todos os presentes no solo.
- ✓ A **curva de crescimento** das plantas está em função da concentração de nutrientes nos tecidos.
- ✓ Técnicas para estudos nutricionais: cultivo das plantas em condições experimentais onde só o elemento sob investigação encontra-se ausente, em solo ou solução
- ✓ A **solução de HOAGLAND** é uma formulação para solução nutritiva, contém todos os elementos minerais necessários ao rápido crescimento das plantas, sendo as concentrações estabelecidas no maior nível possível.

CONTATO ENTRE RAÍZES E SOLO:

- ✓ O **suprimento de nutrientes para as raízes** depende das características físicas e químicas do **solo**, da espécie iônica do **nutriente** e das características das **raízes** (densidade, comprimento e superfície).
- ✓ O solo: interação entre as fases.
- ✓ pH: crescimento das raízes, desenvolvimento de fungos e bactérias, disponibilidade de nutrientes.

ABSORÇÃO:

- ✓ A maior parte da água que as plantas absorvem penetra através das partes mais jovens da raiz. Os pêlos radiculares propiciam uma enorme superfície de absorção.
- ✓ Na absorção há seletividade. Há acúmulo contra um gradiente de concentração e varia com a variabilidade do germoplasma.
- ✓ Transporte **via xilema** (corrente transpiratória) e **via floema** (translocação).

OS NUTRIENTES CHEGAM ATÉ AS RAÍZES ATRAVÉS DE TRÊS PROCESSOS DIFERENTES:

• **Difusão:** o nutriente entra em contato com a raiz ao passar de uma região de maior concentração para uma de menor concentração próxima da raiz.

• **Fluxo de massa:** o contato se dá quando o elemento é carregado de um local de maior potencial de água para um de menor potencial de água próximo da raiz.

• **Interceptação radicular:** o contato se dá quando a raiz cresce e encontra o elemento.

- ✓ **ASSOCIAÇÕES SIMBIÓTICAS:** facilitam a absorção. Podem ser:

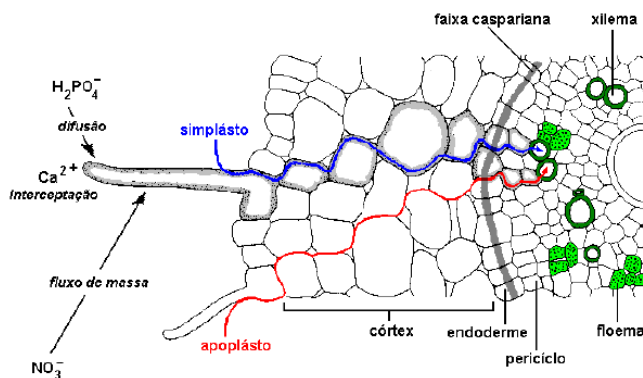
* **Rizóbios** → bactérias que fixam Nitrogênio.

* **Micorrizas** → associações de fungos ao sistema radicular. 83% das dicotiledôneas apresentam, 79% das monocotiledôneas e todas as gimnospermas. Melhoram a capacidade das raízes de absorver nutrientes, porque as hifas externas dos fungos são mais finas que as raízes e podem alcançar além das áreas do solo esgotadas em nutrientes próximas das raízes.

2. ABSORÇÃO E TRANSPORTE:

VIAS DE ABSORÇÃO NA RAIZ

- Via apoplástica (via parede celular, entre as células)
- Via simplástica (de célula a célula via plasmodesmos)
- Via transmembrana (atravessa pelo menos duas membranas para cada célula)



TRANSPORTE:

- ✓ Depende do tipo de substância e é regulado principalmente por **membranas**.

✓ Pode ser **Passivo** (espontâneo) ou **Ativo** (contra um gradiente, necessita um mecanismo que consome energia, para daí bombear o íon para dentro da célula).

✓ 1ª LEI DE FICK.

✓ **Membranas celulares** → **LIPOPROTEICAS**. O movimento de uma substância é controlado pela permeabilidade da membrana. Esta depende da composição da membrana e da natureza do soluto. A **BICAMADA LIPÍDICA** permite a livre difusão de moléculas apolares, mas é impermeável a compostos iônicos ou polares. Os lipídeos, assim, associam-se a **PROTEÍNAS** (chamadas **PROTEÍNAS DE TRANSPORTE**) que viabilizam o transporte de determinados solutos. Estas proteínas são específicas para os solutos que transportam, por isso, há grande diversidade das mesmas nas células. As membranas são, então, permeáveis a compostos para os quais dispõem de transportadores específicos.

OS TRANSPORTADORES:

Tendem a aumentar o movimento de solutos pelas membranas. São:

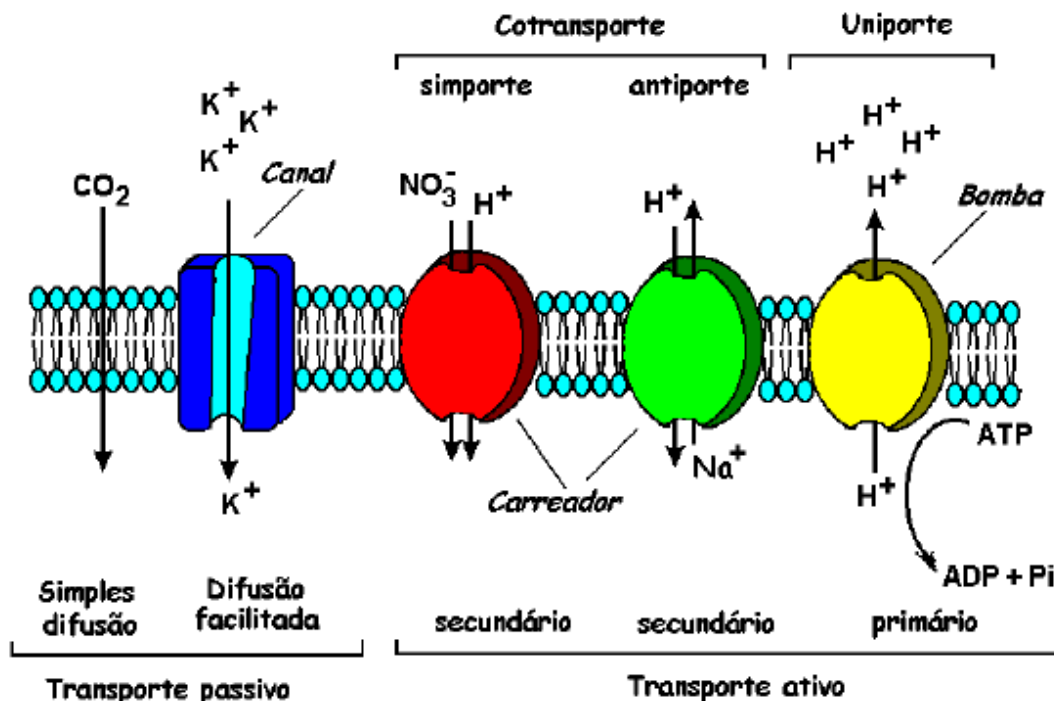
✓ **Proteínas canais (poros seletivos)** → são fixas e se estendem pelas membranas. O transporte é sempre passivo, de água e íons. O tamanho do poro e a densidade de cargas determinam a especificidade do transporte. Não abrem todo o tempo, mas em resposta a sinais externos.

✓ **Proteínas carregadoras** → são móveis. Não possuem poros que se estendam pela membrana. Seletivas para a substância transportada. Ligam a molécula transportada num lado da membrana e liberam do outro. Transporte pode ser ativo ou passivo.

✓ **Bombas** → fazem transporte ativo primário. O carregador precisa acoplar o transporte do soluto contra um gradiente, com outro evento que libere energia. Transporte de íons e grandes moléculas.

Transporte de íons regulado por 2 potenciais:

- Químico → gerado pela concentração do íon;
- Elétrico → gerado pela carga do íon.



3. NUTRIENTES ESSENCIAIS:

✓ Três critérios de essencialidade:

- ausência impede a planta de completar seu ciclo;

- têm papel fisiológico claro, não pode ser substituído;
- envolvido no metabolismo da planta.

✓ **MACRO E MICRONUTRIENTES:**

FUNÇÃO DOS MINERAIS NA PLANTA

- Componentes estruturais - carboidratos e proteínas
- Moléculas orgânicas usadas no metabolismo, como magnésio na clorofila e fósforo encontrado no ATP.
- Ativadores de enzimas - como potássio
- Manutenção do balanço osmótico - diversos íons.
- Transportadores de elétrons - citocromos (contêm ferro)

TABELA 1. Elementos químicos considerados essenciais

Elemento	Símbolo	% em matéria seca
Carbono	C	45
Oxigênio	O	45
Hidrogênio	H	6
Nitrogênio	N	1,5
Potássio	K	1,0
Cálcio	Ca	0,5
Magnésio	Mg	0,2
Fósforo	P	0,2
Enxofre	S	0,1
Cloro	Cl	0,01
Ferro	Fe	0,01
Manganês	Mn	0,005
Boro	B	0,002
Zinco	Zn	0,002
Cobre	Cu	0,0006
Molibdênio	Mo	0,00001
Níquel	Ni	-

Modificada de Salisbury & Ross (1991).

Tabela: Formas iônicas dos nutrientes minerais preferencialmente assimiláveis pelas plantas:

Nutriente mineral	Forma preferencial de absorção pela planta	
	lônica na solução do solo	Gasosa na atmosfera
Nitrogênio (N)	NO_3^- e NH_4^+	N_2
Fósforo (P)	H_2PO_4^-	
Potássio (K)	K^+	
Cálcio (Ca)	Ca^{2+}	
Magnésio (Mg)	Mg^{2+}	
Enxofre (S)	SO_4^{2-}	SO_2
Boro (B)	H_3BO_3	
Cloro (Cl)	Cl^-	
Cobre (Cu)	Cu^{2+}	
Ferro (Fe)	Fe^{2+}	
Manganês (Mn)	Mn^{2+}	
Molibdênio (Mo)	MoO_4^{2-}	
Níquel (Ni)	Ni^{2+}	
Zinco (Zn)	Zn^{2+}	

DEFICIÊNCIA DE NUTRIENTES MINERAIS:

- ❖ Os sintomas de deficiência dependem da função do elemento e da sua mobilidade no vegetal.

MOBILIDADE DE ÍONS:

✓ **MÓVEIS (N, P, K, Mg, Cl, Mn, Zn, Mo)** → deslocam-se facilmente, os sintomas aparecem primeiro nas folhas mais velhas.

✓ **IMÓVEIS** → Ca, B, S, Cu, Fe.

✓ **Sintoma de deficiência** → devido a um distúrbio metabólico, em função do suprimento insuficiente de um elemento, relacionado às funções no metabolismo e ao funcionamento normal das plantas.

✓ Observação dos sintomas de deficiência → difícil para diagnosticar qual nutriente está em falta → ANÁLISE DO SOLO e ANÁLISE FOLIAR.

SINTOMAS DE DEFICIÊNCIA:

GRUPO 1:

Dos nutrientes que integram compostos de carbono.

Nitrogênio: Sua disponibilidade em solos limita a produtividade das plantas na maioria das culturas. É o elemento exigido em maior quantidade. Faz parte de compostos da célula → aminoácidos, ácidos nucleicos, proteínas. Sua deficiência inibe rapidamente o crescimento vegetal. Persistindo provoca clorose, sobretudo nas folhas mais velhas próximas da base. Deficiência severa provoca folhas completamente amarelas que caem da planta. Também pode induzir o acúmulo de carboidratos em excesso, que não foram usados para sintetizar aminoácidos ou outros compostos nitrogenados; a síntese e acúmulo de antocianinas, formando folhas, pecíolos e caules arroxeados (tomate e algumas variedades de milho). Absorvido nas formas de NO_3^- (móvel) e NH_4^+ (incorporado em compostos orgânicos). Móvel no xilema e floema. Transportado na forma de nitrato, aminoácidos, amidas. Excesso: crescimento excessivo da parte aérea sobre o das raízes → acamamento.

Enxofre: Geralmente, os solos têm enxofre em excesso. É encontrado em dois aminoácidos e várias coenzimas e vitaminas essenciais ao metabolismo. Muitos dos sintomas são semelhantes aos da deficiência de N → clorose, diminuição do crescimento e síntese de antocianinas, mas, em geral, primeiro observado nas folhas mais jovens e maduras, já que ele não é remobilizado facilmente como o nitrogênio. Absorção: SO_4^- .

GRUPO 2:

Daqueles importantes na armazenagem de energia e integridade estrutural.

Fósforo (PO_4^{3-}): faz parte de fosfato-açúcares, de intermediários da respiração e da fotossíntese, de fosfolipídeos que compõem as membranas vegetais, de nucleotídeos usados no metabolismo energético (ATP) e DNA e RNA. Deficiência provoca crescimento reduzido em plantas jovens, folhas verde-escuras que podem se tornar malformadas, com pequenas manchas necróticas. Pode haver alta produção de antocianinas em algumas espécies. Não há clorose. Produção de caules delgados, morte das folhas mais velhas, maturação retardada. É transportado na forma de Pi via xilema e floema (facilmente).

Boro (H_3BO_3): deve atuar no alongamento celular, na síntese de ácidos nucleicos, em respostas hormonais e no funcionamento das membranas. Com uma ampla variedade de sintomas de deficiência, que depende da espécie e da idade da planta. Característico: necrose preta de folhas jovens, principalmente na base da lâmina foliar e nas gemas terminais, caules rígidos e quebradiços. Perda de dominância apical (a planta se ramifica muito). Frutos, raízes carnosas e tubérculos podem apresentar necrose ou anomalias relacionadas à desintegração de tecidos internos.

GRUPO 3:

Dos nutrientes que ficam na forma iônica: encontrados em solução no citosol ou no vacúolo ou podem estar ligados a compostos de carbono.

Potássio (K^+): tem papel na regulação do potencial osmótico das células. É o cátion mais abundante no citoplasma. Ativa enzimas da respiração e da fotossíntese. Deficiência provoca clorose em manchas ou marginal, que evolui para necrose, principalmente nos ápices foliares, nas margens e entre nervuras. Folhas podem curvar-se e secar. Caules fracos e com entre-nós curtos. Em milho, a deficiência de K provoca maior suscetibilidade a fungos da podridão radicular e maior tendência a tombamento.

Tem alta mobilidade no xilema e floema.

Cálcio (Ca^{2+}): uso na síntese de paredes, principalmente de lamelas médias. Também é importante no fuso mitótico durante a divisão celular. Necessário para o funcionamento normal das membranas celulares. Deficiência provoca necrose de regiões meristemáticas jovens (como ápices radiculares e folhas jovens), pode ser antecedida por clorose generalizada e curvamento para baixo das folhas. Folhas jovens deformadas. Sistema radicular acastanhado, curto e muito ramificado. Pode haver redução severa do crescimento se houver morte prematura de regiões meristemáticas.

Magnésio (Mg^{2+}): ativa enzimas da respiração, fotossíntese e síntese de DNA e RNA. Também faz parte da molécula de clorofila. Sintoma mais típico é a clorose entre nervuras (1° nas folhas mais velhas por causa da mobilidade), se continua, folhas tornam-se amarelas ou brancas. Pode haver abscisão foliar prematura. Bastante móvel no xilema e no floema. Transporte e redistribuição na forma iônica.

Cloro (Cl^-): necessário para reações de quebra da molécula de água da fotossíntese. Pode ser necessário à divisão celular. A deficiência provoca murcha dos ápices foliares, clorose e necrose generalizadas. As folhas podem ter crescimento reduzido. Raízes curtas e grossas junto aos ápices. Maioria das plantas absorve a mais do que precisa. A deficiência em habitats nativos ou agrícolas é desconhecida.

Manganês (Mn^{2+}): ativa várias enzimas nas células. Função mais bem definida é sua participação na reação da fotossíntese onde $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2$. A deficiência provoca clorose internervura com manchas necróticas em folhas mais velhas ou nas jovens, depende da espécie e da taxa de crescimento.

Sódio (Na^+): necessário a maioria das espécies que fazem rota C4 e CAM, para a regeneração do fosfoenolpiruvato (PEP). Pode substituir o Potássio, como soluto osmoticamente ativo.

GRUPO 4:

Aqueles nutrientes envolvidos em reações REDOX. São micronutrientes. Podem sofrer oxidações e reduções reversíveis, além de serem importantes na transferência de elétrons e na transformação de energia. Usualmente encontrados em associação com moléculas maiores, como citocromos, clorofila e proteínas (normalmente enzimas).

Ferro (Fe^{2+} ou Fe^{3+}): papel como componente de enzimas envolvidas na transferência de elétrons. Deficiência causa clorose internervura, inicialmente nas folhas mais jovens (diferente do Mg). Se há deficiência extrema (prolongada), as nervuras também ficam cloróticas e a folha branca. Por quê? Fe necessário para a síntese de alguns complexos clorofila-proteínas no cloroplasto.

Zinco (Zn^{2+}): necessário para atividade de muitas enzimas e para a síntese de clorofila em algumas plantas. Deficiência: diminuição do crescimento de entrenós e planta com hábito rosetado. Folhas também ficam pequenas e retorcidas, com a margem com aparência enrugada, sintoma que pode ser devido a diminuição da capacidade de sintetizar AIA. Absorvido e metabolizado na planta na forma Zn^{2+} .

Cobre (Cu^{2+}): associado a enzimas envolvidas em reações REDOX. Deficiência provoca formação de folhas verde-escuras, podendo ter manchas necróticas primeiro nos ápices das folhas jovens e se estendem em direção à base da folha, ao longo das margens. Folhas podem ficar retorcidas e malformadas, em deficiência extrema há queda prematura. Mobilidade variável no floema e depende da espécie.

Níquel (Ni^{2+}): única enzima das plantas superiores com este elemento é a urease. A deficiência provoca acúmulo de uréia nas folhas com necrose nos ápices foliares. Nas plantas cultivadas no solo é raro aparecer deficiência porque as necessidades são mínimas. Prontamente móvel no xilema e floema.

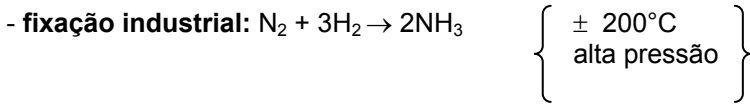
Molibdênio (Mo^{4+} até Mo^{6+}): componente de várias enzimas, como nitrato redutase e nitrogenase. Deficiência provoca clorose generalizada entre as nervuras e necrose das folhas mais velhas. Pode haver impedimento à formação de flores ou elas caírem prematuramente. Sua deficiência pode acarretar deficiência de N, caso a planta dependa da fixação biológica do N.

CAPÍTULO V: METABOLISMO DO NITROGÊNIO

NITROGÊNIO NO AMBIENTE:

➤ Plantas superiores sintetizam seus componentes orgânicos. Os nutrientes inorgânicos, elas retiram do ambiente.

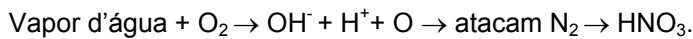
- Assimilação se dá por reações bioquímicas complexas.
- 78% de N na atmosfera, que aparece na forma de $N \equiv N$ (N_2) e deve ser transformado, ou seja, reduzido.
- Reações de fixação do N: processos industriais ou naturais.



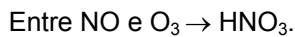
Produção: 80×10^{12} g/ano de fertilizante nitrogenado.

- **fixação natural:** 190×10^{12} g/ano de N:

- relâmpagos: 8% do N fixado:



- reações fotoquímicas: 2% do N fixado:



- fixação biológica: 90% do N fixado. Ação da enzima Nitrogenase: $N_2 \rightarrow NH_4^+$.

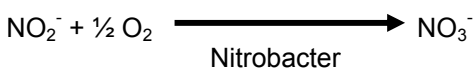
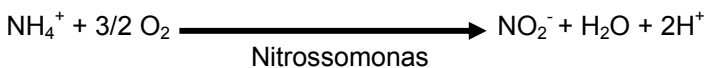
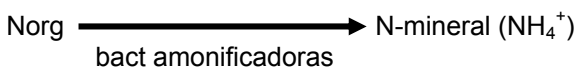
ABSORÇÃO PELA PLANTA:

➤ NO_3^- (principal) e NH_4^+ .

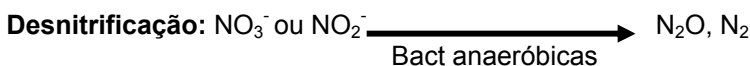
➤ Apesar de abundante na atmosfera, as plantas não conseguem absorver N molecular, elas o obtêm pela associação simbiótica com bactérias ou pela adubação nitrogenada. As plantas também aproveitam o N combinado na matéria orgânica, a partir da sua decomposição, por microorganismos presentes no solo.

➤ Suprimento de N no solo é limitado, assim, as plantas competem com os microorganismos.

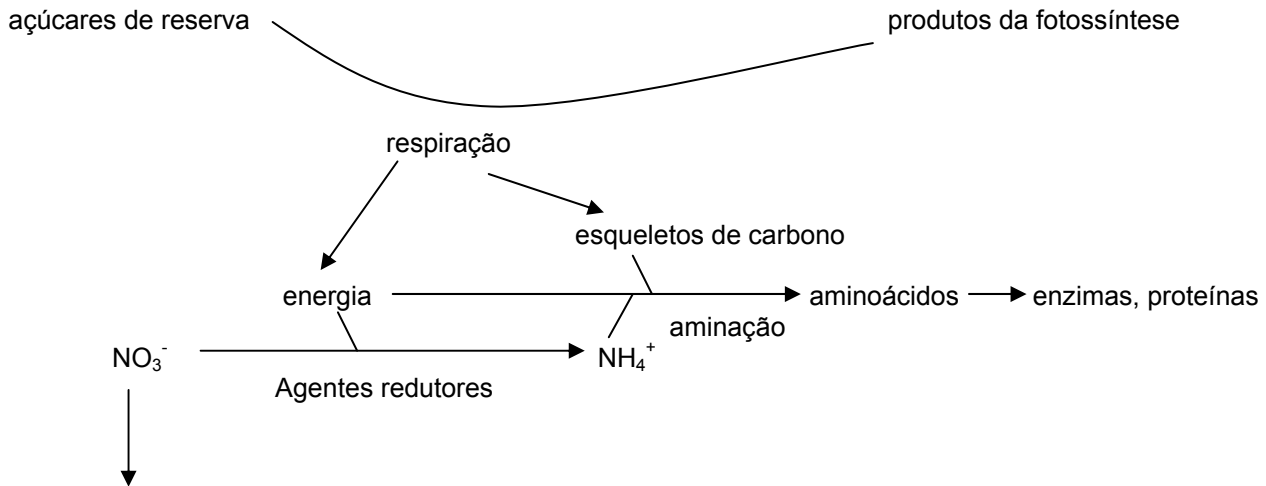
MINERALIZAÇÃO DA MATÉRIA ORGÂNICA DO SOLO:



} oxidação \rightarrow **nitrificação**



ASSIMILAÇÃO DO NO₃⁻:

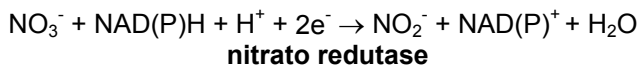


Absorvido pelas raízes:

- acumulado ou reduzido nas células da raiz;
- translocado para as folhas: acumulado e reduzido.

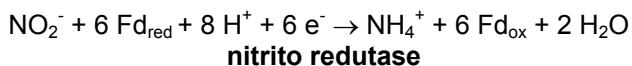
REDUÇÃO DO NITRATO:

1ª etapa: citoplasma

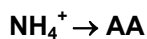


- enzima dependente de NAD(P)H.
- localização celular.
- induzida por substrato.

2ª etapa: cloroplastos (folhas) ou plastídeos (raízes)

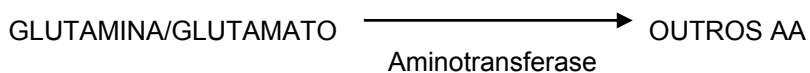


ASSIMILAÇÃO DO NH₄⁺:



- Principais vias: glutamina sintetase (GS) e glutamato sintase (GOGAT). São estimuladas por luz.
- Rota alternativa: glutamato desidrogenase (mas não substitui a rota GS-GOGAT!!!!).

➤ TRANSAMINAÇÃO:

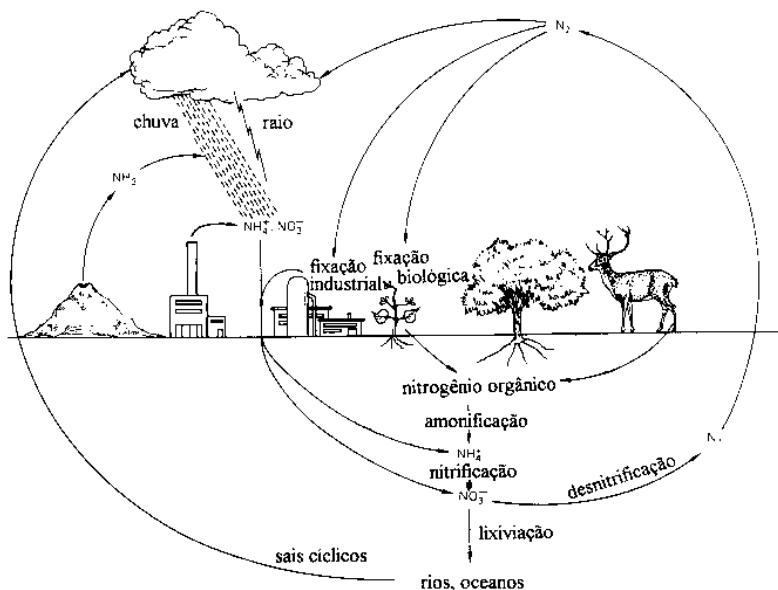


➤ REGULAÇÃO DA SÍNTESE DE AA:

- Disponibilidade de esqueletos de carbono.
- Inibição pelo produto final.

TRANSPORTE DE COMPOSTOS NITROGENADOS:

Via xilema → das raízes até as folhas → na forma de NO_3^- e aminoácidos.
Via floema → das folhas até os órgãos de consumo → na forma de aminoácidos.



FIXAÇÃO BIOLÓGICA DO NITROGÊNIO:

Domínio procarionte! Por quê?

ORGANISMOS FIXADORES DO N_2 :

São aqueles que apresentam o complexo nitrogenase.

FIXAÇÃO SIMBIÓTICA DO N_2 :

- Bactérias fixadoras: $\text{N}_2 + 8 \text{H}^+ + 8 \text{e}^- + 16 \text{ATP} \rightarrow 2 \text{NH}_3 + \text{H}_2 + 16 \text{ADP} + 16 \text{Pi}$
- $\text{NH}_3 + \text{H}^+ \leftrightarrow \text{NH}_4^+$
- Nitrogenase: com 2 subunidades proteicas: Fe-proteína e Mo-Fe-proteína.
Precisa elétrons e ATP para fixar o N_2 .
Precisa de proteção ao $\text{O}_2 \Rightarrow$ leghemoglobina (controla liberação de O_2).
- Reação de fixação e infecção pela bactéria:
- Formação dos nódulos (bacteriíode): bactéria e leghemoglobina.

CAPÍTULO VI: A FOTOSÍNTESE

INTRODUÇÃO:

- ✓ Processo de síntese utilizando a luz.
- ✓ Os **organismos autotróficos** convertem fontes físicas e químicas de energia em carboidratos na ausência de substratos orgânicos.
- ✓ Os produtos finais da fotossíntese são igualmente importantes para todos os organismos vivos: O_2 , é a condição prévia para a respiração e os **carboidratos** são substratos para a respiração e o ponto de partida para diferentes biossínteses.
- ✓ **Equação geral** da fotossíntese: $6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6^* + 6 \text{O}_2 \rightarrow *(\text{CH}_2\text{O})_n \rightarrow$ carboidrato.

- ✓ Durante o processo de assimilação do Carbono → **processos fotoquímicos** (dirigidos pela luz, nos tilacóides); **processos enzimáticos** (reações de fixação do Carbono, no estroma) e **processos de difusão** (trocas de CO₂ e O₂ entre o cloroplasto e a atmosfera).
- ✓ Estima-se que ± 200 milhões de toneladas de CO₂ sejam convertidas em biomassa a cada ano.
- ✓ O mais ativo dos tecidos fotossintéticos das plantas é o **mesófilo** porque apresenta muitos cloroplastos, onde está a **clorofila**.

CONCEITOS GERAIS:

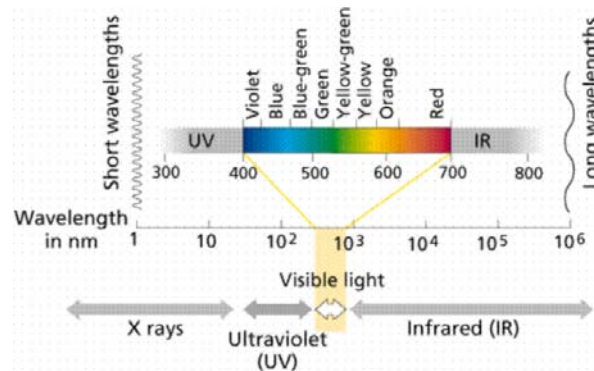
A luz tem característica de **onda** e de **partícula**.

A **Onda** é caracterizada pelo **comprimento de onda** (distância entre 2 picos sucessivos).

A **Frequência** é o número de picos que passam por um observador num espaço de tempo.

A Partícula → **fóton** → contém energia chamada de **quantum**.

A luz solar é uma chuva de fótons de diferentes frequências. Nossos olhos são sensíveis a uma faixa destas, que é a **região da luz visível do espectro eletromagnético**.



AS TROCAS GASOSAS:

- ✓ O metabolismo do carbono no interior das células é relacionado com a circulação atmosférica por meio das **trocas gasosas**: troca de CO₂ e O₂ entre o interior da planta e a atmosfera que a envolve.
- ✓ Durante a **Fotossíntese**, ocorrem as trocas gasosas: fixação do CO₂ e liberação do O₂. Durante a **respiração** também ocorrem trocas gasosas, há liberação de CO₂ e consumo de O₂.
- ✓ As trocas gasosas ocorrem por difusão ou fluxo de massa.
- ✓ Abastecimento de O₂: nas partes aéreas de plantas terrestres é bom. Raízes e caules subterrâneos podem estar sujeitos a um fraco abastecimento.
- ✓ **Caminho da difusão e resistência difusiva do CO₂ na folha**: CO₂ atmosfera → CO₂ cloroplasto. Esta trajetória deve vencer muita resistência:
 - **resistência da camada fronteira**:
 - **resistência estomática**:

O CLOROPLASTO E OS PIGMENTOS:

Como se dá a absorção da luz?

A clorofila no estado de menor energia absorve 1 fóton de luz e faz a transição para um estado de maior energia ou excitado. Assim, fica muito instável e rápido libera parte da energia ao meio, na forma de calor, entrando num estado de menor excitação, fica estável por alguns nanossegundos e daí pode liberar a energia disponível de várias formas:

- Reemitindo 1 fóton e voltando ao estado base, a fluorescência.
- Retornando ao estado base, convertendo sua energia de excitação em calor, sem emitir fóton.
- Participando da transferência de energia, ou seja, 1 molécula excitada transfere sua energia para outra.
- Energia do estado excitado provoca reações químicas, o processo fotoquímico da fotossíntese.

A **energia da luz solar** é primeiro absorvida pelos pigmentos da planta. Todos os pigmentos fotossinteticamente ativos estão nos cloroplastos. São: **clorofilas**, **bacterioclorofilas** (em algumas bactérias), **carotenóides** (β-caroteno, licopeno, luteína) (em todos os organismos fotossintéticos), **ficobilinas** (em cianobactérias e algas). Todos os organismos têm uma mistura de mais de 1 tipo de pigmento, com função específica.

As clorofilas **a** e **b** são abundantes em plantas verdes. A **clorofila a** é a diretamente envolvida na fotossíntese, os outros pigmentos são acessórios. As clorofilas **c** e **d** aparecem em algas e cianobactérias.

A conversão da energia radiante em química ocorre nos tilacóides dos cloroplastos, onde está a clorofila, nos chamados **fotossistemas**. Há 2 **sistemas de pigmentos (chamados de sistema antena)** que trabalham em série. O **FOTOSSISTEMA I (p700)** e o **FOTOSSISTEMA II (p680)**. Cada um deles está ligado a um complexo de coleta de radiação, o **centro de reação**. Nos fotossistemas, os quanta de luz são captados pelos pigmentos e a energia é passada para o centro de reação (**clorofila a**). Ocorrem **reações de oxi-redução**, que levam ao armazenamento de energia a longo prazo.

LOCALIZAÇÃO E FASES DA FOTOSSÍNTESE:

Como a clorofila está presente nos tilacóides, estes são o sítio das reações luminosas, onde ocorre a FASE FOTOQUÍMICA. A FASE BIOQUÍMICA corresponde ao CICLO DE REDUÇÃO DO CARBONO ou REAÇÕES DE CARBOXILAÇÃO DA FOTOSSÍNTESE (CICLO DE CALVIN) e ocorre no estroma.

1. PROCESSO FOTOQUÍMICO

CONVERSÃO DE ENERGIA:

✓ Os sistemas antena dos organismos são variados. Já, os centros de reação parecem ser semelhantes, mesmo em organismos pouco relacionados. A variedade existente de sistemas antena, provavelmente, é devida à adaptação evolutiva aos diferentes ambientes nos quais os organismos vivem e a necessidade, para alguns, de equilibrar a entrada de energia nos 2 fotossistemas.

✓ Tamanho dos sistema antena é variado → 200-300 clorofilas/centro de reação nas plantas superiores, 20-30 bacterioclorofilas/centro de reação em algumas bactérias fotossintéticas.

MECANISMO DE TRANSPORTE DE ELÉTRONS:

✓ Fótons excitam os centros de reação (P680 e P700), 1 elétron é ejetado, o elétron passa por carreadores e vai reduzir o P700 (para os elétrons vindos do fotossistema II) ou o NADP⁺ (para os elétrons vindos do fotossistema I).

✓ Complexos proteicos que participam das reações da fase luminosa:

Fotossistema I → pico de absorção a 700 nm (vermelho distante). Localiza-se nas lamelas estromais. Há vários pigmentos ordenados, mas a clorofila predomina. Produz um redutor forte e um oxidante fraco.

Fotossistema II → pico de absorção a 680 nm (vermelho). Localize-se nas lamelas granais. Tem mais clorofila b e xantofila que o fotossistema I. Produz um oxidante forte e um redutor mais fraco do que o do fotossistema I. Ocorre oxidação da água e produção de O₂ (fonte de quase todo O₂ presente na atmosfera).

Os fotossistemas estão agregados em diferentes regiões dos tilacóides, há interligação por meio de carreadores de elétrons móveis.

Complexo citocromo b₆f → é uma grande proteína com várias subunidades. Recebe elétrons do fotossistema II e envia para o I, também transporta prótons adicionais do estroma para o lume.

FOTOFOSFORILAÇÃO:

A Produção de ATP se dá por:

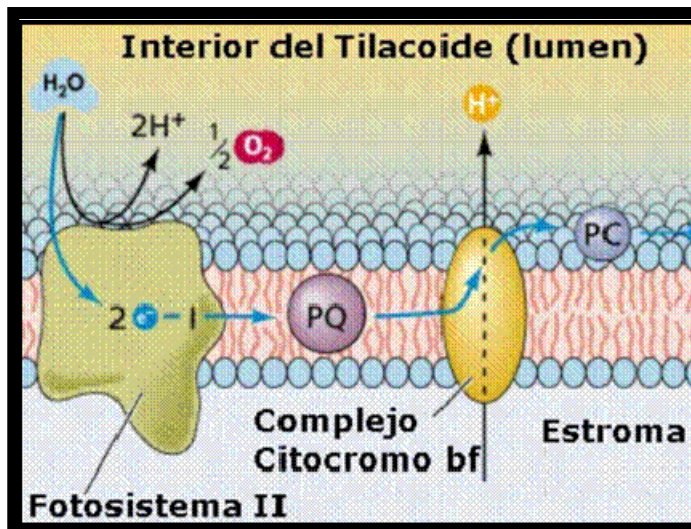
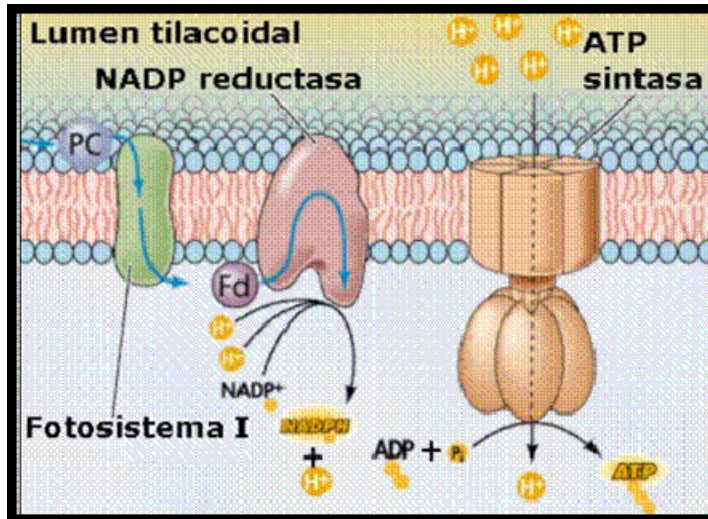
1. **Fotofosforilação** → nos cloroplastos
2. **Fosforilação oxidativa** → nas mitocôndrias.

ATP sintase → produz ATP, na medida em que prótons atravessam seu canal central de volta ao estroma, provenientes do lume.

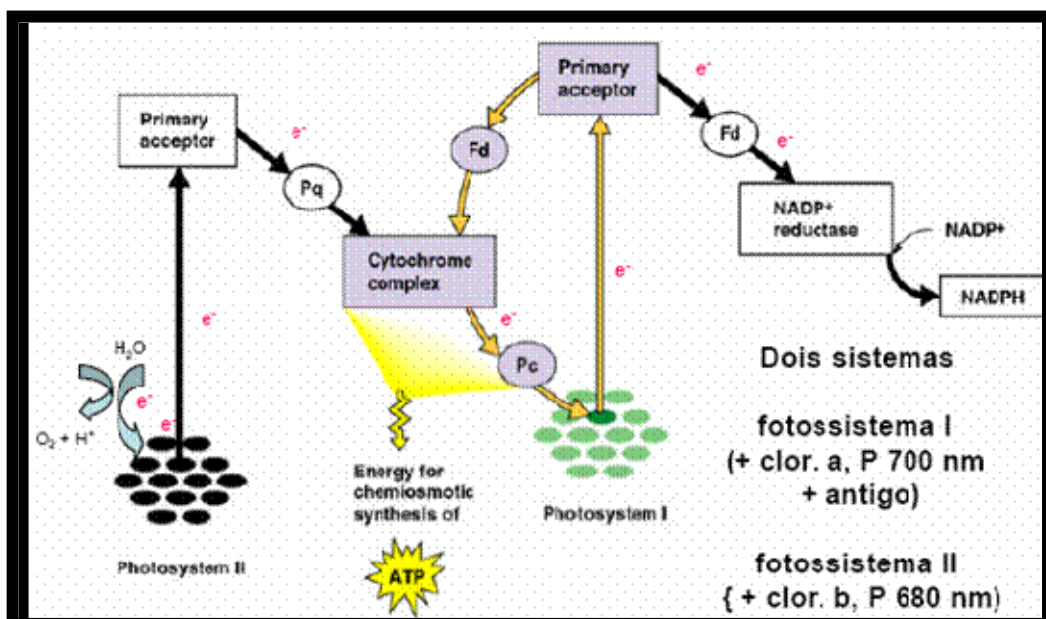
Equação geral do processo: $2\text{H}_2\text{O} + 2\text{NADP}^+ + 2\text{ADP} + 2\text{Pi} \rightarrow 2\text{NADPH}_2 + 2\text{ATP} + \text{O}_2$.

REPARO E REGULAÇÃO DA MAQUINARIA FOTOSSINTÉTICA:

✓ A energia luminosa pode ser danosa. Pode haver a produção de **substâncias tóxicas** (superóxidos, oxigênio singleto, peróxidos) que devem ser dissipadas com segurança. Precisa **mecanismos adicionais** para dissipá-los.



ESQUEMA Z (FOTOSSISTEMA I E II):

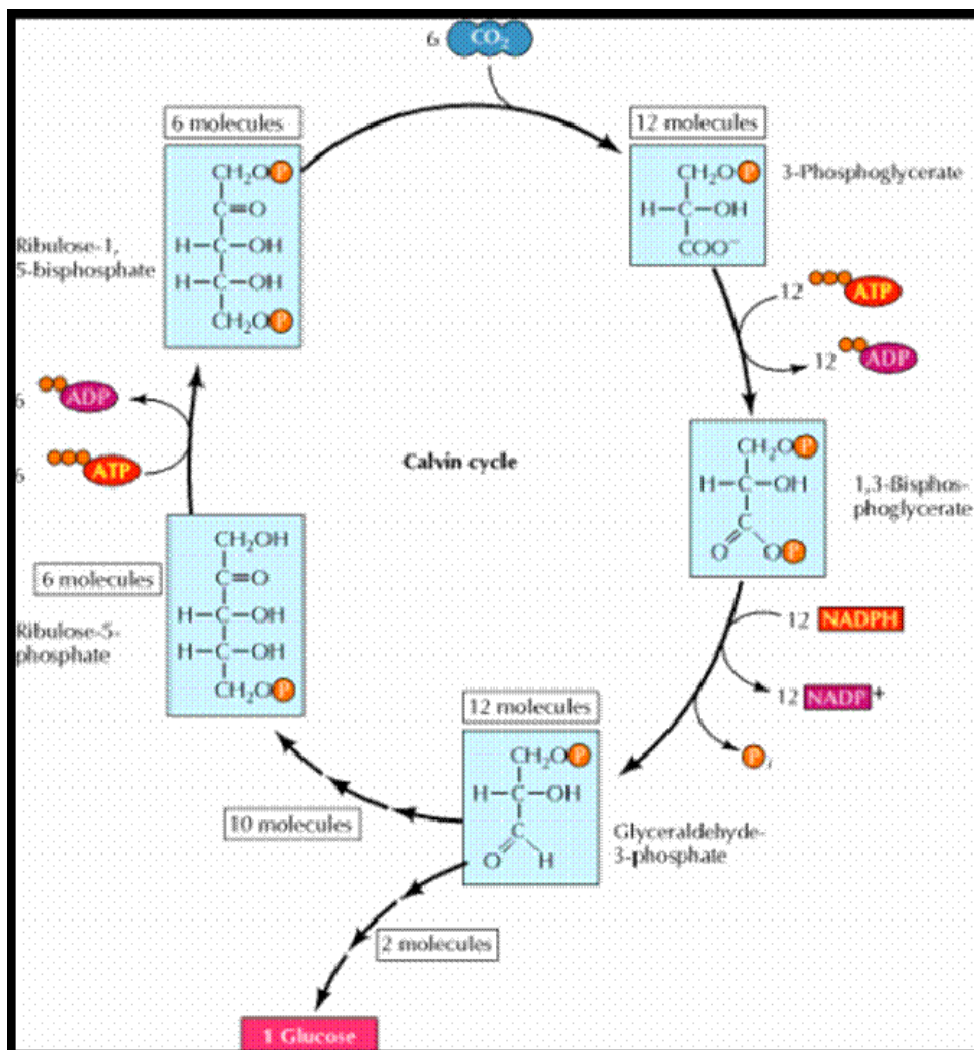


2. PROCESSO BIOQUÍMICO

REAÇÕES DE CARBOXILAÇÃO:

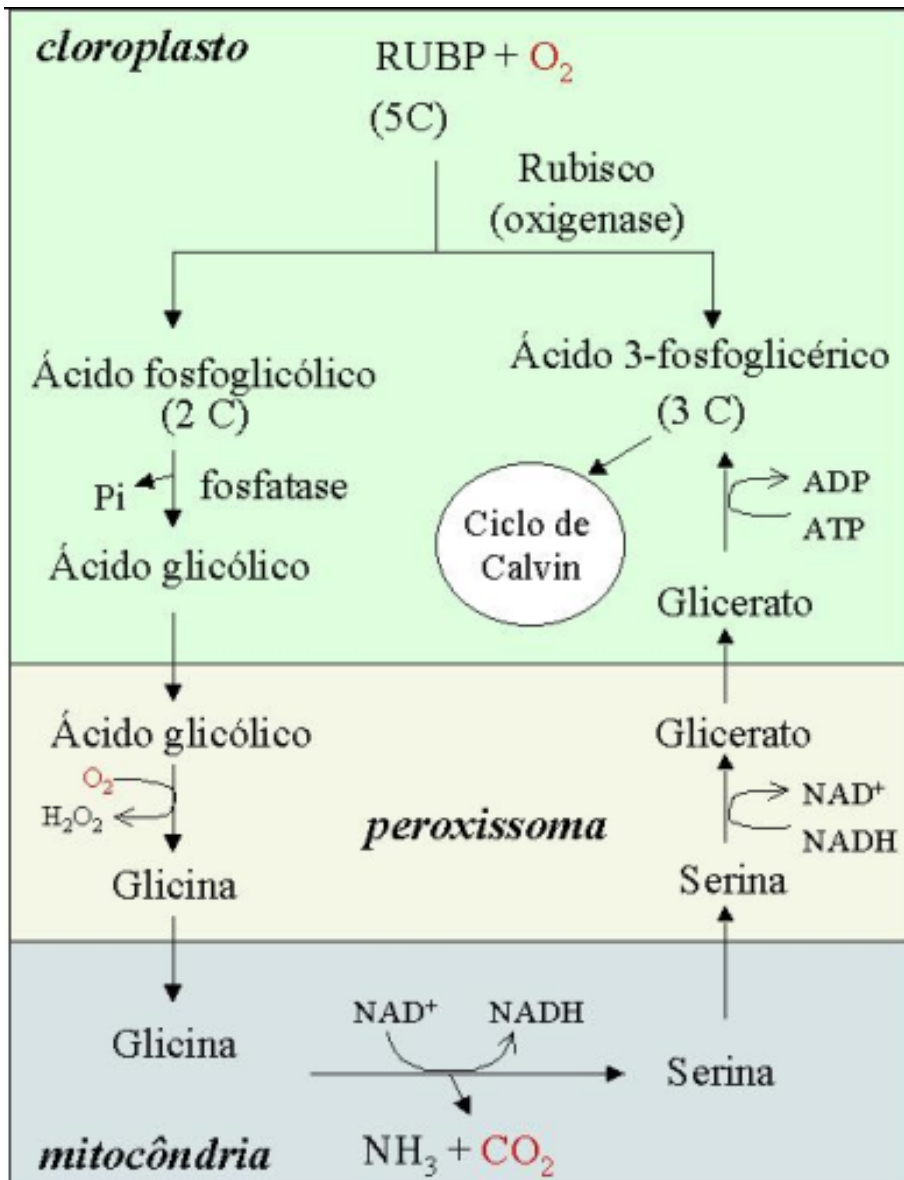
FIXAÇÃO DO CO₂ VIA PENTOSE-P (CICLO DE CALVIN):

- ✓ Todas as plantas reduzem CO₂ a carboidratos dessa forma! Três fases:
Carboxilação → acceptor é a ribulose-1,5-bifosfato (RuBP), um composto com cinco carbonos;
Redução e
Regeneração.
- ✓ Plantas C3 fazem todo o ciclo num só tipo de cloroplasto!
- ✓ RUBISCO representa 40% do total de proteínas solúveis na maioria das folhas.
- ✓ Rendimento líquido do **Ciclo de Calvin**:
 $6 \text{ CO}_2 + 11 \text{ H}_2\text{O} + 12 \text{ NADPH} + 18 \text{ ATP} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 12 \text{ NADP}^+ + 6 \text{ H}^+ + 18 \text{ ADP} + 17 \text{ Pi}$.
- ✓ **A Eficiência da carboxilação** depende:
 - Da quantidade e atividade enzimática;
 - Da disponibilidade de CO₂;
 - Da concentração do acceptor;
 - Da temperatura;
 - Do grau de hidratação do protoplasma;
 - Do suprimento de sais minerais;
 - Do grau de desenvolvimento e da atividade da planta;
 - Da síntese de NADPH e ATP.



CICLO FOTOSSINTÉTICO OXIDATIVO C2 DO CARBONO (FOTORRESPIRAÇÃO):

- ✓ A RUBISCO é capaz de catalisar tanto a carboxilação (funcionando como **carboxilase**) como a oxigenação (funcionando como **oxigenase**, ou seja, fixando o O_2) da RuBP. Assim, o CO_2 e o O_2 competem pelo mesmo sítio ativo, quer dizer, pelo mesmo substrato.
- ✓ A OXIGENAÇÃO é a reação primária da **FOTORRESPIRAÇÃO**, processo oposto à fotossíntese. Resulta na perda de CO_2 das células que estejam simultaneamente fixando CO_2 pelo Ciclo de Calvin. É a respiração na presença da luz (semelhante à respiração mitocondrial, que consome O_2 e libera CO_2). Porém, é diferente da respiração, porque cessa no escuro.
- ✓ Não ocorre em todas as plantas. Aparece nas C3, nas C4 não é visível.
- ✓ Há interação de 3 organelas, os cloroplastos, as mitocôndrias e os peroxissomos.
- ✓ **FUNÇÃO BIOLÓGICA** → recupera parte do carbono originalmente perdido no Ciclo de Calvin. Importante em condições de alta intensidade de luz e baixa concentração de CO_2 .



MECANISMOS DE CONCENTRAÇÃO DO CO_2 :

- Plantas aquáticas** → têm menos CO_2 que as terrestres. Usam o HCO_3^- , este tem que ser transportado ativamente e convertido em CO_2 pela anidrase carbônica, daí entra no Ciclo de Calvin.
- Via do ácido dicarboxílico** → 10% das plantas conhecidas têm como primeiro produto da fixação do CO_2 o ácido dicarboxílico → **fixação do carbono de via C4**. Há 2 variantes:

CICLO C4 DO CARBONO:

• As plantas C3 possuem um tipo principal de células com cloroplastos, as do **mesófilo**. Uma folha típica C4 tem 2 tipos diferentes de células com cloroplastos, as do **mesófilo** e as da **bainha vascular**. Apresentam um arranjo em forma de coroa de grandes células de clorênquima em volta dos feixes vasculares das folhas (anatomia chamada de KRANZ);

• **Processo de 2 fases.** O que acontece? **A planta fixa o CO₂ via C4** (nos cloroplastos das células do mesófilo). O aceptor é o PEP (fosfoenol piruvato) e forma oxalacetato (um composto de 4 carbonos) e daí o malato. A planta, então, vai **formar carboidratos via C3**. O malato é transportado para as células da bainha do feixe, ocorre a descarboxilação do malato, libera o CO₂ (que vai para o Ciclo de Calvin, ou seja, para a rota C3) e o piruvato, que volta para o mesófilo. As duas fases se sucedem em tecidos separados espacialmente na folha → **separação espacial**.

• Ocorre em Poaceae (milho, milheto, cana, sorgo), Chenopodiaceae (*Atriplex*) e Cyperaceae. Estas plantas têm 2 tipos de cloroplastos (**dimorfismo cloroplastídico**), têm anatomia foliar especializada. Plantas de ambiente quente, seco e bem iluminado. As C3 são predominantes em zonas temperadas, regiões mais frias, bem como em comunidades vegetais onde há autosombreamento (ex. florestas tropicais).

• Quando há alta temperatura e estresse hídrico moderado, as C4 são favorecidas em relação às C3 na produção de matéria seca, porque não têm fotorrespiração e têm capacidade de explorar baixas concentrações de CO₂ no interior da folha durante a fotossíntese. Com alta intensidade de radiação também têm alta eficiência de carboxilação.

• Desvantagem: muitas são sensíveis ao frio (provavelmente há um atraso no transporte floemático durante o crescimento vegetativo).

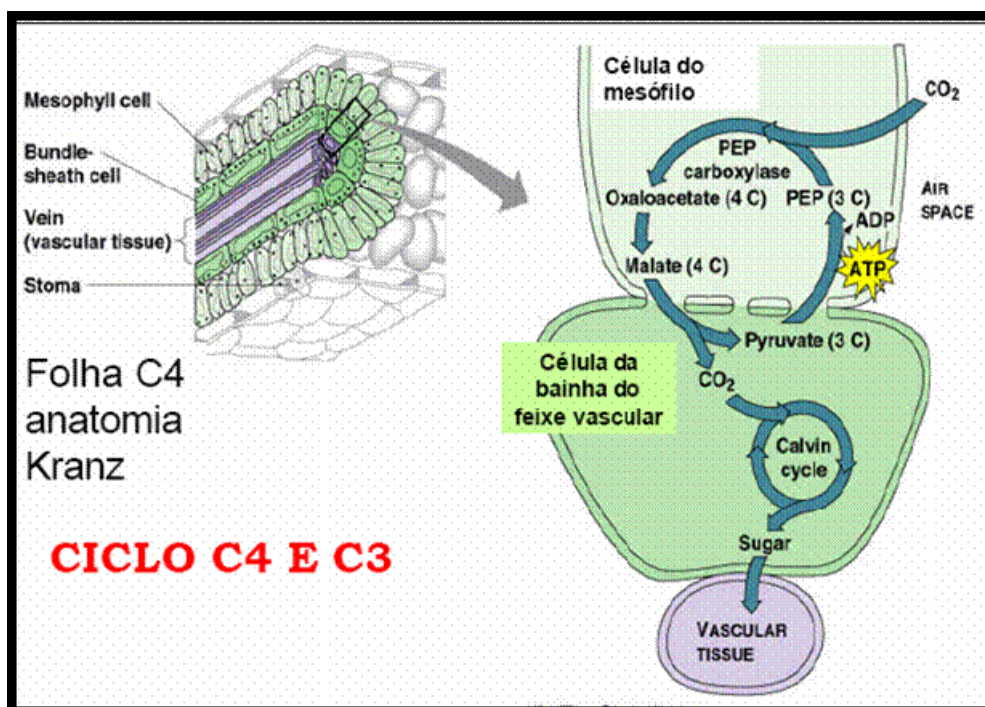


Figura: Ciclo nas Plantas C4

METABOLISMO ÁCIDO DAS CRASSULÁCEAS (MAC ou CAM):

• Clorênquima com células grandes, arredondadas ou pelo menos camadas de células com grandes volumes para estocagem, tem grande capacidade para estocar CO₂ e H₂O. Malato acumulado em grandes vacúolos, esta é uma característica anatômica típica (não obrigatória) das células foliares das CAM.

• Mecanismo que permite às plantas melhorarem a eficiência do uso da água. Têm vantagem competitiva em ambientes secos: abrem os estômatos à noite (CO₂ é capturado) e fecham de dia (minimiza perda d'água e CO₂ não é perdido, é fixado e convertido a carboidrato).

• **Processo em 2 tempos distintos** → **fixação noturna do CO₂** (estômatos abertos). De **dia** (estômatos fechados), o malato formado vai para o cloroplasto, lá sofre descarboxilação, forma CO₂ (entra na rota C3) mais piruvato → **separação temporal das Rotas C3 e C4**.

• Plantas CAM são típicas de deserto. Ocupam locais com seca periódica ou pobres em substratos → *Cactaceae*, *Asclepiadaceae*, *Euphorbiaceae*, *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*.

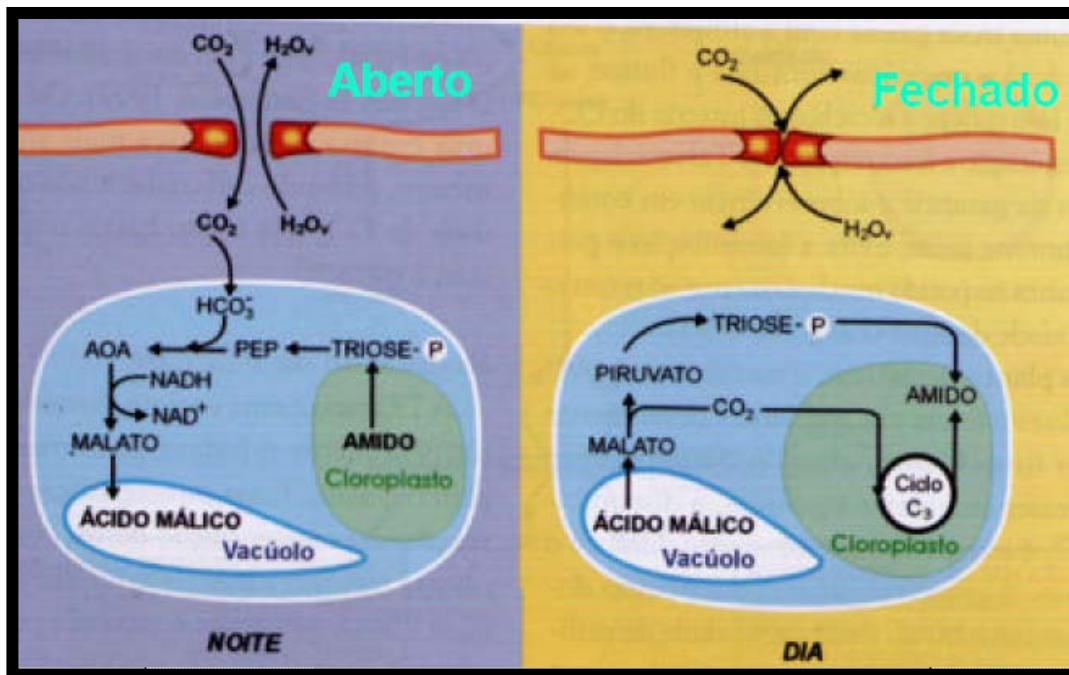


Figura: Ciclo nas Plantas CAM

3. SÍNTESE DE AMIDO E SACAROSE:

A partir do Ciclo de Calvin, em todas as plantas, há a produção de triose-P. Qual seu destino?

- O CITOSOL, sendo transformada em sacarose-P e sacarose, para translocação via floema para os drenos.
 - Permanecer no CLOROPLASTO, formar hexose-P e, a partir daí, o amido, principal composto de reserva das plantas.
- Assim, a fotossíntese produz os compostos de carbono para respiração e biossínteses.

CAPÍTULO VII: FOTOSSÍNTESE - ECOFISIOLOGIA

LUZ, FOLHAS E FOTOSSÍNTESE:

- ✓ Ambiente de luz em que a planta cresce é de fundamental importância, pois a adaptação das plantas a esse ambiente depende do ajuste do seu aparelho fotossintético de modo que a luminosidade do ambiente seja usada da maneira mais eficiente possível.
- ✓ Quantidade de luz e de CO_2 é que determina a resposta fotossintética. Mas, a absorção excessiva de luz pode trazer problemas sérios, existem mecanismos especiais que protegem o sistema fotossintético da luz excessiva.
- ✓ Da energia solar que alcança a terra → 5% convertida em carboidratos pela folha fotossintetizante, parte tem comprimento de onda muito curto ou muito longo e não pode ser absorvida pelos pigmentos fotossintéticos, parte da energia absorvida é perdida como calor e parte como fluorescência.
- ✓ A **anatomia foliar** é altamente especializada para a absorção de luz.
- ✓ **Epiderme** tipicamente transparente à luz visível e suas células são frequentemente convexas → atuam como lentes e concentram a luz.
- ✓ **Parênquima paliádico** tem suas células como pilares dispostas em colunas paralelas de 1-3 camadas.
- ✓ **Parênquima lacunoso (esponjoso)** tem células com formas irregulares e delimitadas por amplos espaços de ar → geram muitas interfaces ar-água que refletem e refratam a luz → torna aleatória sua direção de movimento → **serve à dispersão luminosa**.
- ✓ Características dos parênquimas → **absorção luminosa mais uniforme através da folha**.
- ✓ Adaptações das plantas para proteção contra excesso de luz, como no deserto → o excesso de luz pode prejudicar as folhas, estas apresentam **tricomas, glândulas de sal, cera epicuticular**. Isso pode aumentar a reflexão da luz pela superfície foliar, diminuindo sua absorção ($\pm 40\%$), o aquecimento foliar e outros problemas associados à absorção de luz em demasia.
- ✓ **Movimentação dos cloroplastos** → os cloroplastos orientam-se e posicionam-se conforme a luz incidente. As folhas regulam que quantidade de luz incidente deve ser absorvida. Quando a luz é fraca, eles

acumulam-se paralelos ao plano da folha, ou seja, perpendiculares à luz, para maximizar sua absorção. Quando a luz é forte, os cloroplastos ficam paralelos à luz, evitando absorção em excesso. A reorientação dos cloroplastos pode aumentar a quantidade de luz absorvida em 15%.

✓ **Lâmina foliar** → disposta perpendicular à luz para maior absorção luminosa. Algumas plantas controlam a absorção de luz pela trajetória solar, se ajustam continuamente para que fiquem perpendiculares aos raios solares (alfafa, soja, feijoeiro) (*folhas dia-heliotrópicas*). A sensação à luz pode estar nos folíolos, nas nervuras maiores, nos pulvinos. Plantas também podem movimentar suas folhas para evitar exposição total à luz solar, diminuindo o aquecimento e a perda de água (*folhas para-heliotrópicas*).

✓ Algumas **plantas** têm grande plasticidade de desenvolvimento, se adaptam a uma amplitude de regimes de luz, crescem como plantas de sol em áreas ensolaradas e de sombra em habitats sombrios. Mas há aquelas que são **de sombra** (com mais clorofila/centro de reação, razão clorofila b/a mais alta, geralmente mais finas que as de sol) ou **de sol** (com células paliçádicas mais longas e mais espessas, têm mais RUBISCO e os componentes do ciclo da xantofila em maior quantidade). São as específicas, não sobrevivem em outro tipo de habitat. As folhas de uma mesma planta que crescem ao sol e à sombra podem ter características distintas.

✓ Folhas sombreadas por outras têm taxas fotossintéticas muito mais baixas.

RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS AO CO₂:

✓ Para que haja fotossíntese, o CO₂ precisa se difundir da atmosfera para a folha e para o sítio de carboxilação da RUBISCO. As taxas de difusão dependem do gradiente de concentração do gás no ambiente e de uma taxa de difusão adequada do CO₂, da superfície da folha para o cloroplasto.

✓ A cutícula é quase impermeável ao CO₂, a principal via de acesso são os estômatos. O CO₂ difunde-se para a câmara subestomática e para os espaços de ar entre as células do mesófilo, é uma **fase gasosa** de movimento. O resto do caminho é a **fase líquida** de movimento. Cada trecho da rota impõe resistência à difusão do CO₂.

✓ Se as plantas começam a perder mais água do que podem absorver, diminui o grau de abertura dos estômatos, diminui a perda de água e mantém equilíbrio hídrico. Quanto maior a deficiência, menor o grau de abertura dos ostíolos e maior a resistência à entrada de CO₂.

✓ Maiores taxas fotossintéticas: luz absorvida preferencialmente na superfície superior da folha e CO₂ penetra pela inferior. A difusão interna do CO₂ é rápida e as limitações ao desempenho fotossintético no interior da folha são impostas por fatores diferentes do CO₂. Capacidade da folha em assimilar CO₂ depende do seu conteúdo de RUBISCO (pode variar em diferentes locais na folha).

✓ Se as concentrações de CO₂ intercelulares são muito baixas, a fotossíntese é limitada.

✓ Determinação quantitativa de CO₂ → folha ou planta fazendo fotossíntese → a concentração de CO₂ vai diminuir, se o CO₂ não for repostado, sua concentração diminui até atingir zero, é o PUNTO DE COMPENSAÇÃO DE CO₂ DA FOTOSSÍNTESE, quando isso acontece, a taxa de fotossíntese bruta é igual a taxa de respiração (R) + taxa de fotorrespiração (FR). A fotossíntese líquida é zero.

$$FL = FBR - (R + FR)$$

FBR = capacidade carboxilativa total das folhas numa condição, responsável pela retirada de CO₂ do ar e formação de carboidratos. Pode ser estimada pela determinação da assimilação de CO₂. Já a R e a FR liberam CO₂ para o ambiente.

RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS À TEMPERATURA:

✓ Fotossíntese estimulada pelo aumento da temperatura até um ótimo, após há decréscimo. A temperatura afeta todas as reações bioquímicas da fotossíntese.

RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS A ÁGUA:

✓ Plantas C4 e CAM têm mecanismos concentradores de CO₂ que aumentam significativamente a eficiência de uso da água, em relação as C3.

EUA (EFICIÊNCIA DO USO DA ÁGUA) = quantidade de CO₂ assimilado/quantidade de H₂O transpirada:

C3 = 1-3 g CO₂/kg H₂O

C4 = 2-5 g CO₂/kg H₂O

CAM = 6-30 g CO₂/kg H₂O

✓ Diferenças são relacionadas com o funcionamento diferenciado dos estômatos nos 3 tipos fotossintéticos.

✓ Alto valor de EUA nas CAM, também está associado à regulação da abertura estomática e ao mecanismo concentrador de CO₂. Com a abertura noturna, diminuem as perdas de água devido ao baixo gradiente de pressão de vapor entre o mesófilo e a atmosfera. Também, a alta atividade da PEPcarboxilase noturna garante a fixação do CO₂, armazenado sob a forma de ácido orgânico.

✓ Plantas C4 e CAM são mais adaptadas a ambientes com limitações na disponibilidade de H₂O. Porque as plantas desses grupos podem assimilar CO₂ em condições hídricas adversas, controlando de forma específica a abertura estomática.

RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS AO NITROGÊNIO:

✓ Ele é necessário para garantir a integridade estrutural e funcional da fotossíntese, porque o nitrogênio faz parte das proteínas e clorofilas.

✓ C4 e CAM precisam destinar menos N para a fotossíntese do que as C3. Porque? A RUBISCO corresponde a 50% da proteína foliar solúvel nas C3, nas C4 e CAM cai para 25%. Nas C4 e CAM a eficiência do uso do N é maior que nas C3, ou seja, produzem maior quantidade de moléculas orgânicas com menos N, competindo vantajosamente com as C3 em solos pobres em N.

CAPÍTULO VIII: TRANSPORTE NO FLOEMA

INTRODUÇÃO:

✓ A sobrevivência no ambiente terrestre trouxe grandes desafios às plantas, o principal deles foi a necessidade de OBTER e RETER água. Assim, as plantas desenvolveram raízes e folhas, para a fixação e absorção de água e nutrientes e absorção de luz e realização de trocas gasosas, respectivamente. Com o crescimento, estas partes (raízes e folhas) tornaram-se separadas no espaço, as plantas precisaram desenvolver mecanismos de **transporte de longa distância**, para uma troca eficiente dos produtos da absorção e assimilação entre a parte aérea e as raízes.

✓ Os dois sistemas de transporte, o **xilema**, que transporta água e sais minerais, do sistema radicular para a parte aérea e o **floema**, que faz a translocação dos produtos da fotossíntese, das folhas maduras para as áreas de crescimento e armazenagem, inclusive raízes, estendem-se por toda a planta.

✓ Geralmente, o floema está localizado na **face externa dos tecidos vasculares** primários e secundários.

✓ Sua origem: procâmbio e câmbio.

✓ Função: realizar o transporte e a distribuição dos elementos nutritivos (principalmente açúcares, mas também outros compostos orgânicos) desde os locais de síntese (folhas fotossinteticamente ativas ou órgãos de reserva) até as áreas de consumo desses elementos nutritivos (folhas novas, flores ou frutos em desenvolvimento).

✓ Cerca de 80% do carbono assimilado na fotossíntese é translocado das folhas para atender o metabolismo das células não fotossintetizantes.

✓ As células vivas muito modificadas envolvidas **diretamente na translocação** são os **elementos crivados (E.C.)**. Divididos em **células crivadas** (não especializadas, aparecem nas gimnospermas) e **elementos de tubo crivado (E.T.C.)** (altamente diferenciados, ocorrem nas angiospermas).

✓ **Elementos crivados maduros** não apresentam muitas das estruturas encontradas nas células vivas: núcleo, tonoplasto, complexo de golgi, ribossomos. O que fica é a membrana plasmática, as mitocôndrias, os plastídios, o retículo endoplasmático liso. Têm parede celular não lignificada, mas em alguns casos pode haver espessamento secundário.

✓ A principal característica dos elementos crivados é a presença de **áreas crivadas**. O que são? Poros onde há falhas da parede celular, que interconectam as células condutoras. Formam canais abertos, permitindo o transporte pelas células. Nas angiospermas (não nas gimnospermas), formam-se **placas crivadas**.

✓ As **placas crivadas** são poros maiores que as áreas crivadas, localizam-se nas extremidades das paredes dos E.T.C., permitindo o transporte entre as células. As células unem-se para formar séries chamadas de **tubos crivados**.

✓ Os E.T.C. são ricos em uma proteína chamada **proteína-P**. Essa proteína aparece em todas as dicotiledôneas e em muitas monocotiledôneas, mas não aparece nas gimnospermas. Parece agir na **vedação de E.T.C. danificados** por obstruir os poros das placas crivadas. Se um E.T.C. é perfurado ou cortado, vai diminuir a pressão, ocorre deslocamento da seiva em direção à parte cortada, a planta pode perder muita seiva. A proteína-P fica presa nos poros e auxilia na vedação do tubo.

✓ Outra solução em longo prazo para os danos que podem ocorrer no tubo é a formação de **calose** (um composto formado por unidades de **β-1,3-glucano**). A calose é depositada entre a membrana plasmática e a parede celular. É sintetizada em resposta à lesão e outros estresses (estímulo mecânico, alta temperatura) ou em preparação para a dormência. Sua deposição nos poros da placa crivada isola eficientemente os elementos crivados danificados do tecido intacto adjacente. À medida que os E.T.C. se recuperam, ela desaparece dos poros.

✓ E.C. em geral têm vida útil curta, com o tempo vão sendo bloqueados pelo acúmulo de calose. A medida que as células vão sendo destruídas outras vão se diferenciando e o transporte não sofre descontinuidade.

- ✓ Os E.T.C. são associados a **células companheiras** (células parenquimáticas especializadas) e **células parenquimáticas vasculares** (armazenam e liberam moléculas nutritivas). Podem também conter **fibras e esclereídes** (sustentação) e **laticíferos** (com látex). As células crivadas estão associadas a células albuminosas.
- ✓ **Células companheiras** → A divisão de uma célula-mãe forma o E.T.C. e a célula companheira. Há muitos plasmodesmos atravessando as paredes entre as duas, a estreita relação que se forma entre elas permite a troca de solutos. As células companheiras têm citoplasma denso e têm abundância de organelas, especialmente as que faltam nos E.T.C. As células companheiras sintetizam uma série de compostos que podem ser rapidamente transferidos para as células dos E.T.C e esses podem concentrar seu metabolismo nas atividades essenciais ao transporte dos fotoassimilados.

PADRÕES DE TRANSLOCAÇÃO → FONTE-DRENO:

- ✓ No floema a seiva é translocada, preferencialmente, das áreas de produção, chamadas de **fonte**, para as áreas de metabolismo ou armazenamento, os **drenos**.
- ✓ O que é a **Fonte**? É qualquer órgão exportador (o órgão exportador típico é a **folha madura**) capaz de produzir fotossintatos, os produtos da fotossíntese, em excesso para suas necessidades. Outro tipo de fonte: os **órgãos de reserva**, que exportam durante determinada fase do seu desenvolvimento.
- ✓ O que são **Drenos**? São os órgãos não-fotossintéticos e os órgãos que não produzem fotossintatos em quantidade suficiente para suas próprias necessidades de crescimento ou reserva. Primeiro são as **folhas jovens**, depois as **flores** e finalmente os **frutos. Também raízes, tubérculos.**
- ✓ Nem todas as fontes suprem todos os drenos numa planta, podem suprir preferencialmente drenos específicos:
A proximidade da fonte ao dreno é fator significativo. As folhas maduras superiores, produzem fotossintatos para o ápice em crescimento e para as folhas jovens imaturas. As folhas inferiores fornecem para o sistema radicular. As folhas intermediárias exportam em ambas as direções. Uma modificação das rotas de translocação pode ocorrer por ferimentos ou poda.
A importância do dreno também pode ser alterada durante o desenvolvimento. O ápice radicular e o caulinar são drenos principais durante o crescimento vegetativo, os frutos são durante o desenvolvimento reprodutivo.
A maior demanda metabólica ocorre principalmente em órgãos e tecidos em fase de expansão.
A presença de conexões vasculares estabelece que as folhas fonte supram drenos com os quais elas mantêm conexões diretas.

O QUE É TRANSLOCADO?

- ✓ A **água** é a substância mais abundante translocada, porque os solutos são translocados dissolvidos nela.
- ✓ Os **carboidratos translocados** são principalmente açúcares não-redutores (sacarose, estaquiose, rafinose). A **sacarose**, um **dissacarídeo**, atinge concentrações de 0,3-0,9 M no floema. Monossacarídeos (glucose, frutose, manose e ribose) quase nunca são encontrados no floema.
- ✓ **Açúcares-álcoois**: o manitol e o sorbitol.
- ✓ O **nitrogênio** é encontrado no floema principalmente na forma de aminoácidos (glutamato, aspartato) e amidas (glutamina, asparagina).
- ✓ **Hormônios** → auxinas, giberelinas, citocininas e ácido abscísico já foram encontrados nos elementos crivados. Seu transporte de longa distância deve ocorrer, pelo menos em parte, via floema.
- ✓ **Proteínas**.
- ✓ Alguns **solutos inorgânicos**.

TRANSPORTE APOPLÁSTICO E SIMPLÁSTICO:

- ✓ O transporte da seiva elaborada do mesofilo até o sistema vascular pode ser apoplástico ou simplástico.
- ✓ O **Apoplasto** engloba os espaços intercelulares e aqueles formados por macro e microporos da parede celular. Chamado **espaço livre aparente** (da nutrição mineral). **Nos espaços intercelulares**, que são os ESPAÇOS LIVRES DE ÁGUA, há movimento livre de **solutos (cátions ou ânions), água e sacarose**. **Nos poros da parede celular**, como há depósito de ácidos orgânicos (poligalacturônicos) sobre feixes de microfibrilas, gera superfície de cargas fixas, o chamado ESPAÇO LIVRE DE DONNAN, só **água e sacarose** circulam livremente. Íons têm movimento restrito (depende do sinal do poro e dos íons e da intensidade da carga do íon). O movimento no apoplasto pode ocorrer desde as células do mesofilo até as nervuras (células companheiras ou ETC), chamado de **movimento totalmente apoplástico**. As espécies com rota apoplástica translocam quase exclusivamente sacarose.
- ✓ No **simplasto**, há deslocamento célula a célula através de conexões entre os protoplastos. Conexões feitas pelos **plasmodesmos** (são poros revestidos por membrana e um tubo central, o **desmotúbulo**). Há livre

deslocamento de **açúcares** e **nutrientes minerais**. É necessário que haja número suficiente de ligações via plasmodesmos, entre as superfícies das células adjacentes, ao longo do contínuo mesofilo – ETC, se não houver, o sistema de carregamento é apoplástico e isso vai depender da espécie. As espécies com rota simplástica translocam oligossacarídeos (principalmente rafinose e estaquiose) e sacarose.

✓ No **transporte intermediário**, os nutrientes percorrem parte do trajeto entre o mesofilo e as células crivadas via simplasto e parte via apoplasto.

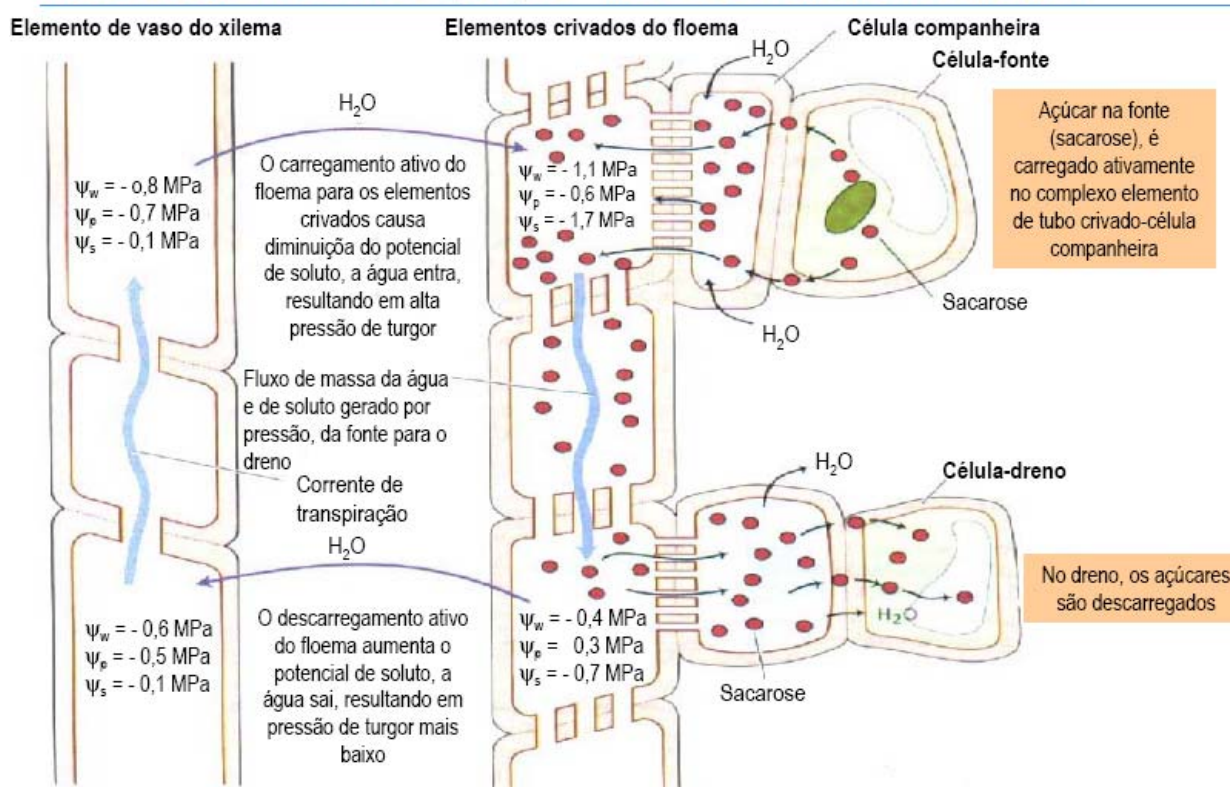
MECANISMO DE TRANSLOCAÇÃO:

✓ O mecanismo de translocação é explicado pelo modelo de **fluxo de pressão** (MÜNCH, 1930). O gradiente de pressão gerado osmoticamente entre a fonte e o dreno provoca carregamento do floema na fonte e descarregamento no dreno:

O **carregamento do floema** acionado por energia leva ao acúmulo de açúcares nos EC, gera um potencial osmótico (Ψ_s) baixo (mais negativo), assim, diminui o potencial hídrico (Ψ_w) fazendo com que a água entre nos EC e aumente o potencial de pressão.

O **descarregamento do floema** diminui a concentração de açúcar nos EC, o Ψ_s aumenta, a água sai, diminui a pressão.

Modelo de translocação por fluxo de massa no floema



CARREGAMENTO DO FLOEMA:

✓ É o movimento de fotossintatos dos cloroplastos do mesofilo até o **conjunto elementos crivados/células companheiras** (local de carregamento do floema) das folhas maduras, chamado **transporte de curta distância**. Pode ser apoplástico, simplástico ou intermediário, depende da espécie.

DESCARREGAMENTO DO FLOEMA:

✓ É quando os fotossintatos deixam os EC do floema nos drenos. Também é um **transporte de curta distância**. O descarregamento do floema pode ser SIMPLÁSTICO ou APOPLÁSTICO.

TRANSPORTE DA SACAROSE:

✓ O transporte da sacarose do apoplasto para os EC-CC é feito contra um gradiente de concentração, assim haverá gasto de energia. É necessário um sistema de transporte ativo, feito por um mediador, o transportador de sacarose- H^+ do tipo simporte (co-transportador). Usa energia gerada por uma **bomba de prótons**: a energia dissipada pelos prótons no movimento de retorno para a célula é usada para absorver um substrato (a sacarose). H^+ -ATPases é que fornecem energia para o transporte de fotossintatos do apoplasto para os EC.

✓ As **Bombas de prótons** funcionam com energia metabólica da hidrólise do ATP, são próton-ATPases. O transportador, estimulado pelo H^+ do meio interno, usa energia gerada pela hidrólise do ATP para mudar de estado energético, liga-se ao H^+ e o bombeia para o meio externo independentemente de troca por outro cátion, é um sistema de transporte unidirecional, chamado UNIPORTE.

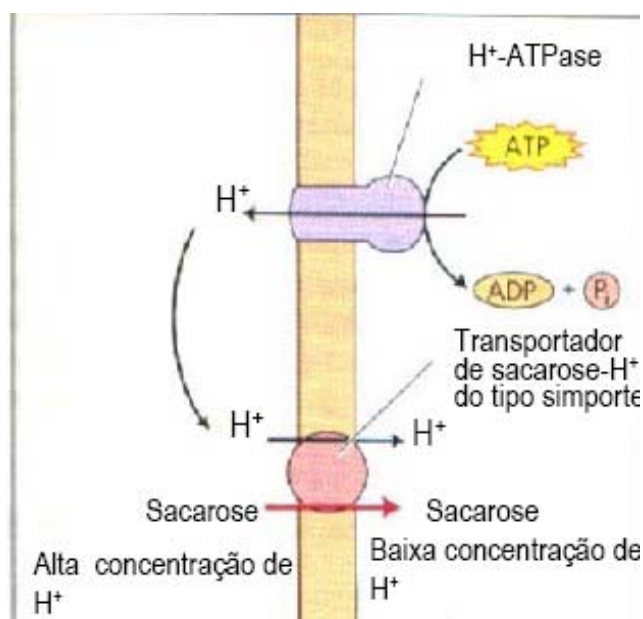


Figura: Transporte da sacarose

ALOCAÇÃO E PARTIÇÃO DE FOTOSSINTATOS:

✓ A taxa fotossintética determina quanto do total de carbono fixado estará disponível para a folha. A quantidade de carbono disponível para translocação depende de eventos metabólicos posteriores.

Alocação do carbono fixado na célula fonte:

- Síntese de compostos de reserva.
- Utilização metabólica.
- Síntese de compostos transportados ou estocados temporariamente no vacúolo.

CAPÍTULO IX: A RESPIRAÇÃO VEGETAL

INTRODUÇÃO:

✓ A **FOTOSSÍNTESE** fornece as unidades orgânicas básicas das quais dependem as plantas (**carboidratos** e O_2). Com seu metabolismo de carbono associado, a **respiração** libera a **energia** armazenada nos compostos carbonados para uso celular.

✓ **Conceito:** processo pelo qual a energia química dos carboidratos é transferida para o ATP, a molécula carreadora de energia, para ser usada na manutenção e no desenvolvimento das plantas.

✓ A Respiração aeróbica é comum a quase todos os organismos eucarióticos.

✓ Os **Substratos da respiração são:** sacarose, hexoses-P e trioses-P, provenientes da degradação do amido e da fotossíntese, polímeros contendo frutose, lipídios (principalmente triacilgliceróis), ácidos orgânicos e, ocasionalmente, proteínas.

- ✓ A **Equação geral da respiração** é: $C_{12}H_{22}O_{11} + 12O_2 \rightarrow 12CO_2 + 11H_2O + \text{energia (ATP)}$ → é o processo inverso à fotossíntese!
- ✓ **É uma reação redox acoplada:** a sacarose (que é o substrato) é oxidada a CO_2 , o O_2 é o aceptor final de elétrons e é reduzido a H_2O .
- ✓ O **quociente respiratório** é a relação de **CO_2 produzido/ O_2 consumido** e depende do substrato usado:
 - Q.R.=1 → quando usa carboidrato ($C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{ATP}$)
 - Q.R.<1 → quando o substrato é lipídio, proteína Ex. germinação de sementes oleaginosas ($C_{18}H_{36}O_2 + 26O_2 \rightarrow 18CO_2 + 18H_2O + \text{ATP}$).
 - Q.R. >1 → quando o substrato é um ácido orgânico ou há fermentação (sem O_2) → ($2C_2H_2O_4 + O_2 \rightarrow 4CO_2 + 2H_2O + \text{ATP}$).
- ✓ A respiração libera energia livre, para impedir dano às estruturas celulares, a célula mobiliza grande quantidade da energia livre liberada em uma série de reações. São 4 processos principais: GLICÓLISE, CICLO DO ÁCIDO CÍTRICO (Ciclo de Krebs ou Ciclo dos Ácidos Tricarboxílicos), REAÇÕES DA ROTA DAS PENTOSSES-P e FOSFORILAÇÃO OXIDATIVA (cadeia respiratória, cadeia de transporte de elétrons). Essa é a **Respiração Aeróbica**, na presença de oxigênio. Resumo das etapas:
 - ✓ **Glicólise** → o açúcar (por exemplo, a sacarose) é parcialmente oxidado, forma hexose-P, daí triose-P e ácidos orgânicos (o **piruvato**). Essa etapa rende pequena quantidade de energia como **ATP** e poder redutor sob a forma de **NADH** (nucleotídeo piridina reduzido). Ocorre no citosol ou nos plastídios.
 - ✓ **Ciclo do ácido cítrico** → o piruvato é oxidado a **CO_2** . A etapa gera grande quantidade de poder redutor, na forma de **NADH** e **FADH₂**. Ocorre nas mitocôndrias.
 - ✓ **Rota das pentoses-P** → a glicose-6-P é oxidada a **pentose** (ribulose-5-P) e **CO_2** , o poder redutor é conservado na forma de duas moléculas de **NADPH**. Ocorre no citosol ou nos plastídios.
 - ✓ **Fosforilação oxidativa** → os elétrons são transferidos ao longo de uma **cadeia de transporte de elétrons**, por um conjunto de proteínas de transporte de elétrons, ligadas à membrana mitocondrial interna. Transfere elétrons do NADH (e compostos relacionados, produzidos durante a glicólise, a rota das pentoses-P e o ciclo de Krebs) para o oxigênio, libera grande quantidade de energia livre, muita energia é conservada na síntese de **ATP** a partir de uma **ATP sintase**, há completa oxidação da sacarose. Ocorre nas mitocôndrias.
 - ✓ Porém, nem todo o carbono que entra na rota respiratória termina como CO_2 , muitos intermediários da respiração são o ponto de partida para outras rotas metabólicas.

AS ETAPAS DA RESPIRAÇÃO:

1. GLICÓLISE:

- ✓ Processo gradativo de degradação de um carboidrato.
- ✓ O carboidrato é convertido a hexoses-P (glucose e frutose) e estes a 2 trioses-P. Posteriormente, estas serão oxidadas e rearranjadas, é a fase conservadora de energia. Produz 2 ácidos orgânicos, ou seja, normalmente 2 piruvatos/glucose. O processo prepara o substrato para ser oxidado no ciclo do ácido cítrico e produz pequena quantidade de energia química (ATP e NADH).
- ✓ **Ocorre em todos os organismos vivos.** Na maioria das plantas, a **sacarose** é o principal açúcar transportado. Nos animais, o substrato é a glicose.
- ✓ Além do **piruvato**, que predomina, o **malato** também é produto final da glicólise vegetal. Nos animais só piruvato é produzido.

- ✓ O que é a **GLICONEOGÊNESE?** Os organismos podem operar a rota glicolítica na direção inversa, sintetizando açúcares a partir de ácidos orgânicos. Não é comum em plantas, mas ocorre em **sementes** de algumas espécies, como mamona, girassol. Estas plantas armazenam grande quantidade de suas reservas de carbono na forma de óleos, quando a semente germina, por gliconeogênese, a maior parte do óleo é convertida a sacarose, usada para sustentar o crescimento da plântula.

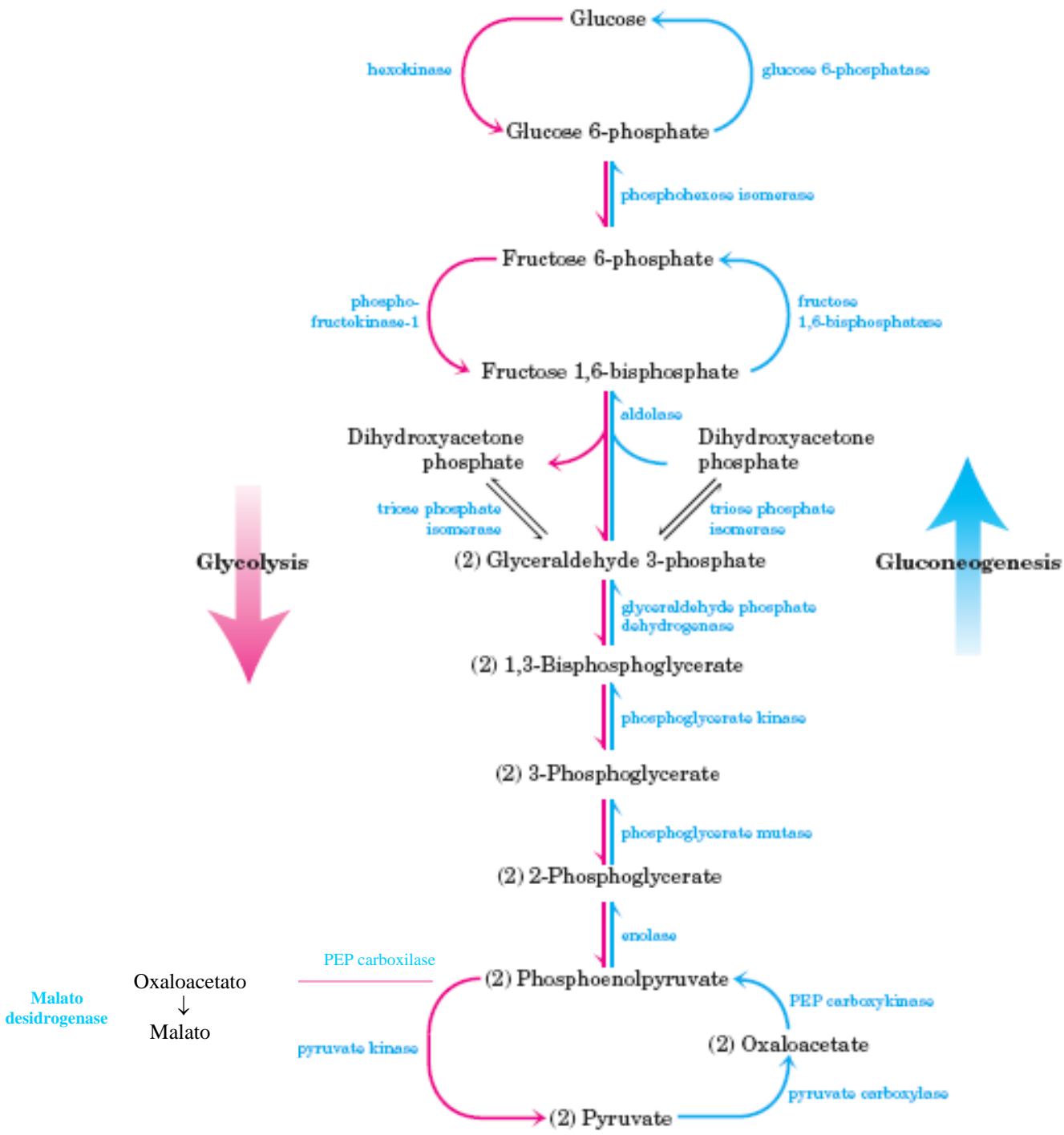
- ✓ A glicólise não usa O_2 . Mas, **se não tiver oxigênio molecular** (por exemplo, em raízes de solos alagados), as demais etapas, ou seja, O CICLO DO ÁCIDO CÍTRICO E A FOSFORILAÇÃO OXIDATIVA, não podem funcionar. Para prosseguir na metabolização do piruvato, ocorrem as **rotas fermentativas**, ou seja, a **respiração anaeróbica:**
 - ♦ A **fermentação alcoólica** é comum em plantas e leveduras. O que ocorre? O piruvato sofre a ação da piruvato descarboxilase, libera CO_2 e forma acetaldeído, este sofre a ação de uma enzima álcool desidrogenase formando **etanol** e liberando **NAD⁺**.
 - ♦ A **fermentação láctica** é comum nos músculos dos mamíferos, mas também é encontrada nas plantas (fungos, algas) e bactérias. Como ocorre? O piruvato sofre a ação de uma lactato desidrogenase, libera **NAD⁺** e **lactato**.

- ✓ A disponibilidade de O_2 é que determina a Rota, **ou Fermentação ou Ciclo de Krebs**.

✓ A rota glicolítica não é a única que pode oxidar açúcares nas células vegetais, há também a **rota oxidativa das pentoses-P**. Mas a glicólise predomina.

Funções da glicólise:

- Converter 1 molécula de hexose em 2 de ácido pirúvico, havendo oxidação parcial da hexose.
- Produzir ATP.
- Formar moléculas que podem ser removidas da rota para sintetizar outros constituintes que a planta precisa.
- O piruvato pode ser oxidado na mitocôndria para produzir grandes quantidades de ATP.

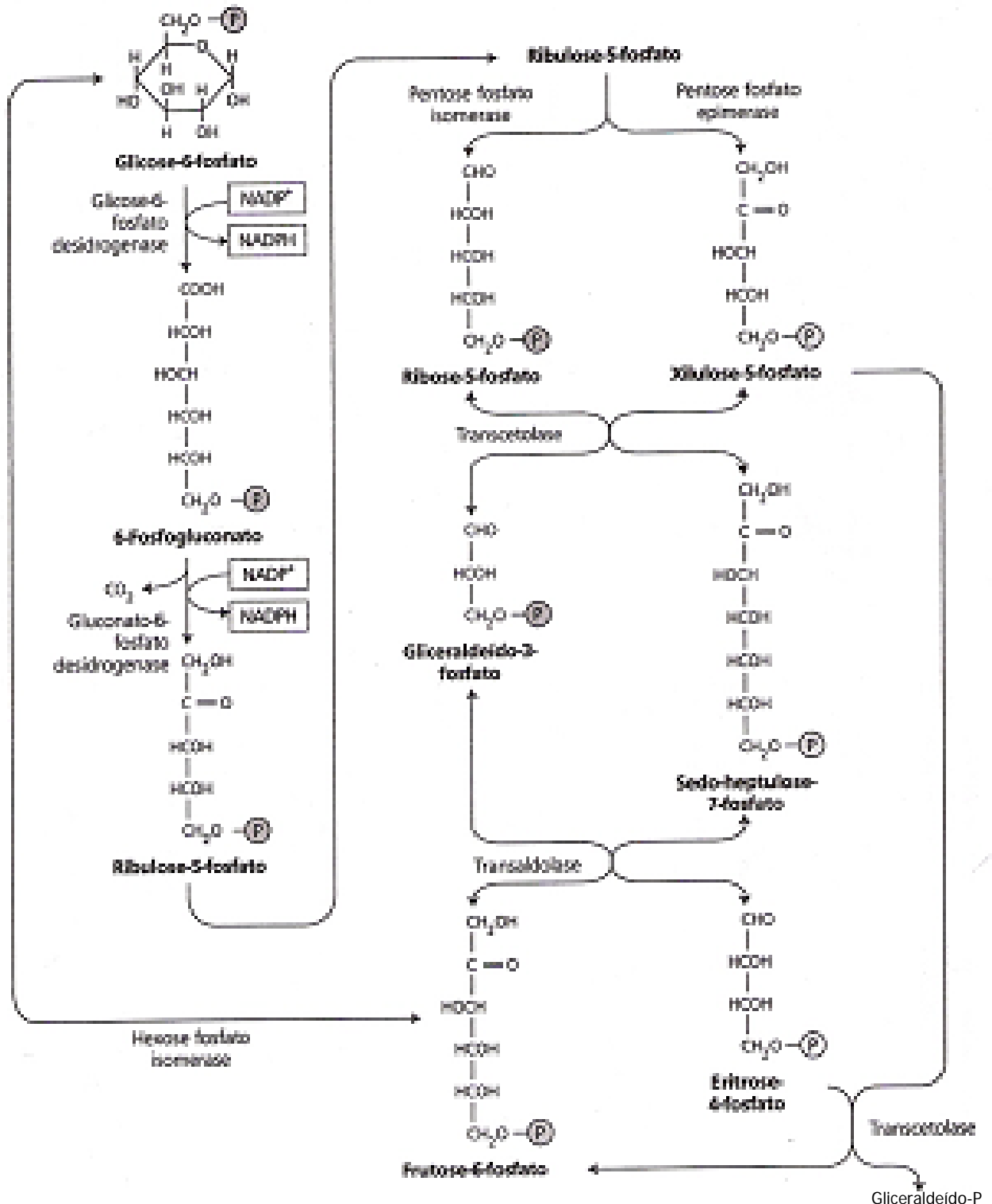


ROTA DAS PENTOSSES-P:

- ✓ Predomina a rota nos plastídios e não no citosol.
- ✓ O **resultado líquido** da rota é a completa oxidação da glicose a CO₂ e a síntese de 12 moléculas de NADPH.

✓ **Importância:**

- produz NADPH.
- elétrons do NADPH podem reduzir O₂ e gerar ATP.
- produz ribose-5-P, que é precursora da ribose e da desoxirribose, necessárias à síntese de RNA e DNA.
- produz eritrese-4-P, que pode se combinar com o fosfoenolpiruvato e produzir compostos fenólicos vegetais, precursores da lignina, antocianinas.
- gera intermediários do Ciclo de Calvin, antes dos tecidos se tornarem fotoautotróficos.



2. CICLO DO ÁCIDO CÍTRICO (CICLO DE KREBS):

✓ Ocorre nas **mitocôndrias**.

✓ Na glicólise, a degradação da sacarose a piruvato libera menos de 25% da energia total da sacarose, o restante fica armazenado nas moléculas de piruvato formadas.

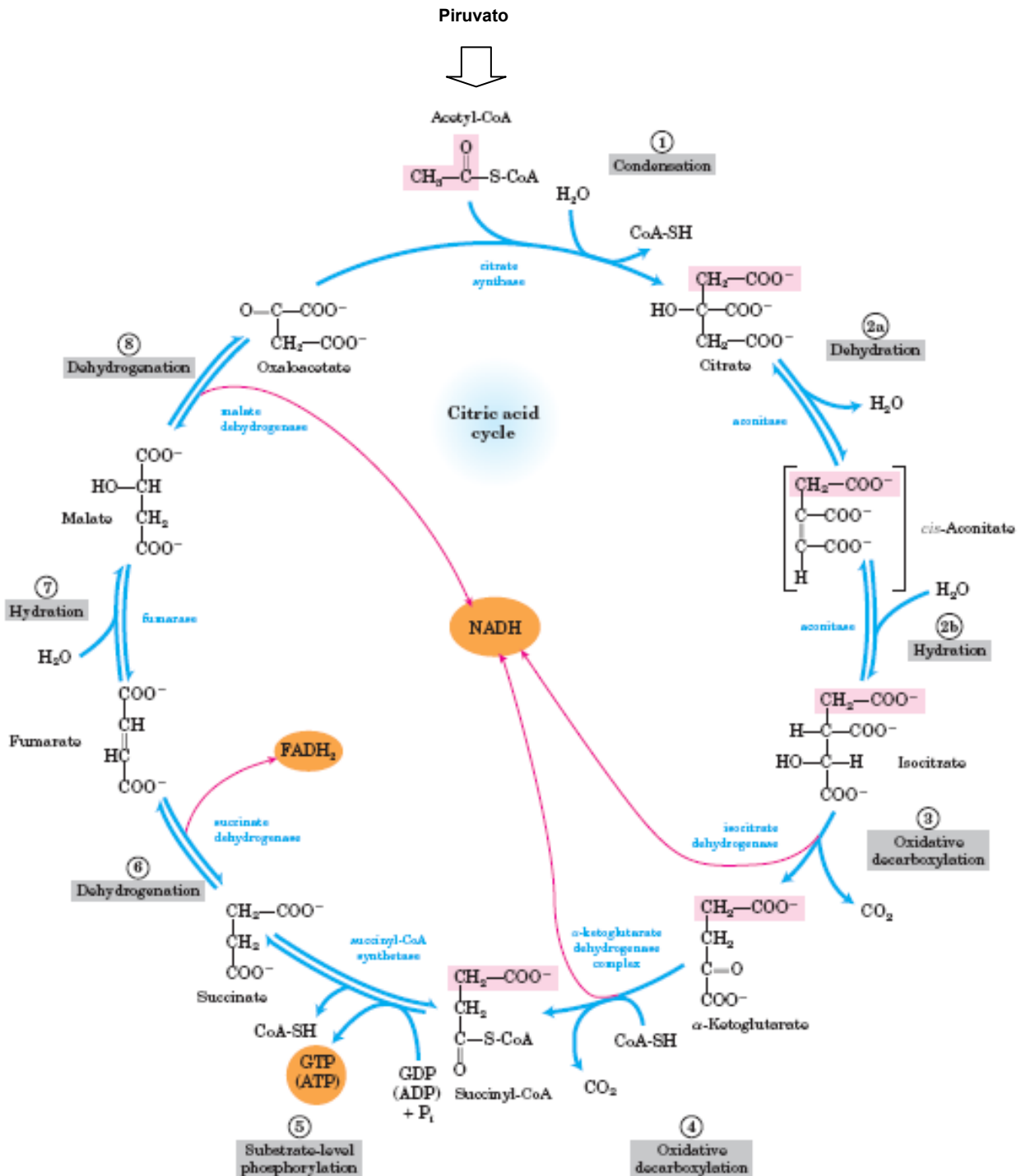
✓ O piruvato, proveniente da glicólise, entra na mitocôndria e é oxidado pelo ciclo do ácido cítrico. Antes de entrar no ciclo, o piruvato, na matriz mitocondrial, é descarboxilado pela piruvato desidrogenase e forma **acetil-CoA**.

✓ **Funções:**

- Redução de NAD^+ e do FAD , formando **NADH** e **FADH_2** , que depois serão oxidados para produzir ATP.

- Síntese direta de ATP (1 para cada piruvato oxidado).

- Formação de esqueletos de carbono que podem ser usados para sintetizar alguns aminoácidos que são convertidos em grandes moléculas.



4. TRANSPORTE DE ELÉTRONS E SÍNTESE DE ATP:

- ✓ O **ATP** é o carregador de energia usado pelas células para governar processos metabólicos.
- ✓ A energia química conservada durante o Ciclo do Ácido Cítrico e a Glicólise sob as formas de **NADH** e **FADH₂** tem que ser convertida a **ATP** para realizar trabalho útil dentro da célula. Este processo é um processo dependente de **O₂**, a chamada **fosforilação oxidativa** e ocorre na **membrana mitocondrial interna**. É a principal fonte de **ATP** das células.
- ✓ A enzima que usa energia do gradiente de prótons para sintetizar **ATP** é chamada **ATP-sintase**.

✓ Produção até aqui:

Na Glicólise → a partir de 1 sacarose → produz 4NADH e

No Ciclo do ácido cítrico → produz 16 NADH e 4 FADH₂

Estes compostos reduzidos precisam ser reoxidados ou o processo respiratório pára!

✓ A **Cadeia de transporte de elétrons** catalisa o fluxo de elétrons do **NADH** (ou **FADH₂**) ao **O₂** (que é o aceptor final de elétrons no processo respiratório). Há oxidação do **NADH** (**FADH₂**) e parte da energia desprendida é usada para gerar um gradiente eletroquímico de prótons através da membrana mitocondrial interna.

✓ As proteínas individuais de transporte de elétrons são organizadas em **4 complexos multiproteicos**, na membrana mitocondrial interna:

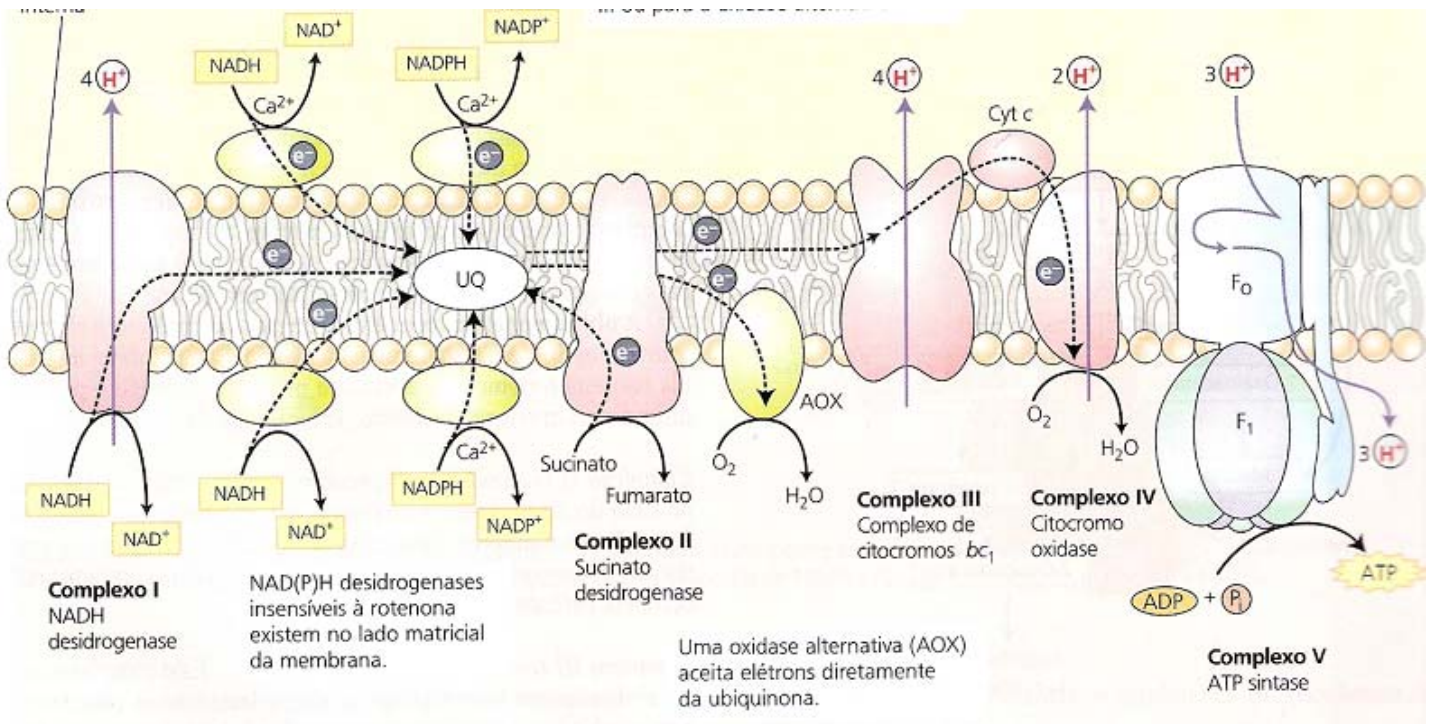
Complexo I (NADH desidrogenase) → oxida elétrons do **NADH** (**FADH₂**) produzidos no ciclo do ácido cítrico e glicólise, transfere os elétrons à ubiquinona (carregador de elétrons e prótons). Quatro prótons são bombeados da matriz para o espaço intermembrana, para cada par de elétrons que passa pelo complexo.

Complexo II (succinato desidrogenase) → oxida succinato a fumarato.

Complexo III (complexo de citocromos bc₁) → oxida a ubiquinona reduzida e transfere elétrons. Bombeia 4 prótons/par de elétrons.

Complexo IV (citocromo c oxidase) → é a oxidase terminal e faz redução com 4 elétrons do **O₂** a 2 moléculas de **H₂O**. Dois prótons são bombeados/par de elétrons.

✓ A **Síntese de ATP é acoplada ao transporte de elétrons** → a transferência de elétrons para o oxigênio pelos complexos I a IV é acoplada à síntese de **ATP**, a partir de **ADP + Pi**, via **ATP sintase**, no **COMPLEXO V**. O número de **ATPs** sintetizado depende da natureza do doador de elétrons. O **ATP** é sintetizado na **mitocôndria**, mas a maioria é usada fora da organela, assim, é necessário um mecanismo eficiente para mover **ADP** para dentro e **ATP** para fora da organela.



FATORES QUE AFETAM A RESPIRAÇÃO DA PLANTA INTEIRA:

- ✓ Processo independente da luz, realizado pela planta inteira, ou seja, por todos os tecidos vegetais.
- ✓ Quanto maior a atividade metabólica do tecido, maior a taxa respiratória.

✓ O que afeta a respiração? Espécie e hábito de crescimento, tipo e idade do órgão. Além de variáveis ambientais: concentração externa de oxigênio, temperatura, nutrição e água.

• **Disponibilidade de substrato** → carboidratos, lipídios e proteínas. Qualquer fator que cause a diminuição da quantidade dos substratos e sua produção, diminui as taxas respiratórias do órgão ou da planta inteira. Ex.

Plantas que ficam muito tempo no escuro → há diminuição do fornecimento de substrato.

Plantas que apresentam baixas taxas de amido, açúcar → têm diminuída a respiração.

Folhas de sombra ou as inferiores → têm respiração mais lenta que as de sol.

• **Oxigênio** → é o aceptor final de elétrons. Sua concentração atmosférica é estável, não causa variações na taxa respiratória, as variações observadas são devidas à disponibilidade de O₂ para as células. Quando o teor é baixo (< 3%), há grande liberação de CO₂ e ocorre fermentação.

A parte aérea e as raízes devem ter espaços intercelulares que não limitem a difusão de CO₂, O₂, H₂O. Isso pode ser crítico nas raízes.

• **Temperatura** → o aumento da temperatura, de 0-30°C, aumenta as taxas respiratórias. A cada aumento em 10°C (numa faixa entre 5-25°C), dobra a taxa respiratória porque há aumento da atividade enzimática.

Temperaturas menores que 5°C, diminuem as taxas respiratórias.

Entre 50 e 60°C, há inativação, desnaturação de enzimas respiratórias e danos às membranas.

• **Concentração de CO₂** → entre 3-5% limita a taxa respiratória. Na atmosfera tem cerca de 0,036%, assim, não há problemas.

• **Ferimentos e lesões** → dano mecânico ou ataque de microorganismos, aumentam a taxa de respiração, porque há atividade do meristema de cicatrização ou produção de substâncias de defesa da planta, o tecido lesado vai ter que produzir substâncias do metabolismo secundário, relacionadas à defesa, e também sintetizar macromoléculas relacionadas à construção dos novos tecidos durante a cicatrização.

RESPIRAÇÃO NOS ÓRGÃOS:

- ❖ **Raízes** → altas taxas respiratórias devido à grande demanda energética na absorção de nutrientes. Raízes jovens e com crescimento primário respiram mais.
- ❖ **Caules** → apresentam respiração menos intensa.
- ❖ **Folhas.**
- ❖ **Frutos** → no início de formação têm grande divisão e alongamento celular, apresentando muita respiração. Com a senescência diminuem as taxas respiratórias, a exceção são os frutos climatéricos.
- ❖ **Sementes** → no início da germinação, durante a embebição, aumentam as taxas.
- ❖ **Flores** → a floração tem grande demanda energética.

CAPÍTULO X: FITOHORMÔNIOS

1- INTRODUÇÃO:

➤ Os hormônios vegetais clássicos são agrupados em: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno e ácido abscísico. Classificados em: ESTIMULADORES e INIBIDORES do crescimento.

➤ Os hormônios afetam a resposta de muitas partes da planta e essa resposta depende da espécie, da parte da planta, do estágio de desenvolvimento, da concentração do hormônio, da interação entre eles e de fatores ambientais.

Atividade Hormonal:

Para ação dos hormônios, três partes do **SISTEMA DE RESPOSTA** devem acontecer:

- o hormônio deve estar presente em **quantidade suficiente** na célula alvo;
- o hormônio deve formar um complexo **hormônio-receptor**, com uma proteína específica, que é a forma ativa do hormônio;
- a proteína receptora deve provocar outra alteração metabólica, ou seja, **amplificar** o sinal hormonal.

A **Curva de DOSE-RESPOSTA** para a atividade hormonal tem forma SINOSOIDAL.

2 - CONCEITO:

HORMÔNIOS VEGETAIS: substâncias orgânicas endógenas de ocorrência natural, sintetizadas numa parte da planta e translocadas para outra parte, onde, em concentrações muito baixas, provocam uma resposta fisiológica.

REGULADORES DE CRESCIMENTO: substâncias sintéticas que produzem efeitos semelhantes aos produzidos pelos hormônios.

3- GRUPOS:

AUXINAS:

1. Introdução:

⇒ Primeiro hormônio descoberto e provavelmente é o melhor conhecido.

2. Estrutura:

Principal auxina natural: Ácido indol-3-acético (AIA).

Auxinas sintéticas são separadas em 6 grupos:

- 1- derivados indol: ácido indol-3-acético (AIA); ácido indol-3-butírico (IBA);
- 2- ácidos benzóicos: ácido 2,3,6-triclorobenzóico; ácido 2-metoxi-3,6-diclorobenzóico;
- 3- ácidos naftalenos: ácido α e β naftalenoacético (α -ANA e β -ANA);
- 4- ácidos clorofenoxiacéticos: ácido 2,4,5-triclorofenoxiacético (2,4,5-T); ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D);
- 5- ácidos naftoxiacéticos: ácido α e β naftoxiacético (α -NOA e β -NOA)
- 6- ácidos picolínicos: ácido 4-amino-3,5,6-tricloropicolínico (Tordon ou Picloran).

Antiauxinas: sintéticas com pouca ou nenhuma atividade auxínica são específicas para inibir o efeito das auxinas.

3. Localização:

AUXINAS LIVRES estão localizadas no meristema apical de brotos, folhas jovens. São os locais primários da síntese. Locais associados com regiões de rápida divisão celular, em crescimento ativo.

4. Metabolismo:

⇒ Inclui a síntese, conjugação e inativação do AIA.

⇒ O precursor do AIA é o **triptofano**

⇒ A **inativação** da auxina se dá por **oxidação**: ação de **enzimas peroxidativas** (AIA oxidases). Pode ser oxidada quando **exposta à luz**, *In vitro*.

⇒ A **conjugação** forma **auxinas ligadas ou conjugadas** – AIA-glucose; AIA-inositol e AIA-glucoproteínas. Função das auxinas conjugadas? Relacionada com estocagem, proteção contra degradação oxidativa e transporte do AIA.

5. Transporte do AIA:

Há 2 sistemas básicos de transporte:

1. Sistema polar unidirecional, via células parenquimáticas:
 Broto → basípeto Raízes → acrópeto
2. Sistema não polar passivo via floema.

6. Efeitos Fisiológicos:

6.1. Aumento da extensibilidade da parede celular (alongação celular): Provoca afrouxamento da parede celular. Em resposta ao AIA a célula exporta algum fator de afrouxamento que provoca a extensibilidade da parede celular, é a **teoria do crescimento ácido**.

6.2. Tropismos: As auxinas são intermediárias no efeito da luz e da gravidade sobre o crescimento vegetal. Plantas podem ter orientação em relação ao ambiente, são as **RESPOSTAS TRÓPICAS (positivas ou negativas)**.

Fototropismo: movimento em resposta a um gradiente de luz.

Geotropismo: movimento em resposta à ação da gravidade.

Tigmotropismo: movimento em resposta a um obstáculo.

6.3. Dominância apical: Níveis relativamente altos de auxina no ápice de brotos suprimem o crescimento das gemas laterais.

6.4. Iniciação e alongação de raízes: O AIA é o principal hormônio formador de raízes, a auxina da haste estimula a iniciação de raízes. Quando se faz a aplicação exógena de auxina, ela promove a iniciação de raízes, mas a alongação pode ser inibida. Também promove desenvolvimento de raízes adventícias em hastes.

6.5. Atraso na abscisão foliar: Com a maturação, diminui o incremento de auxinas nas folhas jovens e é relativamente baixo nas folhas em senescência, levando à abscisão foliar. Se aplicar AIA no início da abscisão foliar inibe a queda das folhas, mas, aplicando nos estágios finais antecipa.

6.6. Desenvolvimento de frutos: As auxinas provocam aumento no tamanho de frutos, porque induzem o alongamento celular.

6.7. Estimula produção do etileno: Em plantas intactas ou segmentos, a síntese de etileno pode ser induzida pelas auxinas e os efeitos observados serem devidos à presença do inibidor.

6.8. Usos comerciais das auxinas sintéticas:

- Prevenção da queda de folhas e frutos.
- Promoção do florescimento em abacaxi.
- Herbicida.

GIBERELINAS:

1. Introdução:

↗ Substâncias químicas relacionadas ao ácido giberélico (GA_3).

↗ Descoberta: Kurosawa em 1926, quando, trabalhando com arroz identificou uma doença induzida por um fungo (*Gibberella fujikuroi*).

↗ Em 1934 foi isolado um componente ativo do fungo, chamado giberelina.

↗ Em 1955, a giberelina foi comercializada na Grã-Bretanha.

2. Estrutura:

Giberelina natural: GA_3 .

3. Localização:

Nível mais alto ocorre em SEMENTES IMATURAS. Menores níveis nos tecidos vegetativos (folhas jovens, gemas, raízes e parte superior da haste).

4. Metabolismo:

Giberelinas são terpenóides com 19 ou 20 carbonos.

O **ácido mevalônico** é o componente inicial para sua biossíntese.

Conjugação: com um açúcar (geralmente glucose), formando giberelina-glucosídeo, usada para **armazenamento** ou **transporte**.

5. Transporte:

Via floema e xilema e é não polar.

6. Efeitos fisiológicos:

Podem ou não ser semelhantes aos das auxinas. É o hormônio que mostra os mais espetaculares efeitos, quando aplicado nas plantas.

- 6.1. Promove alongação e/ou divisão celular, induzindo o crescimento de plantas intactas:
 - Alongação de hastes de plantas anãs.
 - Estatura ereta de plantas de dia longo.
- 6.2. Modificação da juvenilidade.
- 6.3. Afeta a determinação do sexo.
- 6.4. Estímulo do crescimento de frutos.
- 6.5. Indução da germinação de sementes e da quebra de dormência.
- 6.6. Indução do crescimento de gemas dormentes.
- 6.7. Indução a formação de frutos sem processo normal de fecundação (partenocarpia).
- 6.8. Indução da floração em plantas mantidas em condições não indutivas.

7. Aplicação comercial:

- ↻ No aumento do tamanho de uvas, atraso na senescência e maior firmeza da casca da laranja de umbigo.
- ↻ Maior produção de malte da cevada.
- ↻ Maior produção de cana-de-açúcar.
- ↻ Uso no melhoramento, barreiras devidas à juvenilidade.
- ↻ Uso de inibidores da síntese, para prevenir a alongação. Em floricultura.

CITOCININAS:

1. Introdução:

- ↻ Devido a esforços para determinar que fatores estimulam a divisão celular, determinou-se que auxinas e citocininas são necessárias à divisão.
- ↻ Em 1913, Haberlandt, determinou que o hormônio da cicatrização era a substância envolvida na divisão celular.
- ↻ Mais tarde, Skoog cultivou calos de fumo e determinou a importância desse hormônio.
- ↻ Em 1954, Miller isolou de DNA autoclavado, um agente chamado **cinetina**. O composto induzia a divisão celular em calos de fumo.
- ↻ Na década de 50, determinou-se que as citocininas eram os hormônios da divisão celular.
- ↻ Em 1963, a primeira citocinina natural foi extraída de grãos de milho e chamada ZEATINA.

2. Estrutura:

As citocininas ativas naturais nas plantas são: **2-IP (ISOPENTENIL ADENINA), DIHIDROZEATINA e ZEATINA**.

Aparecem **LIVRES** ou **LIGADAS**:

- LIVRES: zeatina mais abundante;
- LIGADAS: a GLUCOSE; a ALANINA.

3. Localização:

Nos tecidos em divisão ativa: embriões, nas sementes, durante a germinação e desenvolvimento, nos frutos, nos ápices de raízes. A maior concentração é em órgãos jovens.

4. Metabolismo:

Sua **biossíntese** é a partir do **ácido mevalônico**.

A citocinina ativa é controlada por **oxidação** (ação da **citocinina oxidase**) ou **conjugação**.

5. Transporte: Via Xilema e é transporte passivo.

6. Efeitos Fisiológicos:

- 6.1. **Basicamente divisão e alongamento celular.**
- 6.2. **Relação citocinina/auxina regula a morfogênese na cultura de tecidos.**
- 6.3. **Atraso na senescência e estímulo na mobilização de nutrientes:** Atraza degradação de proteínas, lípidios e RNA foliares e a perda da clorofila, o que normalmente ocorre durante a senescência.

6.4. **Libera gemas da dominância apical:** O controle da dominância apical é dado pela relação citocininas/auxinas endógenas.

Os próximos hormônios controlam processos característicos do final do desenvolvimento vegetal e controlam as taxas de crescimento sob condições ambientais desfavoráveis (hormônios de estresse).

ETILENO:

1. Introdução:

- Único hormônio gasoso.
- Nos cultivos de manga e abacaxi, os fruticultores acendem fogueiras e a fumaça ajudava a iniciar e a sincronizar floração.
- 1864 → observaram que um gás usado para a iluminação pública provocava desfolhação de árvores.
- 1901 → determinou-se que o etileno era o componente ativo do gás de iluminação.
- 1924 → iniciou-se o uso do etileno como agente no amadurecimento de frutos.
- 1934 → ficou provado quimicamente que as plantas produzem etileno.

2. Produção:

Maior nível de produção em tecidos em senescência, nos frutos em amadurecimento, nas gemas dormentes, durante a abscisão, nas flores após a polinização e em órgãos feridos. Nas plântulas, o ápice dos brotos é importante local de produção.

3. Metabolismo:

O precursor é o aminoácido **metionina**.

4. Transporte:

Através de tecido vivo ou morto.

5. Papel Biológico:

5.1. Acelera amadurecimento de frutos: Frutos climatéricos, que são a maioria, têm aumento climatérico na respiração e produção do etileno, que leva ao amadurecimento. Os frutos não climatéricos, não têm aumento na respiração e na produção de etileno.

5.2. Abscisão: Etileno parece ser o regulador primário. Envolve a dissolução enzimática da parede celular, a enzima envolvida é uma celulase.

5.3. Epinastia: crescimento diferente.

5.4. Crescimento de plântulas: Pode diminuir a taxa de alongação de hastes e raízes.

5.5. Dormência de sementes e gemas: induz a quebra de dormência e germinação de sementes de cereais, tubérculos e bulbos.

5.6. Florescimento: normalmente inibe o florescimento; induz basicamente em manga e abacaxi.

5.7. Usos Comerciais: Um dos hormônios de plantas mais usado na agricultura.

ÁCIDO ABSCÍSICO:

1. Introdução:

↻ Identificado e caracterizado em 1963, quando se estudava os componentes responsáveis pela abscisão de frutos do algodão.

↻ Em 1967 chamaram o componente de ácido abscísico.

2. Estrutura:

É um **sesquiterpeno de 15 carbonos**. Sua estrutura é semelhante à porção terminal de alguns **carotenóides**, podendo ser produto da sua quebra.

3. Síntese:

↻ Ocorre em quase todas as células que contém cloroplastos ou amiloplastos.

↻ Caminho biossintético, através da via do **ácido mevalônico**. Há duas rotas, a direta ou a indireta.

↻ **Inativação** de ABA livre: por **oxidação** e também por **conjugação**.

4. Transporte:

Xilema e floema (mais abundante).

5. Efeitos Fisiológicos:

5.1. Induz a dormência de gemas e de sementes.

5.2. **Crescimento:** o crescimento de plântulas induzido por auxina, o ABA inibe.

5.3. **Estresse hídrico** → induz o **fechamento de estômatos, aumento do sistema radicular e diminuição do crescimento foliar.**

CAPÍTULO XI: GERMINAÇÃO E DORMÊNCIA

1- INTRODUÇÃO:

O que é germinação?

Corresponde a uma seqüência de eventos fisiológicos, influenciada por fatores externos e internos às sementes. Germinar é simplesmente sair do repouso e entrar em atividade metabólica. Conjunto de processos associados à fase inicial do desenvolvimento de uma estrutura reprodutiva, seja semente, esporo ou gema. Tradicionalmente, o termo é aplicado ao crescimento do embrião em sementes maduras de espermatófitas.

O que é germinação completa?

Fisiologicamente é quando parte do embrião (em geral a radícula) penetra e atravessa os tecidos que o envolvem.

2- ESTRUTURA DA SEMENTE:

➤ A união do gameta masculino com o gameta feminino forma o zigoto diplóide, que sofre muitas divisões celulares e forma o EMBRIÃO DA SEMENTE. Este é formado por um eixo embrionário com radícula (que normalmente é o primeiro órgão a emergir do tegumento), hipocótilo, plúmula e cotilédones (1, 2 ou muitos). Assim, da fecundação do óvulo surge a semente.

➤ O(s) tegumento(s) da semente tem origem materna, a partir dos tegumentos do óvulo.

➤ O endosperma é a reserva armazenada. Nas Angiospermas é resultado de fusão tripla (gameta masculino + núcleos polares). Nas Gimnospermas, a reserva tem origem materna. Contém amido, proteínas e lipídios. As sementes podem ter:

✓ **Endosperma persistente** vai ser o tecido de reserva para a semente madura, posteriormente é consumido pela plântula durante a germinação. Ex.: cereais.

✓ **Endosperma se degenera** a medida que o embrião amadurece, os cotilédones são principais órgãos de reserva. Ex.: leguminosas.

3- FASES DO DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE:

1- HISTODIFERENCIAÇÃO/EMBRIOGÊNESE → intensa divisão e diferenciação celular, formação dos tecidos que vão constituir o embrião e o endosperma. No final da fase há parada da atividade mitótica.

2- MATURAÇÃO → expansão celular e alocação de substâncias para os tecidos de reserva. Há aumento da matéria seca da semente em desenvolvimento. No final da fase, há máximo acúmulo de matéria seca e a maturidade fisiológica da semente.

3- DESSECAÇÃO → há aumento da taxa de desidratação e ruptura das conexões da semente com a planta-mãe. Diminui o metabolismo. No final da fase, a semente está em estágio ótimo para a colheita, beneficiamento e dispersão. É uma FASE IMPORTANTE para a semente adquirir plena capacidade de suportar níveis baixos de água nos seus tecidos, conservando sua germinabilidade.

4- O PROCESSO DE GERMINAÇÃO:

O produto final de desenvolvimento na planta-mãe será uma semente pronta para ser liberada no meio ambiente, em estado de quiescência ou dormência.

TIPOS DE SEMENTES:

- ✓ QUIESCENTE → semente está apta a germinar em condições ambientais favoráveis.
- ✓ DORMENTE → semente precisa de um estímulo ambiental específico para adquirir capacidade germinativa. Provavelmente o ABA seja um dos fatores de manutenção da dormência.

Envolve reações catabólicas e anabólicas. Semente desenvolvida, apta para germinar, passa por 3 etapas principais:

1º) Embebição da Semente:

É um processo físico. Os tecidos que envolvem o embrião devem ser permeáveis à água. Durante a embebição há entrada da água e rehidratação, para reiniciar a divisão celular. Há inchamento da semente e esta sofre uma pressão de embebição, com isso ocorre ruptura do tegumento e a emergência do embrião.

2º) Reativação do Metabolismo da Semente:

- Há aumento da respiração para produção de energia.
- Produção de giberelinas, que induzem a síntese de enzimas hidrolíticas (lípsases, α -amilases, β -glucanases, proteases e ribonucleases), estas quebram polímeros, que são a maior parte da reserva da semente.
- Reativação de organelas e macromoléculas preexistentes para retomada da divisão e alongamento celular.

3º) Utilização das reservas:

Quando todos os sistemas preexistentes estão em operação, há produção de novas organelas, proteínas estruturais e enzimas. Quando a parte aérea é verde e fotossintetizante e raízes absorvem nutrientes do solo, a planta se torna independente das reservas da planta-mãe.

5- TIPOS DE GERMINAÇÃO:

- EPÍGEA.
- HIPÓGEA.

6- FATORES QUE AFETAM A GERMINAÇÃO:

➤ **Longevidade das sementes:** é o tempo durante o qual a semente conserva sua viabilidade. **Viabilidade:** capacidade de uma semente reter seu potencial germinativo.

➤ **Água:** a absorção de água pela semente é controlada pela:

- Permeabilidade do tegumento.
- Disponibilidade de água.
- Composição química das reservas.

➤ **Gases:** importante na germinação e no desenvolvimento, a presença de O_2 para a respiração das reservas e produção de energia.

➤ **Temperatura:** nas espécies tropicais a temperatura ótima está entre 15 e 30°C.

➤ **Luz:** é importante o fotoperíodo (fitocromo) e a qualidade da luz.

Classificação das sementes quanto à resposta à luz:

- fotoblásticas positivas (embaúba, alface)
- fotoblásticas negativas (mamona)
- fotoblásticas neutras (feijão)

➤ **Nutrição mineral.**

➤ **Morfologia da semente:** tegumento, tamanho, desempenho germinativo.

7- DORMÊNCIA:

A dormência induz um atraso temporal na germinação.

7.1. VANTAGENS:

- Fornece maior tempo para a dispersão da semente.
- Aumenta a sobrevivência das plântulas em condições desfavoráveis.

7.2. SEMENTES PODEM TER:

- ✓ **Dormência primária:** quando as sementes são liberadas da planta-mãe em estado dormente. A dormência já está instalada na semente ao final da maturação.
- ✓ **Dormência secundária:** quando as sementes são liberadas em estado não dormente, mas em condições desfavoráveis para a germinação, tornam-se dormentes.

7.3. TIPOS DE DORMÊNCIA:

- Dormência exógena ou extra-embriônica (quando está associada aos tecidos adjacentes ao embrião ou à semente):
 - Impedimento da absorção da água (impermeabilidade);
 - Restrição mecânica;
 - Interferência com as trocas gasosas;
 - Retenção de inibidores;
 - Produção de inibidores;

Quebra da dormência: escarificação (mecânica, química e com água), isolamento do embrião.

- Dormência embriônica ou endógena (os fatores de restrição da germinação estão associados ao embrião):
 - Intrínseca do embrião. Pode ser devido a presença de inibidores (ABA) ou ausência de promotores do crescimento (GA).
 - Imaturidade do embrião.

Quebra da dormência: imersão em água, estratificação (temperatura crítica), despoldamento.

7.4. FATORES QUE CONTROLAM A LIBERAÇÃO DA DORMÊNCIA:

- Pós-maturação
- Vernalização.
- Luz.

CAPÍTULO XII: CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

1. INTRODUÇÃO:

ZIGOTO (célula simples) → crescimento, desenvolvimento, diferenciação, morfogênese → organismo adulto multicelular.

CRESCIMENTO: aumento em tamanho. Internamente ocorre divisão e alongamento celular, que são componentes fundamentais do crescimento. Mudanças quantitativas.

DESENVOLVIMENTO: crescimento associado a mudanças de forma na planta (Diferenciação e Morfogênese)

MORFOGÊNESE: desenvolvimento da forma das células e órgãos.

DIFERENCIAÇÃO: alterações bioquímicas e estruturais das células para desenvolver funções especializadas. Células, tecidos e órgãos se diferenciam a medida que crescem.

2. CARACTERÍSTICAS DO CRESCIMENTO:

- **CRESCIMENTO PRIMÁRIO:** em ápices de brotos e raízes e em apêndices laterais (folhas e gemas). Na maioria das plantas significa **CRESCIMENTO NO COMPRIMENTO**. É de responsabilidade do **MERISTEMA APICAL** (1^{ário}).
- **CRESCIMENTO SECUNDÁRIO:** aumento no **DIÂMETRO** de hastes e raízes. É de responsabilidade dos **MERISTEMAS LATERAIS** (2^{ários}), que levam ao aumento no crescimento secundário. Tipos de meristema lateral: Câmbio vascular e felogênio.

3. CONDIÇÕES PARA O CRESCIMENTO:

ENDÓGENAS:

DO MEIO AMBIENTE:

4. PASSOS DO CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO CELULAR:

As diferentes formas vegetais existentes são explicadas por três eventos que ocorrem ao nível celular:

- 1º. **DIVISÃO CELULAR;**
- 2º. **EXPANSÃO CELULAR;**
- 3º. **DIFERENCIAÇÃO CELULAR.**

4.1. O CICLO CELULAR (divisão nuclear):

Divisão nuclear → interfase/mitose.
Formação de nova parede celular.

4.2. CRESCIMENTO CELULAR EM VOLUME:

Há entrada de água na célula, síntese de novos materiais da membrana e da parede celular, ou seja, expansão celular.

4.3. MORFOGÊNESE: DIFERENCIAÇÃO E TOTIPOTÊNCIA:

- Diferenciação → Desdiferenciação.
- Totipotência.

5. MEDIDA DO CRESCIMENTO VEGETAL:

1. Aumento de tamanho por aumento volume → medida da expansão em 1 ou 2 direções (comprimento, diâmetro, área).
2. Aumento de tamanho por aumento de protoplasma.
3. Aumento do tamanho por multiplicação celular.
4. Aumento de tamanho por aumento na massa → medida de peso fresco ou peso seco da planta ou de órgãos da planta.
5. Dosagem de determinada substância.

6. CINÉTICA DO CRESCIMENTO:

As medidas de tamanho ou peso de um organismo x tempo dão uma **curva de crescimento**.

Curva de crescimento na forma de S – SIGMÓIDE. Fases:

1. FASE LOGARÍTMICA
2. FASE LINEAR
3. FASE DE SENESCÊNCIA.

7. MORFOGÊNESE: JUVENILIDADE

- O que é?
- Heterofilia.
- Problema!

CAPÍTULO XIII: CRESCIMENTO REPRODUTIVO

É um conjunto de processos e fenômenos que se refere à formação de flores, frutos e sementes. Principais acontecimentos: iniciação dos primórdios florais, desenvolvimento das peças florais, dos grãos de pólen, do saco embrionário, polinização, formação dos gametas masculinos, crescimento do tubo polínico, fecundação, fusão tripla, desenvolvimento do embrião, do endosperma, da semente e do fruto. As 2 fases principais são a FLORAÇÃO e a FRUTIFICAÇÃO.

FLORAÇÃO, FOTOPERÍODO E FITOCROMO:

FLORAÇÃO:

✓ **CONCEITO:** A floração representa o término do ciclo de vida nas plantas anuais ou bianuais e nas perenes marca o final de mais um ciclo de crescimento.

✓ **CLASSIFICAÇÃO DAS PLANTAS:**

- Planta hermafrodita.
- Planta monóica.
- Planta dióica.
- Planta poligâmica.

✓ **FASES DO DESENVOLVIMENTO DO VEGETAL:**

1. Fase juvenil.
2. Fase adulta vegetativa.
3. Fase adulta reprodutiva.

Nas plantas, a mudança de fase é centralizada numa única região, o **meristema apical do caule**. Em condições ambientais favoráveis, o meristema apical do caule adquire **MATURAÇÃO PARA FLORIR**, sofre mudanças nas suas características e forma o **MERISTEMA DE REPRODUÇÃO**.

Quando o meristema apical pára de produzir folhas fotossintetizantes e inicia a organização de uma inflorescência ou flor, sofre grandes modificações morfológicas. Estas modificações pelo menos estão, em parte, relacionadas com a interrupção do crescimento indeterminado, característico do estágio vegetativo. Tendo em vista as diferenças morfológicas e funcionais entre as várias peças florais, conclui-se que uma série sucessiva de condições fisiológicas adequadas estão provavelmente envolvidas na diferenciação de uma flor. Esta suposição recebe apoio de experimentos feitos em primórdios florais. Estes experimentos, realizados em diferentes etapas de desenvolvimento, revelaram que o meristema perde sucessivamente sua capacidade de produzir as diferentes peças florais à medida que o primórdio seccionado envelhece.

A transição de uma fase para outra é chamada mudança de fase. A distinção entre as fases vegetativas jovem e o adulto é que a primeira não tem capacidade de formar estruturas de reprodução: flores em angiospermas, cones em gimnospermas. A capacidade reprodutiva do meristema apical e das gemas axilares é chamada competência. Porém, a competência da fase adulta (isto é, a floração) freqüentemente depende de sinais ambientais e substâncias específicas. A transição de jovem para adulto muitas vezes é acompanhada de mudanças nas características vegetativas, como a morfologia da folha, filotaxia, capacidade de enraizamento e retenção das folhas em plantas decíduas. Tais mudanças são mais evidentes em plantas perenes lenhosas. Por outro lado, a transição da fase adulta vegetativa para a reprodutiva, está associada a profundas mudanças nos padrões de morfogênese e de diferenciação celular, do ápice meristemático caulinar, ou das gemas axilares próximas a ele.

A modificação morfológica, muitas vezes observada durante o início do estágio reprodutivo, é um rápido alongamento do eixo, acompanhado de ampliação da largura e achatamento do ápice. O eixo alongado dá nascimento a uma flor isolada ou, mais frequentemente, a uma inflorescência. Durante o desenvolvimento de uma flor, a área do meristema apical diminui gradualmente, a medida que as sucessivas partes florais aparecem. Em algumas flores, pequenas quantidades do meristema apical permanecem após o início da formação dos carpelos, não sendo, porém, ativas. Em outras, os carpelos ou os óvulos parecem originar-se da porção terminal do meristema apical.

✓ **FASES DA FLORAÇÃO:**

1. Indução da floração:

O estímulo indutor resulta de fatores endógenos e ambientais. Quando as condições ambientais são favoráveis, o meristema apical adquire maturação para florir. Nas primeiras fases da transformação ocorrem modificações fisiológicas, surgem os primórdios de inflorescência.

Fatores ambientais que afetam:

Para a floração, as plantas podem apresentar: **respostas qualitativas/obrigatórias** (há necessidade absoluta de um ou mais fatores ambientais para que o processo ocorra) e **respostas quantitativas/facultativas** (floração é promovida pelo fator, mas pode ocorrer na ausência dele). Os fatores principais são:

Luz (efeito do comprimento do dia).

Temperatura (vernalização).

Umidade.

Fatores endógenos:

Nutrição.

Açúcares.

Hormônios vegetais.

2. Evocação floral:

Após a indução floral, os eventos que acontecem no meristema vegetativo resultam na **formação de flores**. Indica o momento que o meristema se reorganiza para produzir flores. Ocorre a diferenciação morfológica e funcional de todas as células do meristema. As células atingem um ponto sem retorno no programa de desenvolvimento, comprometendo-se em definitivo com a formação de flores. O meristema é competente à floração.

3. Desenvolvimento floral:

Com o meristema vegetativo determinado para a floração, estabelece-se um novo programa de desenvolvimento que culmina com a **expressão floral** (início da diferenciação do primórdio floral). A produção de elementos florais se dá em número e posição precisos, formando os VERTICILLOS, que são anéis concêntricos em volta do meristema. Os meristemas florais são determinados, ou seja, cessam a atividade meristemática após a produção do último elemento floral.

FATORES QUE INFLUENCIAM O CRESCIMENTO DOS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS:

Interações entre genética e fatores ambientais

1. Radiação solar.
2. Duração do período luminoso-FOTOPERÍODO.
3. Temperatura.
4. Hormônios e nutrientes.
5. Água.

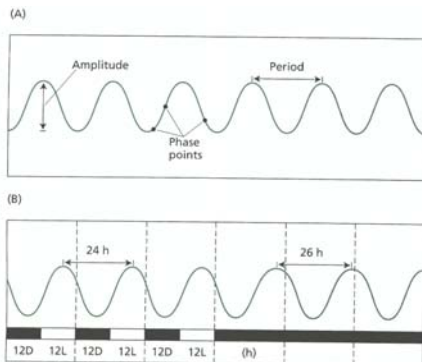
O FOTOPERÍODO:

O RITMO CIRCADIANO:

Os organismos estão normalmente sujeitos a ciclos diários de luz e escuro, exibindo comportamento cíclico associado com tais alterações. Exemplos destes ritmos incluem movimento de folhas e pétalas, abertura e fechamento dos estômatos, capacidade fotossintética, taxa respiratória. Nos ritmos circadianos, a operação de um regulador endógeno gera uma resposta que irá acontecer em um momento particular. Em condições naturais, este oscilador endógeno é sincronizado com um período verdadeiro de 24 horas por sinais ambientais, os mais importantes dos quais são as transições luz – escuro ao entardecer e escuro – luz ao amanhecer. Quer dizer, os ritmos são gerados internamente, mas normalmente necessitam de um sinal ambiental (por exemplo, a exposição à luz ou a mudança de temperatura) para iniciarem sua expressão. Ritmos circadianos são fenômenos cíclicos definidos por 3 parâmetros: o período, a fase e a amplitude.

A capacidade de um organismo em detectar o comprimento do dia torna possível um evento ocorrer em determinado momento do ano, permitindo respostas sazonais. Como foi dito anteriormente, o relógio circadiano permite o organismo determinar o tempo do dia no qual um evento particular acontece. O **FOTOPERÍODO**, ou a habilidade de um organismo perceber a duração do dia, torna isso possível permitindo uma resposta sazonal. Ritmos circadianos e fotoperiodismo possuem a propriedade comum de responder a ciclos de luz e escuro. No reino animal, a duração do dia controla muitas atividades sazonais, como hibernação e reprodução. As respostas das plantas em relação à duração do dia são numerosas, inclusive a iniciação floral, reprodução assexuada, a formação de órgãos de armazenamento, a dormência e a senescência. Talvez todas as respostas ao fotoperíodo utilizem o mesmo fotorreceptor, com vias de transdução que regulam respostas diferentes. Os estudos fisiológicos

mostraram que (1) a duração da noite é mais importante que a duração do dia para a resposta; (2) um ritmo circadiano é parte do mecanismo fotoperiódico; (3) o fitocromo é o fotorreceptor para muitos fenômenos fotoperiódicos e (4) que o receptor azul claro e o criptocromo também parecem estar envolvidos.



Típico ritmo circadiano. O **período** é o tempo entre um ponto e sua repetição; a **fase** é qualquer ponto no ciclo que se repete; e a **amplitude** é a distância entre o pico e a base.

O ritmo circadiano extraído de um ciclo de 24 horas de luz-escuro

Figura - Ritmos circadianos

CLASSIFICAÇÃO DAS PLANTAS:

As plantas podem ser classificadas pelas respostas fotoperiódicas. Muitas espécies de plantas florescem durante os dias longos do verão. Por muitos anos, os fisiologistas vegetais acreditaram que a correlação entre dias longos e florescimento era uma consequência do acúmulo de produtos da fotossíntese, durante os dias longos. A classificação de plantas de acordo com as respostas ao fotoperíodo normalmente é feita em base no florescimento, embora outros aspectos possam ser afetados. As categorias de resposta ao fotoperíodo são:

Plantas de dias curtos (PDC) → a floração somente acontece em dias curtos ou é acelerada por dias curtos.

Plantas de dias longos (PDL) → a floração somente acontece em dias longos ou é acelerada por dias longos.

Plantas neutras (PDN) → indiferentes ao fotoperíodo.

Algumas plantas têm exigências de duração de dia mais especializadas. O **FOTOPERÍODO CRÍTICO** varia amplamente entre as espécies. Sabe-se que as plantas monitoram o fotoperíodo pelo comprimento da noite, sendo que o centro da reação fotoperiódica está localizado nas folhas. Estas sintetizam um **ESTÍMULO FLORAL** (provavelmente um hormônio), chamado FLORÍGENO, que é transportado para o tecido responsivo, que vai ativar genes do florescimento. A partir daí, há a indução floral, o desenvolvimento inicial das flores e a formação da flor.

FOTOMORFOGÊNESE:

FITOCROMO:

Introdução:

✓ **Fotomorfogênese** → é o processo pelo qual a luz regula o desenvolvimento das plantas. Dentre os pigmentos que podem promover respostas fotomorfogênicas nas plantas os mais importantes absorvem luz **vermelha** e **azul** e são os **fotorreceptores**.

✓ Plântulas que crescem no escuro → **estioladas**. Têm características especiais.

✓ **FOTORRECEPTORES** são importantes porque a percepção do sinal luminoso requer que a luz seja absorvida e torne-se **fotoquimicamente ativa**. Os **Fotorreceptores** são: fitocromos, criptocromos, fitotropinas.

✓ **LUZ** é o sinal ambiental que, ao ser percebido, desencadeia mudanças no metabolismo e desenvolvimento das plantas.

✓ **FITOCROMO** → é o pigmento proteico que absorve luz mais fortemente nas regiões do vermelho e do vermelho-distante e também na região do azul.

✓ As primeiras evidências sobre o papel do fitocromo surgiram na década de 30, em função das respostas morfológicas induzidas pela luz vermelha, especialmente sobre a germinação.

Propriedades do fitocromo:

✓ O fitocromo é um dímero composto por 2 polipeptídeos equivalentes: 1 molécula de pigmento que absorve luz (**cromóforo – fitocromobilina**) e 1 cadeia polipeptídica (**apoproteína**), formando uma estrutura chamada **holoproteína**.

- ✓ Há interconversão entre as formas Fv (absorve vermelho-660nm) e Fve (absorve vermelho distante-730nm):

Fv →→→ vermelho → Fve →→→ vermelho distante → Fv
↓
Respostas fisiológicas

- ✓ **Fve** é a forma fisiologicamente ativa do fitocromo. Mas sua resposta não está quantitativamente relacionada a quantidade absoluta de Fve, mas sim com a razão Fve/Fv ou entre Fve e a quantidade total de fitocromo.

Características das respostas das plantas induzidas por fitocromos:

- ✓ As respostas podem ser:

- **eventos bioquímicos rápidos** → movimentos reversíveis das organelas ou alterações reversíveis de volume nas células.

- **mudanças morfológicas lentas** (genéticas) → movimentos e crescimento.

Funções ecológicas:

- ✓ **Evitação da sombra** → o fitocromo permite às plantas perceber sombreamento por outras plantas e alongar o caule.
- ✓ **Ritmos circadianos** → a luz é um forte modulador de ritmos, é a sincronização do relógio biológico.
- ✓ **Regula o movimento de fechamento das folhas** → folhas/folículos abrem-se, ou seja, estendem-se horizontalmente, durante o dia e fecham (dobram-se verticalmente) à noite. Ocorre em muitas leguminosas (mimosa).
- ✓ **Controle da germinação de sementes fotoblásticas positivas.**
- ✓ **Desestiolamento de plântulas recém germinadas.**
- ✓ **Modulação do crescimento e da forma de plantas iluminadas.**
- ✓ **Percepção fotoperiódica** → pode desencadear o início da fase reprodutiva, de dormência ou da formação de reservas.

FRUTIFICAÇÃO:

FRUTO: formado pelos ovários maduros com ou sem sementes. Em frutos secos, a semente é que interessa. O desenvolvimento do fruto ocorre no período compreendido entre o final da floração e a senescência e tem duração variável entre 70-80 dias (cerejas, damascos) e 250 dias (maçãs e pêras tardias). O crescimento potencial dos frutos está claramente determinado por fatores genéticos. Eles têm, então, grande influência sobre a velocidade de crescimento, o tamanho final e a forma do fruto. A variação no tamanho final dos frutos, dentro de uma mesma espécie, provém de diferenças no número de células do ovário antes da antese ou, como ocorre no morango, da variação no número de ovários.

FUNÇÃO EVOLUTIVA DOS FRUTOS: dispersar as sementes, atraindo pássaros, insetos e animais.

Distinguem-se 4 grandes períodos:

- FRUTIFICAÇÃO EFETIVA.
- CRESCIMENTO ATIVO.
- MATURAÇÃO: mudança de cor e diferenciação de odor e sabor.
- SENESCÊNCIA: envelhecimento e murchamento.

1- FRUTIFICAÇÃO EFETIVA:

Esta etapa assinala o início do crescimento. Após a fecundação, o ovário transforma-se em fruto e os óvulos em sementes. Fatores que afetam esta fase:

- **HORMONAIAS:** após a antese, a polinização é o estímulo para desencadear o crescimento do fruto, sendo que muitos trabalhos têm mostrado que há hormônios vegetais presentes no pólen e que afetam este processo (auxinas e giberelinas). Uma hipótese sugere que os hormônios podem dirigir o fluxo de nutrientes para os tecidos dos frutos. Depois da polinização, o fator fundamental no desenvolvimento do fruto é a presença de sementes. Já se comprovou que há proporcionalidade entre o tamanho do fruto e o número de sementes (exemplos: pimenta, tomate, maçã, kiwi), e a existência de deformações nas regiões do fruto onde não há sementes. Os efeitos benéficos das sementes sobre o crescimento dos frutos são devidos a maior quantidade de substâncias de crescimento que estas contêm, em comparação com os tecidos que as rodeiam.

-**NUTRICIONAIS:** a formação dos frutos demanda grande quantidade de nutrientes que se originam das reservas da planta-mãe.

Esta etapa, se não ocorrer fecundação, recebe o nome de APOMIXIA e se divide em:

a) **PARTENOCARPIA:** é comum a existência de variedades de plantas onde uma grande porcentagem ou a totalidade de seus frutos não contêm sementes. Pode ser:

ESTIMULATIVA: ocorre polinização, mas não há fecundação. O ovário desenvolve-se, pois há estímulos produzidos em seus tecidos, pelo grão de pólen, ou pelo início do desenvolvimento do tubo polínico. Ocorre em algumas variedades de videira.

VEGETATIVA: não há estímulo à polinização, porém, há formação do fruto. Os óvulos se degeneram e desaparecem. Característico do caqui e algumas variedades de maçã. As duas são de origem genética.

ACIDENTAL: causada por fatores climáticos, especialmente temperaturas muito baixas ou elevadas durante esta fase.

INDUZIDA: promovida pela aplicação de reguladores de crescimento. Aplicando-se altas concentrações de GAs em cerejeira consegue-se alta porcentagem de frutos partenocárpicos.

b) **POLIEMBRIONIA:** é freqüente em algumas espécies a presença, junto dos embriões normais, dos nucelares (vêm do nucelo e reproduzem identicamente a planta-mãe, sem que haja processo sexual). Ocorre nos frutos cítricos. Dos vários embriões encontrados nas sementes, somente um é de origem sexual.

2- CRESCIMENTO ATIVO:

O crescimento do fruto é o resultado da soma de divisão e alongamento celular. A divisão celular começa na primeira fase e dura cerca de 10-30 dias. Durante este período, o fruto alcança quase o número total de células que vai ter no final, mas aumenta muito pouco seu tamanho. Terminada a divisão, água e fotossintatos começam a acumular-se nas células, aumentando volume e peso. A duração desta fase é muito variável, 30-90 dias. Alguns frutos completam sua fase de expansão mais rápido que outros e maturam 20-30 dias após a antese (melão, morango, pepino), outros, demoram muito mais. Por exemplo, os frutos cítricos levam 200-400 dias para completar o crescimento. A maior parte do crescimento de um fruto se deve à expansão celular. Após o alongamento, o fruto entra em processo de maturação fisiológica.

➤ **ANTESE:** é quando as partes florais encontram-se num gomo floral e aparece a flor aberta.

Fatores que influenciam o crescimento do fruto:

- **AMBIENTAIS:** como a ÁGUA é o componente principal dos frutos (50-90% na maturidade), sua falta, na fase de alongamento e maturação, pode provocar redução do tamanho, desidratação, murchamento e queda dos frutos. Também é o veículo de transporte dos nutrientes minerais, dos quais o NITROGÊNIO é o que mais afeta o crescimento. Além disso, o acúmulo de COMPOSTOS DE CARBONO no fruto, para seu crescimento e armazenamento, depende das reservas da planta e da fotossíntese. Em relação à fotossíntese, já se observou que se o número de folhas/fruto é baixo, estes atingem tamanho pequeno e são pobres em açúcares. TEMPERATURAS medianas a altas encurtam o ciclo e adiantam a maturação. Sabe-se que, à medida que a temperatura aumenta, aumenta a velocidade da maioria dos processos biológicos, até alcançar um ponto ótimo, variável para cada processo em particular. Outra observação já feita é que as taxas de crescimento dos frutos são maiores à noite, pois, durante o dia, a transpiração elevada limita o crescimento.

- **HORMONAIAS:** auxinas e citocininas presentes nas sementes dos frutos jovens são as responsáveis pela regulação da divisão celular. Posteriormente, as auxinas também irão regular o alongamento das células e por isso, são responsáveis pelo aumento do tamanho.

Com poucas exceções, o crescimento dos frutos desde a antese até que alcancem a maturidade, descreve uma curva tipo sigmóide (tomate) (Figura 1) ou duplo sigmóide (pêssego, morango) (Figura 2). Neste último tipo, duas fases de rápido crescimento estão separadas por um intervalo (fase intermediária) de crescimento lento ou nulo, de duração variável. Em algumas espécies, a fase inicial de crescimento corresponde a uma abundante divisão celular no mesocarpo, na segunda fase (período de lento crescimento), o embrião e o endosperma se desenvolvem e na terceira, ocorre a alongação das células do mesocarpo.

Crescimento do fruto

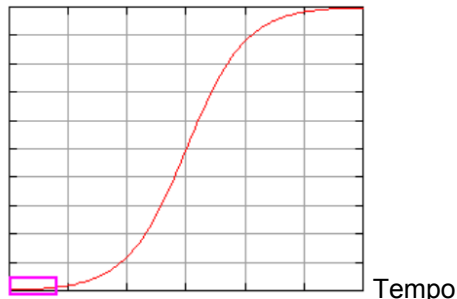


FIGURA 1: Curva de crescimento do fruto de tomate, mostrando o tipo sigmóide.

A importação e o processamento do carbono podem necessitar grande quantidade de energia, que, em combinação com a alongação celular, trazem um grande custo respiratório para o fruto. Mesmo aqueles frutos que fazem fotossíntese, não conseguem usar o carbono assimilado para incremento de matéria seca, esta serve apenas para recuperar parte do carbono respirado.

Em muitos frutos, o carbono se transforma, a partir da sacarose, em outros compostos de armazenamento que podem ser modificados durante a maturação. Alguns frutos, como tomate e maçã, acumulam grande quantidade de amido durante as primeiras etapas do desenvolvimento. Outros, como uva e pêssego, armazenam somente açúcares.



FIGURA 2: Curva de crescimento do fruto de pêssego, mostrando o tipo duplo sigmóide.

3- MATURAÇÃO:

Representa a seqüência de mudanças físico-químicas que ocorrem no fruto e que determinam que este apresente uma cor, sabor e textura que lhe tornam apto para o consumo ou dispersão.

Em muitos frutos, o início da maturação não é observado claramente. Alguns frutos só amadurecem quando separados da planta (exemplo: abacate). Há algumas hipóteses sobre o porquê dos frutos iniciarem a maturação:

1. Diminui a concentração de um inibidor hipotético da maturação.
2. Esgota-se um provável promotor interno do crescimento.
3. É um processo "programado" geneticamente.

O que se observa na maioria dos frutos e que está associado à sua maturação:

- mudança de cor: pela perda da clorofila e síntese de novos pigmentos.
- mudança de sabor: inclui variação na acidez, adstringência e doçura.
- mudança de textura, consistência e aparecimento da camada de abscisão.

Tipos de maturação:

- Maturação de consumo ou gustativa: fruto alcança suas melhores características organolépticas e está apto ao consumo direto. Depende do gosto do consumidor.
- Maturação fisiológica: corresponde ao momento em que as sementes estão suficientemente desenvolvidas para serem viáveis e germinarem.

Mudanças que ocorrem durante a maturação:

TEXTURA: Durante a maturação observa-se a perda da consistência dos frutos, devido ao acúmulo de água e ao enfraquecimento das paredes celulares. A perda da consistência ocorre em épocas diferentes, dependendo do fruto: no abacate, somente após a sua separação da planta-mãe. Na uva, várias semanas antes da maturação.

SABOR: O fotoassimilado que chega aos frutos via floema é principalmente a sacarose. A maior parte da sacarose é transformada em amido, forma normal de armazenamento. Durante a maturação do fruto, estes processos se invertem e há a formação de açúcares a partir do amido e também de gorduras. Os principais açúcares presentes no suco celular dos frutos são a frutose, a sacarose e a glicose. A frutose é mais doce que a sacarose e esta é mais doce que a glicose. Assim, frutos com o mesmo conteúdo de açúcares totais podem ser mais ou menos doces em função da porcentagem relativa de açúcares que contenham. Os ácidos orgânicos diminuem durante a maturação, mas ainda estão presentes no fruto maduro. Eles são importantes em relação ao sabor dos frutos, determinando a acidez ou “amargor” e têm efeito indireto na percepção da doçura. Estes ácidos são usados na respiração, por isso, fatores que afetam a respiração alteram sua concentração em frutos maduros.

AROMA: As alterações do aroma dos frutos se devem a presença de compostos voláteis aromáticos, como ésteres, álcoois, aldeídos e cetonas, que se desenvolvem durante a maturação, assim como uma série de hidrocarbonetos.

COR: As mudanças na cor dos frutos ocorrem devido à síntese de pigmentos que serão mais ou menos desejáveis, dependendo do fruto. Os mais importantes são os carotenóides, as antocianinas e as clorofilas. Os carotenóides concentram-se no epicarpo dos frutos e são responsáveis pelas cores amarelo e laranja, desejáveis no pêssego e na laranja. As antocianinas são responsáveis pelo vermelho, desejáveis em maçãs, cerejas e morangos. As clorofilas são normalmente desejáveis em hortaliças, não em frutos. Durante a maturação elas desaparecem progressivamente, sendo substituídas por outros pigmentos.

OUTRAS SUBSTÂNCIAS ORGÂNICAS: Os LIPÍDEOS, que são acumulados nas membranas mais externas da epiderme, formando a cutícula, têm papel importante no controle da respiração e na proteção do fruto contra as adversidades climáticas e parasitárias.

Fatores que afetam a maturação:

ETILENO

Não se sabe muito bem como este hormônio atua, mas é chamado de “hormônio da maturação”. O etileno é produzido por todos os frutos na maturação, mas nos frutos climatéricos esta produção é consideravelmente maior. A aplicação do etileno na fase pré-climatérica inicia a maturação de frutos climatéricos. A temperatura afeta a produção de etileno pelos frutos, sendo esta mais baixa sob baixas temperaturas. A produção do etileno também é estimulada por danos mecânicos ou por patógenos.

OUTROS HORMÔNIOS:

As AUXINAS atrasam a maturação. Seu efeito parece ser duplo e contraditório, enquanto estimulam a síntese do etileno, atuam como protetoras dos tecidos das plantas, tornando-as insensíveis ao etileno.

As CITOCININAS parecem atuar como retardantes da senescência do epicarpo. Quando são aplicadas, pode-se conseguir uma maturação normal do interior do fruto, conservando a “pele jovem”.

As GIBBERELINAS atuam atrasando a perda da clorofila e o acúmulo de carotenóides do epicarpo.

O ÁCIDO ABSCÍSSICO provoca senescência em frutos climatéricos e também acelera a maturação.

OUTROS FATORES: Há fatores da própria planta que afetam a sua maturação, havendo diferenças entre as diversas variedades e dependendo da idade da planta. Além destes, o tipo de solo, o clima e as práticas culturais também afetam.

RESPIRAÇÃO DOS FRUTOS:

Todos os frutos respiram, não só na fase de desenvolvimento (divisão e alongação celular), mas também durante a maturação e senescência e mesmo depois de colhidos. Durante o desenvolvimento, os produtos da fotossíntese são translocados às células do fruto, onde ocorrem processos metabólicos que os transformam em carboidratos, proteínas e gorduras. Para que estes processos ocorram é necessária energia química, obtida pela respiração. Uma vez o fruto colhido, a respiração continua independente da atividade fotossintética, utilizando os substratos acumulados durante o desenvolvimento e maturação.

A respiração é representada por: $(\text{CH}_2\text{O})_6 + 6 \text{O}_2 \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} + \text{energia}$

O ÍNDICE RESPIRATÓRIO (IR) representa o volume de CO_2 desprendido na respiração do fruto, por unidade de peso fresco e de tempo, a uma temperatura constante. Na Figura 3 é representada a evolução do IR ao longo da vida de um fruto. O IR diminui constantemente, até um momento a partir do qual começa a crescer de novo até marcar um máximo relativo. A este último período se denomina CLIMATÉRIO. O final do climatério marca o começo da SENESCÊNCIA do fruto.

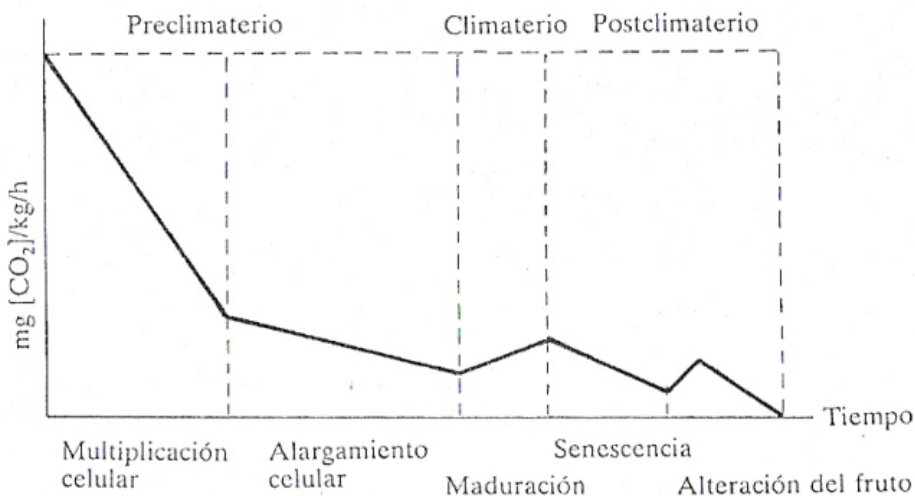


FIGURA 3: Curva respiratória dos frutos.

Padrões respiratórios:

De acordo com o desenvolvimento da curva respiratória dos frutos, podem ser diferenciados dois tipos de comportamentos:

a) **FRUTOS CLIMATÉRICOS:** são aqueles nos quais se produz um aumento da respiração durante o processo de maturação. O aumento da taxa respiratória no climatério é atribuído a um aumento na concentração de etileno endógeno e pode também estar associado ao aumento na concentração de hexoses fosforiladas (frutose 1,6-bifosfato) com conseqüente aumento no ciclo glicolítico. A maioria dos frutos são climatéricos. Exemplos: maçã, pêra, banana, pêssego, abacate, kiwi, manga, figo, caqui, ameixa, damasco. Nestes frutos a maturação comercial coincide com o aumento da taxa respiratória. E a maturação plena, quase sempre, coincide com o máximo climatérico. Os frutos devem ser colhidos no momento em que tenham capacidade para adquirir a maturação plena posterior. Este momento coincide com o final do pré-climatério.

b) **FRUTOS NÃO CLIMATÉRICOS:** são aqueles que não apresentam um aumento na taxa respiratória durante o processo de maturação. São eles: azeitona, cereja, morango, limão, laranja, tangerina, uva. A colheita destes frutos deve acontecer em estado ótimo de consumo, uma vez que sua maturação não acontece depois de separados da planta-mãe. Ao contrário dos climatéricos, estes não contêm amido e não apresentam modificações fisiológicas importantes após a colheita (Figura 4).

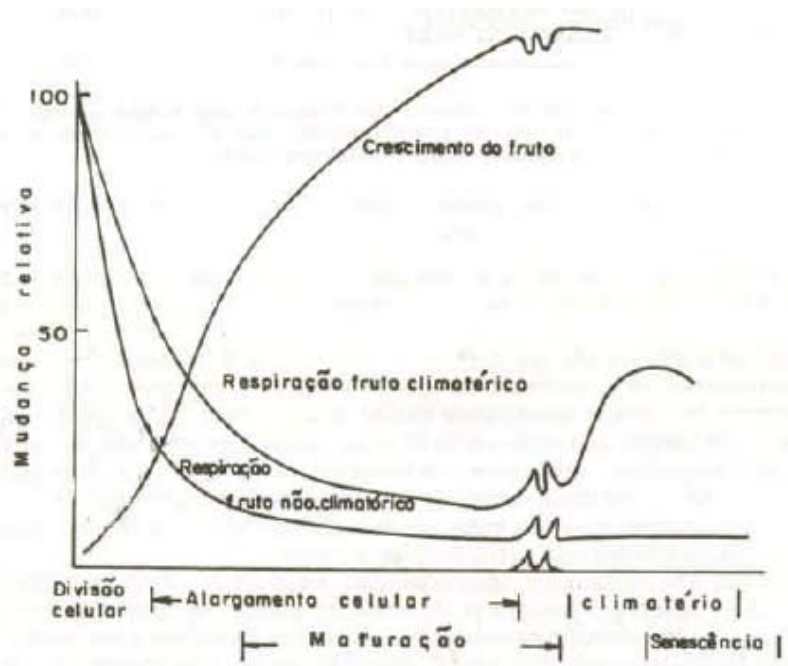


FIGURA 4: Curva de maturação dos frutos.

SENESCÊNCIA:

Em plantas de floração anual, a senescência das folhas está coordenada com a mobilização de nutrientes e carboidratos para as sementes em desenvolvimento. Ela constitui parte do programa de desenvolvimento de uma planta. Uma rápida senescência e abscisão das flores polinizadas, até que seja máximo o potencial para formar sementes viáveis, é essencial para a disseminação de muitos frutos e sementes. Muitas coníferas, apesar da quantidade de anos que vivem, usam constantemente os processos de abscisão e senescência. A morte dos elementos traqueais do xilema é essencial para assegurar o fluxo da água e a formação do lenho. Por outro lado, ainda que as folhas possam viver anos, renovam-se por processos coordenados de senescência e abscisão, quando já não trazem benefícios para a planta. No outono, as folhas das árvores decíduas modificam sua coloração, antes de caírem. Elas mudam de cor porque as alterações no comprimento do dia e as temperaturas baixas desencadeiam processos de desenvolvimento que levam à senescência e à morte foliar.

A senescência é diferente da necrose, embora ambas levem à morte: a **necrose** é a morte provocada por dano físico, venenos ou outra lesão externa, é a morte devido a um trauma. A **senescência**, ao contrário, é um processo de desenvolvimento normal, dependente de energia, controlado pelo próprio programa genético da planta. As folhas são geneticamente programadas para morrer e sua senescência pode ser iniciada por fatores ambientais. É claro, então, que todas as partes da planta envelhecem, só o momento em que isto ocorre depende do órgão e do tecido. A senescência incide sobre aquelas partes da planta não mais necessárias, assim, pode afetar todos os órgãos da planta.

A morte de parte de uma planta ou de suas células implica uma série de processos bioquímicos, metabólicos e estruturais, cuidadosamente controlados, tanto como os outros processos de crescimento e desenvolvimento. A senescência recupera uma porção de recursos valiosos que a planta investiu na formação do órgão. Durante a senescência, enzimas hidrolíticas decompõem muitas proteínas, carboidratos e ácidos nucleicos. Os açúcares, nucleosídeos e aminoácidos formados são, então, transportados de volta para a planta via floema, onde serão reutilizados em processos de síntese. Muitos minerais também são transportados para fora dos órgãos senescentes e retornam para o corpo principal da planta.

A senescência de órgãos vegetais frequentemente está associada à **abscisão**, um processo pelo qual células específicas no pecíolo se diferenciam, formando uma camada de abscisão e permitindo ao órgão senescente a separação da planta.

A senescência pode ser:

- **MONOCÁRPICA:** toda a planta se torna amarela abruptamente e morre, após produzir frutos (depois de finalizado o ciclo reprodutivo). O hábito monocárpico supõe uma senescência aparentemente catastrófica e simultânea de todas as partes da planta, que, em princípio, mostram uma aparência saudável. São fatores internos que desencadeiam. Ex. plantas anuais (trigo, milho, soja).

- **POLICÁRPICA:** a estrutura básica da planta mantém-se viva através de múltiplas fases de reprodução e dispersão das sementes. Ex. coníferas.

Senescência de frutos: indica o amadurecimento dos frutos, importante especialmente porque a incidência deste processo é no período de pós-colheita, que determina em boa medida, o valor comercial dos produtos.

Senescência foliar sazonal (como em árvores decíduas): em geral, é uma resposta a estímulos ambientais. Um caso é a mudança de cor e queda outonal das folhas em árvores caducifólias. A mobilização do nitrogênio do aparato fotossintético e a hidrólise coordenada da clorofila permitem ver a cor dos carotenóides no cloroplasto. É desencadeada por fatores externos, como comprimento do dia e temperatura.

Senescência foliar seqüencial: quando as folhas morrem após atingir certa idade.

Senescência das flores.

Senescência de tipos celulares especializados (tricomatas, traqueídeos e elementos de vaso).

Fisiologia da Senescência:

Como visto anteriormente, o fitohormônio que tem papel mais importante na senescência dos órgãos das plantas, é o etileno. Como é codificada geneticamente, a senescência segue um curso previsível de eventos celulares. Em nível citológico, algumas organelas são destruídas e outras permanecem ativas. O cloroplasto é a primeira organela a se deteriorar no início da senescência foliar (já que constitui o maior depósito de nitrogênio da folha), com a destruição de componentes protéicos dos tilacóides e de enzimas do estroma, perdendo a capacidade fotossintética (porque diminui a quantidade de cloroplastos e/ou os mesmos perdem sua função). Os núcleos permanecem intactos até os estádios tardios da senescência. Os tecidos senescentes realizam processos catabólicos que exigem uma nova síntese de várias enzimas hidrolíticas, como proteases, lípases, enzimas degradadoras da clorofila e enzimas envolvidas na biossíntese do etileno (como a ACC sintase e ACC oxidase). A síntese destas enzimas específicas de senescência envolve a ativação de genes específicos.

Outra mudança que acontece em órgãos senescentes, especialmente nas folhas, é a diminuição da assimilação do CO₂, o que acontece paralelamente à queda no conteúdo de proteínas totais. Isso acontece porque a RUBISCO constitui proporção importante do total de proteínas solúveis. Muitos autores mostraram que o fechamento estomático é também um dos fatores determinantes da senescência: plantas com estômatos fechados mais tempo envelhecem mais rápido que aquelas com estômatos abertos.

Com relação à respiração, a senescência pode ser classificada em climatérica e não-climatérica. Esta distinção baseia-se na mesma da fisiologia da maturação dos frutos, ajustando-se bem ao processo de senescência de flores e algumas folhas. A climatérica é iniciada por um aumento na produção do etileno. Na senescência não-climatérica normalmente não há incremento na produção de etileno ou da respiração.

CAPÍTULO XIV: A PROPAGAÇÃO VEGETATIVA

A produção de mudas pode ser realizada pelo método sexuado ou assexuado. O primeiro refere-se à produção de mudas por meio de sementes e o segundo, por meio de propagação vegetativa. As espécies arbóreas se destacam por sua grande variabilidade intra e interespecífica, como produção de biomassa, taxa de crescimento, resistência a geadas e déficit hídrico, precocidade, sanidade, entre outros. Uma forma de manter as características favoráveis, evitando a variabilidade encontrada em árvores obtidas a partir de sementes, é recorrer à propagação vegetativa. A propagação vegetativa é uma técnica de fundamental importância e é usada, também, como "ferramenta" para o melhoramento de espécies florestais e de frutíferas.

Assim, a propagação vegetativa baseia-se na reprodução de uma planta idêntica à planta-mãe, usando qualquer parte destacada desta, processo que passou a ser conhecido como clonagem. O processo da propagação vegetativa não inclui meiose, portanto os rametes (brotações originárias da planta doadora) são geneticamente idênticos aos ortetes (planta doadora). Variações fenotípicas entre os rametes dentro de um clone existem. As causas das variações são, provavelmente, ambientais e são devidas a fatores relacionados ao propágulo, isto é, tamanho da parte da planta, período que as estacas são coletadas e as condições em viveiro (vigor do propágulo ou qualidade do sistema radicular). A clonagem pode ocorrer naturalmente, a partir de estruturas vegetativas como bulbos, tubérculos e rizomas, ou, pode ser induzida pelo homem: enxertia, mergulhia, estaquia, alporquia, cultura de tecidos.

Porque a propagação vegetativa é utilizada?

- para se obter uniformidade da população.
- pela facilidade de propagação.

- pela possibilidade de antecipar o período de florescimento.
- para fixar genótipos selecionados.
- para combinar mais de um genótipo numa planta matriz.
- para se ter maior controle do desenvolvimento.

Entre os problemas associados com a propagação vegetativa estão:

a) Os rametes propagados de diferentes partes de uma mesma árvore podem crescer e se desenvolver diferentemente para cada ortete. Geralmente, propágulos de regiões inferiores ou centrais de uma árvore possuem características mais juvenis que aqueles originados das regiões superiores e periféricas (Bonga, 1982). Técnicas para manter ou reduzir a juvenilidade são as chaves do sucesso para qualquer programa de propagação vegetativa.

b) Propágulos de árvores mais velhas, geralmente, crescem diferentemente daqueles derivados de árvores jovens e nem sempre duplicam a expressão das características associadas com a forma de crescimento juvenil. Portanto, os ortetes originários de árvores mais jovens têm menor variação no crescimento e desenvolvimento do que aqueles originados de árvores mais velhas (Franclét, 1985).

c) As condições ambientais das árvores doadoras podem afetar seu desenvolvimento, principalmente na qualidade dos rametes (Libby & Jund, 1962).

Métodos de propagação clonal:

A propagação clonal pode ser alcançada pela macropropagação ou pela micropropagação. A propagação vegetativa pela macropropagação envolve os métodos convencionais (enxertia, mergulhia, estaquia, alporquia) enquanto que na micropropagação se desenvolve a técnica da cultura de tecidos.

Muito tem sido feito para o melhoramento genético das espécies arbóreas nestas últimas décadas, principalmente no que se refere à hibridação entre árvores superiores e estabelecimento de pomares de sementes. No entanto, para alcançar os ganhos genéticos, em espécies florestais, é necessário um programa de melhoramento para selecionar árvores em poucas gerações. Um dos caminhos para alcançar rapidamente os ganhos de produtividade desejados seria pelo método vegetativo através de material propagado clonalmente.

A propagação de plantas através da cultura de tecidos tem sido realizada pelo emprego das culturas de calos, órgãos, células e protoplastos. Embora explantes vegetativos de espécies arbóreas, geralmente, sejam de difícil crescimento e diferenciação *in vitro*, a cultura de órgãos tem sido promissora para algumas espécies arbóreas, e empregada intensamente na propagação clonal. O emprego da cultura de calos, suspensão e protoplastos não tem tido sucesso em grande escala para regeneração em florestas clonais. A cultura de calos exhibe alto grau de variação genética em relação à cultura de órgãos. A micropropagação, pela embriogênese somática, é outro caminho para a propagação clonal em plantas. Embriões somáticos se desenvolvem a partir de células somáticas embriogenicamente competentes *in vitro*. A dificuldade na indução de embriões somáticos em algumas espécies e/ou genótipos está relacionada com a maturação e germinação dos embriões somáticos e desenvolvimento de plântulas somáticas viáveis. Estudos quanto à estabilidade morfológica e genética dos embriões somáticos estão sendo intensamente pesquisados.

Rejuvenescimento:

A propagação vegetativa de árvores adultas requer material fisiologicamente juvenil ou com habilidade de formar raízes em material adulto (Hartney, 1980). As árvores adultas necessitam de técnicas especiais de reverter a juvenilidade para resgatar condições favoráveis para enraizamento e crescimento. A reversão da fase adulta à fase juvenil é denominada rejuvenescimento. O rejuvenescimento para o estágio juvenil, naturalmente, ocorre durante a reprodução sexuada e na apomixia. Durante a propagação vegetativa o rejuvenescimento também pode ocorrer e tem sido alcançado de várias maneiras: (1) poda drástica, (2) aplicações de citocininas, (3) propagação seriada via enxertia, (4) propagação seriada via estaquia e (5) micropropagação.

Enraizamento:

Para obter uma alta taxa de enraizamento das estacas alguns fatores são importantes, tais como um ambiente limpo, nebulização para prevenir o estresse hídrico, um substrato que proporcione uma boa drenagem e aeração; temperatura elevadas (25 - 30°C); e algumas vezes, uma auxina. Muitos fatores afetam o enraizamento de estacas. Práticas baseadas nestes fatores têm sido desenvolvidas para promover o enraizamento em espécies com dificuldade para enraizar. Estes fatores podem ser divididos em:

a) Fatores químicos (endógeno ou exógeno) que promovam o enraizamento. No caso do eucalipto, os hormônios mais utilizados para o enraizamento são o AIB e o ANA (Couvillon, 1988). Os experimentos com estes hormônios envolvem a determinação da dosagem ótima para a estaquia, o melhor método para a sua aplicação, e a eficácia das diferentes auxinas (Loach, 1988). Além dos estudos com hormônios, vários estudos estão sendo desenvolvidos com a utilização de açúcares (carboidratos), herbicidas e nebulização de nutrientes minerais para promover o enraizamento das estacas.

b) Fatores da planta que afetam o enraizamento: a juvenildade dos brotos, a posição do broto do qual as estacas são retiradas, o diâmetro das estacas, a presença de gemas e/ou folhas, efeito do período de coleta das estacas, influência das espécies, efeito do período de dormência e influência do estado nutricional.

c) Efeitos ambientais no enraizamento: controle da umidade; luminosidade; aquecimento do substrato; fotoperíodo e tratamento e/ou acondicionamento dos brotos e estacas antes da estaquia.

d) Outros fatores que afetam a resposta ao enraizamento: composição do substrato e efeito de ferimentos.

Desenvolvimento da planta:

Durante o ciclo de desenvolvimento (Figura), as árvores sofrem sucessivas mudanças morfológicas e fisiológicas. O desenvolvimento geralmente aparece como um acúmulo gradual e contínuo de pequenas alterações, ainda que algumas características pareçam passar por mudanças bruscas e/ou repentinas em um período particular no estágio de desenvolvimento. Como os meristemas são os centros ou pontos de crescimento e organização nas árvores, eles estão intimamente envolvidos nestas alterações.

Os processos que controlam o desenvolvimento são complexos e não são inteiramente conhecidos, mas parecem estar envolvidos com: (1) reações dos meristemas à competição ou estímulo das diferentes partes da árvore; (2) idade ontogenética dos meristemas (número de divisões celulares que estão sofrendo) e (3) reações dos meristemas aos fatores externos da árvore.

Durante o processo de maturação, ocorre a ativação e inativação dos genes nos diferentes estágios de desenvolvimento e diferenciação, resultando na síntese ou bloqueio de proteínas específicas. A maturação pode envolver inativação seletiva e progressiva dos genes durante o desenvolvimento. Alguns desses genes podem ser essenciais para a reposição das proteínas específicas e na divisão celular. Portanto, a maturação não ocorre na mesma velocidade em todas as partes da planta, ou seja, em muitas espécies arbóreas existem meristemas que são dormentes e que são ativados durante o ciclo de desenvolvimento da planta.

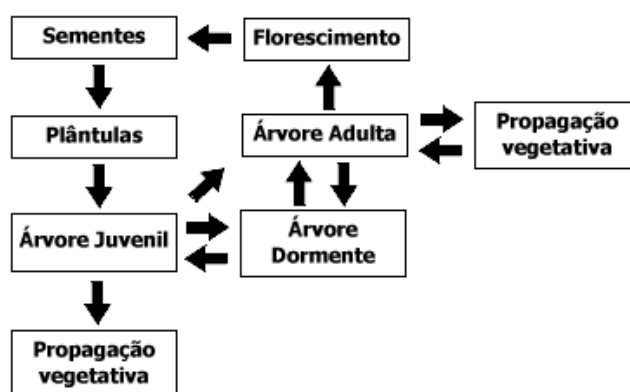


Figura. Ciclo de vida de uma árvore.

No ciclo de desenvolvimento da planta, Fortanier & Jonkers (1976) tem dividido a idade em: idade cronológica, idade ontogenética e idade fisiológica. Estes autores descrevem que a idade cronológica inicia-se na germinação. A idade ontogenética se refere a passagem da planta durante as sucessivas fases do desenvolvimento, isto é, embriogênese, germinação e as fases de crescimento vegetativo e sexual. Idade fisiológica, de acordo com a definição destes autores, refere-se primariamente aos "aspectos negativos da idade, tais como perda do vigor, o aumento da suscetibilidade as condições adversas, ou a deterioração em geral". O uso do termo "maturação", portanto, seria bem definido no caso da idade ontogenética.

Tipos de propagação vegetativa:

Rebentos

São brotações que ocorrem em alguma região da planta, como no abacaxizeiro, bananeira, algumas palmeiras que podem ser utilizadas para propagação direta.

Estaquia

A estaquia é a técnica de propagação vegetativa mais rápida e de mais fácil execução, sendo muito usada nas espécies que apresentam maior facilidade para a formação de raízes adventícias. A estaquia é baseada no enraizamento de um pedaço de ramo (estaca), geralmente de 15 a 40 cm de comprimento e de 0,5 a 2 cm de diâmetro, cortado da parte madura da planta, isto é, não muito nova, ou verde. Há plantas que enraízam melhor de estacas mais novas. Em fruticultura, as estacas lenhosas têm maior uso, embora para algumas espécies seja usada a estaca herbácea. Podem ser usadas para propagação ou para obtenção de porta-enxertos. O ramo para estaca é cortado da planta; são retiradas suas folhas e espinhos, com a tesoura de poda. Sua parte basal é cortada em bisel (inclinado) junto a uma gema, e seu ápice é cortado reto. A seguir, são enterradas em solo bem preparado (canteiro, viveiro ou recipiente), deixando apenas 1/3 de seu tamanho para fora do solo. Das gemas, sairão as brotações da parte aérea. O sistema radicular sairá da parte cortada.

Após a brotação das gemas, há formação da parte aérea da muda, a qual deve, de preferência, ser conduzida em uma única haste, amarrada periodicamente a uma estaca de 70 – 80 cm, fincada junto à planta, para que se processe um crescimento ereto da muda ou cavalo (neste caso, se estiver estaqueando para posterior enxertia). No caso da muda, a haste pode ser podada na altura de formação a 40 – 60 cm e, no caso de enxertia posterior, feita a 15 – 20 cm na haste principal, a parte acima é posteriormente eliminada. São necessárias, portanto, constantes desbrotas para permitir bom desenvolvimento da haste única, brotada da estaca inicialmente plantada.

Mergulhia

A mergulhia consiste no enraizamento de uma parte da planta a ser propagada, na própria planta e depois o destacamento da mesma para obtenção da muda. Há muitas variações, dependendo do tipo de ramo, da porção do ramo enterrada no solo ou do seu comprimento, obtendo-se, assim, uma ou mais mudas. A base do processo é o enterrio de uma porção de um ramo, curvado da planta que se quer propagar, para que enraíze e, depois do enraizamento, destaca-se de uma vez ou gradativamente a muda, plantando-a em um recipiente. O ramo que vai ser enterrado deve ser desfolhado ou anelado e, depois, preso ao solo por uma estaca de madeira, bambu ou pedaço de arame grosso. A jabuticabeira e outras frutíferas podem ser propagadas por mergulhia.

Alporquia

A alporquia é um método usado para propagar plantas difíceis de enxertar. É uma variação da mergulhia. Neste método, escolhe-se, em uma planta adulta, alguns ramos de 1 a 3 cm de diâmetro, faz-se neles um anelamento (retirada da casca) de 3 a 5 cm e, depois, cobre-se a parte anelada, por exemplo, com uma mistura de esterco e serragem úmida, cobrindo com saco plástico, bem amarrado, forçando assim o enraizamento no local cortado. Pode-se fazer um anel também abaixo do local que vai enraizar, para forçar a brotação das gemas. Vai-se cortando mais, conforme o enraizamento, até se destacar o ramo bem enraizado, tendo-se então a muda. Esta necessita de um estufim, ou câmara de nebulização com alta umidade para ser colocada, após a sua retirada da planta para um período de adaptação e pegamento. Várias frutíferas têm sido assim propagadas, embora seja um método caro e de pouco rendimento.

Enxertia

A enxertia é a união dos tecidos de duas plantas, geralmente da mesma espécie, passando a formar uma

planta com duas partes: o enxerto (copa) e o porta-enxerto (cavalo). A copa, cavaleiro ou enxerto é a parte de cima, que vai produzir os frutos da variedade desejada e o cavalo ou porta-enxerto é o sistema radicular, o qual tem como funções básicas o suporte da planta, fornecimento de água e nutrientes e a adaptação às condições de solo, clima e doenças. A enxertia pode ser feita por vários métodos, sendo os mais comuns a **encostia**, a **borbulhia**, a **garfagem** com suas variações, conforme a planta, pois cada espécie se adapta a um tipo.

Encostia

A encostia é um tipo de enxertia no qual se leva o cavalo em um recipiente, até a planta que se quer propagar (copa). Corta-se uma porção de um ramo de cada planta, de mesma dimensão e encostam-se as partes cortadas, amarrando-se, em seguida, com fita plástica para haver a união dos tecidos. Pode-se fazer um anelamento, que consiste de uma incisão ao redor do ramo, acima do corte, no cavalo. Após um período de 30 a 60 dias, havendo a união, pode-se cortar a parte acima do ponto de união do cavalo, destacando o ramo da planta original, formando a nova copa, originando, assim, uma muda, agora constituída da copa e do cavalo. Esse método pode ser usado para propagar plantas difíceis de enxertar. A encostia é usada também quando se quer substituir o cavalo de uma planta já enxertada, plantada no pomar. Faz-se o plantio de 2 ou 3 cavalos de uma outra variedade diferente do cavalo inicial, ao lado do tronco da planta, fazendo-se a encostia destes cavalos na altura de 20 a 30 cm do tronco da copa. É chamada, neste caso, subenxertia.

Borbulhia

A borbulhia consiste em se usar uma borbulha ou gema a qual vai ser fixada junto ao cavalo, após o corte de parte do mesmo. A borbulha pode ser fixada em um corte da casca ou sob ela, em uma abertura em forma de T que pode ser normal ou invertido, em janela ou em placa. Todo corte deve ser feito com canivete bem afiado. Para se executar a enxertia pós borbulhia, normalmente usa-se um cavalo de 1 a 1,5 cm de diâmetro, no qual se faz o corte a 10 – 15 cm. O corte é feito no sentido vertical do ramo do cavalo, e depois no horizontal, na parte de cima ou de baixo do primeiro corte ou em ambos (janela). Neste corte, introduz-se a borbulha, retirada de um ramo da planta que se quer propagar. Outro tipo é a borbulhia de placa, na qual se faz um corte de parte da casca e lenho do cavalo, e a borbulha, retirada do ramo na mesma dimensão, é justaposta e amarrada. Após a inserção da gema, amarra-se com fitilho plástico e espera-se a brotação do enxerto, o que ocorre até os 30 dias após a enxertia. A retirada do plástico pode ser feita de 15 a 45 dias, dependendo da fruteira. A época de enxertia é usualmente na primavera para as plantas tropicais e no inverno para as temperadas. Após o pegamento do enxerto, inicia-se a brotação da gema, cujo broto mais forte deve ser conduzido em haste única, tutorado a uma estaca, a qual é amarrado, sendo as demais brotações eliminadas, com canivete, tesoura de poda ou à mão, quando bem novas. O enxerto é forçado a crescer, pela poda, anelamento ou curvamento do cavalo. O crescimento do enxerto prossegue, até a altura acima da estaca (60 cm), quando, então, no ramo já maduro, se faz a poda de formação, na altura da estaca. Abaixo do ponto da poda de formação a futura copa da planta.

Garfagem

A garfagem é um processo no qual se usa um pedaço apical de um ramo, com 5 a 10 cm de comprimento, com várias gemas, chamado garfo. O garfo é obtido de ramos coletados da planta que se quer propagar (matriz) e que irá originar a copa. O garfo deve estar com gemas bem salientes, para que possam brotar depois da enxertia. Há os tipos de garfagem no topo e lateral. A primeira pode ser em fenda (cheia, meia ou esvaziada) e em inglês (simples ou complicado). Existem outros métodos de garfagem, mais difíceis de executar. O forçamento da brotação em ramos da planta-matriz, para se retirar os garfos, é importante no processo de garfagem de algumas frutíferas. Ele é feito, eliminando-se folhas, despontando ou anelando os ramos que vão ser cortados para se retirar os garfos, de 15 a 20 dias antes da enxertia, ainda na planta. Há o forçamento na brotação das gemas, o que facilita o pegamento após a enxertia. O cavalo para a garfagem pode ser o mesmo daquele indicado para a borbulhia, ou mais grosso. A garfagem mais comum é feita no topo, cortando-se a parte apical do cavalo na horizontal, e nesta fazendo-se outro corte perpendicular ao primeiro, com cerca de 3 a 4 cm (fenda cheia). Nesta fenda, coloca-se o garfo, o qual foi previamente preparado com dois cortes, formando na sua parte basal uma cunha. É necessário que esta cunha seja bem adaptada ao corte feito no cavalo, para que se processe a união, após o amarrar com fitilho plástico. Algumas espécies requerem que seja feita uma câmara úmida para melhor pegamento, o que se consegue com o amarrar de um saquinho plástico, cobrindo o garfo. Na fenda esvaziada, o corte no cavalo também é em cunha. O diâmetro do garfo deve ser de preferência igual ao do cavalo, para boa justaposição das partes cortadas. Pode-se também fazer um corte simples no cavalo e no garfo, no sentido inclinado e de igual tamanho, após o qual, o garfo e o cavalo são justapostos e amarram-se as partes cortadas, visando a sua união (tipo inglês simples). A garfagem pode ser feita a diferentes alturas no cavalo, desde abaixo do nível do solo, até 1 m de altura. A garfagem pode ser feita também lateralmente no cavalo, fazendo-se um corte na altura de 10 a 30 cm do chão, no qual o garfo cortado é introduzido.

Cultura de tecidos

É feita em laboratório apropriado e utiliza tecido do vegetal, o qual é cultivado em meios de cultura artificiais, *in vitro*, ou pela micropropagação ou microenxertia, utilizada para algumas frutíferas. Há informações para a viabilidade de uso da técnica citada para várias fruteiras, embora comercialmente seja utilizada para poucas.