Remi Masson/Biosphoto/Getty Images

1 Arquitetura da Célula e do Vegetal

Fisiologia vegetal é o estudo dos *processos* vegetais – como as plantas crescem, desenvolvem-se e funcionam à medida que interagem com os ambientes físico (abiótico) e vivo (biótico). Embora este livro enfatize as funções fisiológicas e bioquímicas das plantas, é importante reconhecer que, ao falar sobre a troca gasosa na folha, a condução de água no xilema, a fotossíntese no cloroplasto, o transporte de íons através das membranas, as rotas de transdução de sinal envolvendo luz e hormônios, ou a expressão gênica durante o desenvolvimento, todas essas funções fisiológicas e bioquímicas dependem inteiramente das estruturas. A função deriva de estruturas que interagem em cada nível de complexidade, de moléculas a organismos.

A célula é a unidade organizacional fundamental das plantas e de todos os outros organismos vivos. O termo *célula* deriva do latim *cella*, cujo significado é "despensa" ou "câmara". Ele foi empregado pela primeira vez na biologia em 1665, pelo cientista inglês Robert Hooke, para descrever as unidades de uma estrutura semelhante a favos de mel, observada em uma cortiça, sob um microscópio óptico composto. As "células" que Hooke observou eram, na verdade, lumes vazios de células mortas, delimitados por paredes celulares; porém o termo é apropriado, pois as células são os constituintes estruturais básicos que definem a estrutura vegetal.

Grupos de células especializadas formam tecidos específicos e estes, dispostos em padrões determinados, são a base dos órgão tridimensionais. A anatomia vegetal é o estudo dos arranjos macroscópicos de células e tecidos dentro dos órgãos; a biologia celular vegetal é o estudo das organelas e outros componentes pequenos que compõem cada célula. Os avanços nas microscopias óptica e eletrônica continuam a revelar a surpreendente diversidade e dinâmica dos processos celulares e suas contribuições às funções fisiológicas.

Este capítulo fornece uma visão geral da anatomia básica e da biologia celular das plantas, desde a estrutura macroscópica de órgãos e tecidos até a ultraestrutura microscópica de organelas celulares. Os capítulos seguintes irão discorrer sobre essas estruturas mais detalhadamente da perspectiva de suas funções fisiológicas e de desenvolvimento em diferentes estágios do ciclo de vida da planta.

Processos vitais das plantas: princípios unificadores

A grande diversidade de tamanhos e de formas vegetais é familiar a todos. As plantas variam, em sua altura, de menos de 1 cm a mais de 100 m. A morfologia, ou forma, da planta também é surpreendentemente diversa. À primeira vista, a diminuta planta lentilha-d'água (Lemna) parece ter muito pouco em comum com um cacto gigante ou uma sequoia. Nenhum indivíduo exibe o espectro completo de adaptações ambientais que permitem às plantas ocupar quase todos os nichos na Terra. Assim, os fisiologistas vegetais com frequência estudam organismos-modelo que são representativos das principais funções vegetais e facilmente manipuláveis em trabalhos de pesquisa. Esses sistemas-modelo são úteis pois todos os vegetais, independentemente de suas adaptações específicas, executam processos similares e estão baseados no mesmo plano arquitetural.

Os principais princípios unificadores de plantas podem ser resumidos da seguinte maneira:

- Como produtores primários da Terra, plantas e algas são os principais coletores solares. Elas captam a energia da luz solar e convertem a energia luminosa em energia química, a qual é armazenada nas ligações formadas durante a síntese de carboidratos a partir de dióxido de carbono e água.
- Com exceção de certas células reprodutivas, as plantas não se deslocam de um lugar para outro; elas são sésseis. Em substituição à mobilidade, elas desenvolveram a capacidade de crescer em busca dos recursos essenciais, como luz, água e nutrientes minerais, durante todo o seu ciclo de vida.
- As plantas terrestres são estruturalmente reforçadas para dar suporte à sua massa, à medida que elas crescem em direção à luz e contra a força da gravidade.
- As plantas terrestres apresentam mecanismos para transportar água e sais minerais do solo para os locais de fotossíntese e de crescimento, bem como para transportar os produtos da fotossíntese até os tecidos e órgãos não fotossintetizantes.
- As plantas perdem água continuamente por evaporação e, evolutivamente, desenvolveram mecanismos para evitar a dessecação.
- As plantas desenvolvem-se a partir de embriões que extraem nutrientes da planta-mãe, e essas reservas nutritivas adicionais facilitam a produção de grandes estruturas autossustentáveis no ambiente terrestre.

Classificação e ciclos de vida das plantas

Com base nos princípios listados anteriormente, em geral as plantas podem ser definidas como organismos sésseis, multicelulares, derivados de embriões, adaptados ao ambiente terrestre e capazes de converter dióxido de carbono em compostos orgânicos complexos pela fotossíntese. Esta definição abrangente inclui um espectro amplo de organismos, desde musgos até angiospermas (**Quadro 1.1**).

Com exceção das grandes florestas de coníferas do Canadá, do Alasca e do norte da Eurásia, as angiospermas hoje dominam a paisagem. Mais de 250.000 espécies são conhecidas, com dezenas de milhares de outras, ainda não descritas, previstas por modelos computacionais. Muitas das espécies preditas estão ameaçadas, pois elas ocorrem principalmente em regiões de rica biodiversidade, onde a destruição de hábitats é comum. A principal inovação morfológica das angiospermas é a flor; por isso, elas são referidas como plantas com flor, distinguindo-se das gimnospermas pela presença de um carpelo que envolve as sementes.

Os ciclos de vida da planta alternam-se entre gerações diploides e haploides

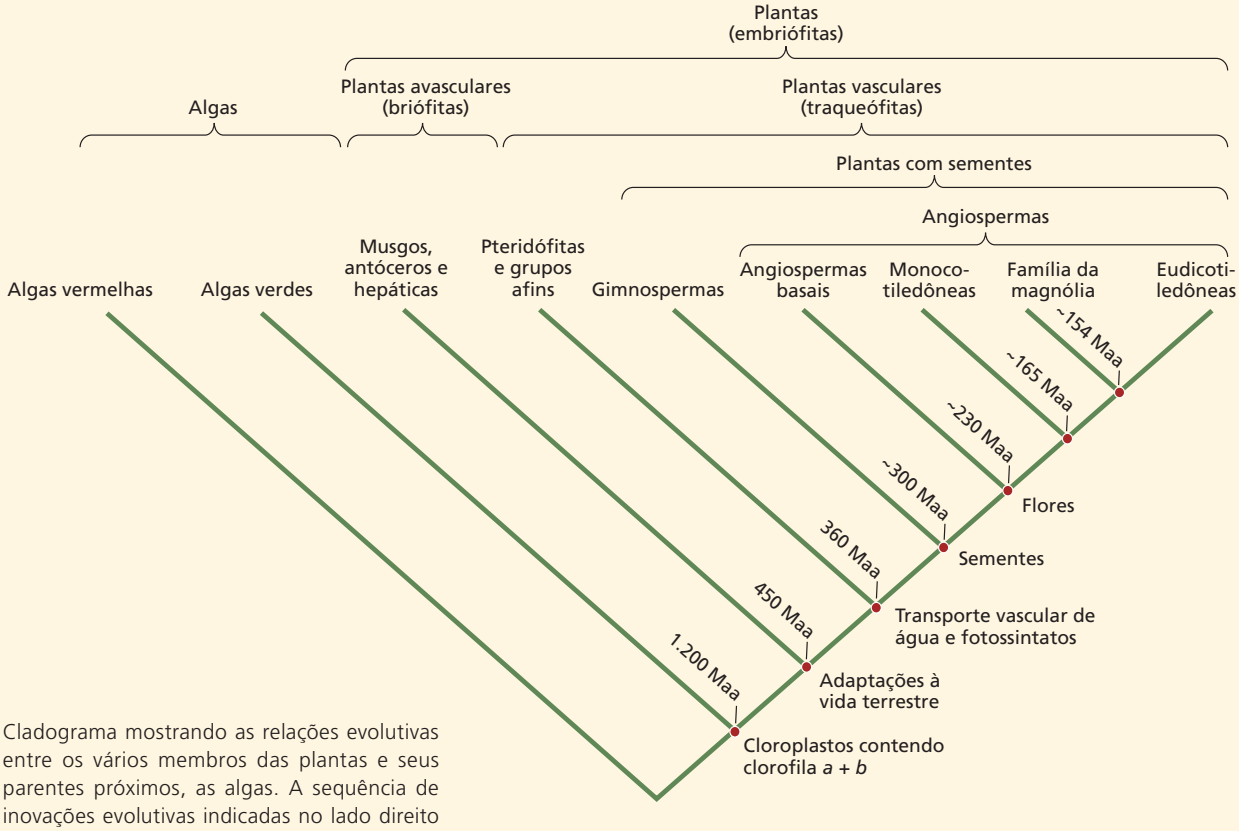
Para completar seu ciclo de vida, as plantas, diferentemente dos animais, alternam entre duas gerações multicelulares distintas, uma característica exclusiva denominada **alternância de gerações**. Uma geração tem células diploides, células com duas cópias de cada cromossomo, abreviado como 2n, e a outra geração tem células haploides, células com apenas uma cópia de cada cromossomo, abreviado como 1n. Cada uma dessas gerações multicelulares pode ser mais ou menos dependente fisicamente da outra, conforme seu grupo evolutivo.

Quando animais diploides (2n) como os seres humanos produzem **gametas** haploides, óvulo (1n) e espermatozoide (1n), eles fazem isso diretamente pelo processo de **meiose**, a divisão celular que resulta em uma redução do número de cromossomos de 2n para 1n. Esse ciclo é exibido na parte interna da **Figura 1.1**. Por sua vez, os produtos da meiose em plantas diploides são **esporos**, e formas vegetais diploides são, por

QUADRO 1.1 Relações evolutivas entre plantas

As plantas compartilham com algas verdes (na maior parte, aquáticas) a característica primitiva tão importante para a fotossíntese nos dois clados: seus cloroplastos contêm os pigmentos clorofila *a* e *b*, assim como β-caroteno. **Plantas**, ou **embriófitas**, compartilham as características evolutivamente derivadas para sobreviver em ambiente terrestre e que inexistem nas algas (ver figura). Os vegetais incluem **plantas avasculares**, referidas como **briófitas** (musgos, antóceros e hepáticas), e **plantas vasculares**, ou **traqueófitas**. As plantas vasculares, por sua vez, consistem em **plantas sem sementes** (pteridófitas e grupos afins) e **plantas com sementes** (gimnospermas e angiospermas).

Devido aos variados usos das plantas – agrícola, industrial, de madeira e medicinal –, bem como o domínio esmagador delas nos ecossistemas terrestres, a maioria das pesquisas em biologia vegetal tem enfocado as que evoluíram nos últimos 300 milhões de anos, as plantas com sementes (espermatófitas) (ver figura). As **gimnospermas** (do grego, "semente nua") compreendem coníferas, cicas, ginkgo e gnetófitas (que inclui *Ephedra*, uma planta medicinal popular). Cerca de 800 espécies de gimnospermas são conhecidas. O maior grupo das gimnospermas é representado pelas **coníferas** ("portadoras de cones"), que incluem árvores de importância comercial, como o pinheiro, o abeto, o espruce e a sequoia-vermelha. A evolução das **angiospermas** (do grego "semente em urna") permanece, nas palavras de Darwin, um "mistério abominável." O primeiro fóssil de angiosperma conhecido é do início do Cretáceo, há cerca de 125 milhões de anos. Contudo, com base na análise das sequências de DNA de angiospermas existentes, as angiospermas basais (i.e., primitivas) (*Amborellales*, *Nymphaeales* e *Austrobaileyales*) podem ter surgido muito antes, entre o meio e o final do período Triássico, há mais ou menos 224-240 milhões de anos. O mesmo estudo sugere que a diversificação das angiospermas em monocotiledôneas, magnolídeas e eudicotiledôneas provavelmente ocorreu durante o período Jurássico, há cerca de 154-191 milhões de anos, no mesmo período em que insetos polinizadores importantes, como as abelhas e as borboletas, também estavam evoluindo. Se essas estimativas estiverem corretas, fósseis correspondentes a esses períodos anteriores podem aparecer no futuro.



Cladograma mostrando as relações evolutivas entre os vários membros das plantas e seus parentes próximos, as algas. A sequência de inovações evolutivas indicadas no lado direito da figura por fim deu origem às angiospermas. (Maa, milhões de anos atrás).

conseguinte, chamadas de **esporófitos**. Cada esporo é capaz de sofrer **mitose**, a divisão celular que não altera o número de cromossomos nas células-filhas, para formar um novo indivíduo multicelular haploide, o **gametófito**. Esses ciclos são representados na parte externa da Figura 1.1. Os gametófitos produzem gametas, a oosfera e as células (núcleos) espermáticas por simples mitose, enquanto gametas em animais são produzidos

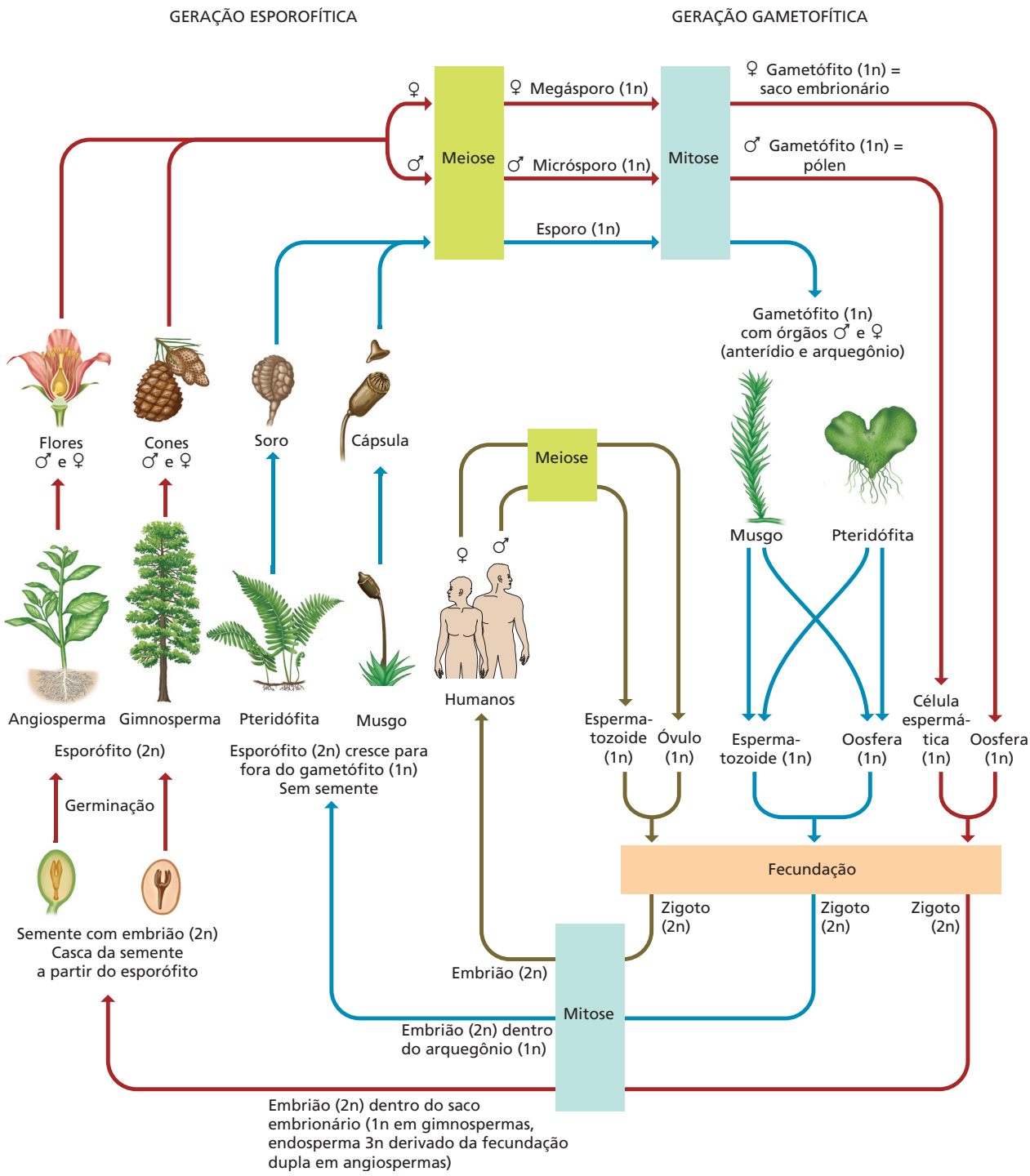


Figura 1.1 Diagrama dos ciclos de vida gerais de plantas e animais. Diferentemente dos animais, as plantas exibem alternância de gerações. Em vez de produzir gametas diretamente por meiose, como os animais, as plantas formam esporos vegetativos por meiose. Esses esporos 1*n* (haploides) dividem-se para produzir um segundo indivíduo multicelular chamado gametófito. O gametófito, então, produz gametas (célula espermática e oosfera) por mitose. Após a fecundação, o zigoto 2*n* (diploide) resultante desenvolve-se em uma geração esporofítica madura, e o ciclo começa novamente. Em angiospermas, o processo de fecundação dupla produz um tecido nutritivo 3*n* (triploide) ou nível de ploidia superior (ver Capítulo 17) chamado endosperma.

por meiose. Essa é uma diferença fundamental entre plantas e animais e desmente algumas histórias sobre "os pássaros e as abelhas" – as abelhas não carregam células espermáticas para fecundar flores femininas; elas carregam o gametófito masculino, o **pólen**, uma estrutura multicelular que produz células espermáticas. Quando colocado sobre o tecido esporofítico receptivo, o grão de pólen germina para formar um tubo polínico que deve crescer através do tecido esporofítico até atingir o gametófito feminino. O gametófito masculino penetra no gametófito feminino e libera a célula espermática para fecundar a oosfera.

Logo que os gametas haploides se fundem e a **fecundação** ocorre para criar o zigoto 2n, os ciclos de vida de animais e plantas tornam-se semelhantes (ver Figura 1.1). O zigoto passa por uma série de divisões mitóticas para produzir o embrião, o qual, por fim, transforma-se no adulto maduro diploide.

Assim, todos os ciclos de vida de plantas abrangem duas gerações distintas: a geração esporofítica, diploide, produtora de esporos, e a geração gametofítica, haploide, produtora de gametas. Uma linha traçada entre a fecundação e a meiose divide esses dois estágios separados do ciclo de vida geral das plantas, mostrado na Figura 1.1. O aumento do número de mitoses entre a fecundação e a meiose aumenta o tamanho da geração esporofítica e o número de esporos que podem ser produzidos. Ter mais esporos por evento de fecundação poderia compensar a fertilidade baixa quando a água se torna escassa na terra. Isso poderia explicar a forte tendência ao aumento do tamanho da geração esporofítica, em relação à geração gametofítica, durante a evolução das plantas.

A geração esporofítica é dominante nas plantas com sementes (gimnospermas e angiospermas) e dá origem aos **megásporos**, que se desenvolvem até virar gametófito feminino, e os **micrósporos**, que se desenvolvem até virar gametófito masculino (ver Figura 1.1). Megásporos e micrósporos produzem gametófitos com relativamente poucas células em comparação com o esporófito. Na imensa maioria das angiospermas, os gametófitos masculinos e femininos ocorrem em uma única flor bissexual ("perfeita"), como nas tulipas. Em algumas angiospermas, os gametófitos masculinos e femininos ocorrem em flores diferentes da mesma planta, como nas flores masculinas (estaminadas) e femininas (pistiladas) do milho (*Zea mays*). Tais espécies são referidas como **monoicas** (do grego, "uma casa"). Por outro lado, se as flores masculinas e femininas ocorrem em indivíduos separados, como no espinafre ou no salgueiro, a espécie é chamada de **dioica** (do grego, "duas casas"). Nas gimnospermas, gingkos e cicas são dioicas, enquanto as coníferas são monoicas. As coníferas produzem cones femininos, denominados megastróbilos, geralmente localizados nas partes mais altas da árvore, e os cones masculinos, chamados de microstróbilos, encontrados nos seus ramos inferiores. Essa disposição dos cones masculinos e femininos aumenta as chances de polinização cruzada com outras árvores.

A produção de células espermáticas e oosfera, bem como a dinâmica da fecundação, difere entre os gametófitos de espermatófitas. As angiospermas realizam o processo peculiar de **fecundação dupla**, em que uma das duas células espermáticas produzidas fecunda a oosfera. A outra funde-se com dois núcleos no gametófito feminino para produzir o endosperma 3*n* (três conjuntos de cromossomos), o tecido de armazenamento das sementes das angiospermas. (Algumas angiospermas produzem endosperma de níveis de ploidia superiores; ver Capítulo 17.) O tecido de reserva da semente em gimnospermas é gametofítico 1*n*, porque não há fecundação dupla (ver Figura 1.1). Assim, a semente de espermatófitas não é de forma alguma um esporo (definido como uma célula que produz a geração gametofítica), mas contém tecido gametofítico (1*n*) de reserva em gimnospermas e tecido de reserva 3*n* derivado do gametófito em angiospermas.

Nos grupos mais basais das plantas terrestres, como as pteridófitas e os musgos, a geração esporofítica dá origem a esporos que se tornam os gametófitos adultos. Os gametófitos têm regiões que se diferenciam em estruturas masculinas e femininas, o anterídio (masculino) e o arquegônio (feminino). Em pteridófitas, o gametófito é um prótalo pequeno monoico, que tem anterídios e arquegônios, que se dividem por mitose para produzir espermatozoides (móveis) e oosfera, respectivamente. A geração gametofítica "folhosa" é dominante em musgos e contém anterídios e arquegônios no mesmo indivíduo (monoica) ou em diferentes indivíduos (dioica). O espermatozoide, em seguida, entra no arquegônio e fecunda a oosfera, para formar o zigoto 2*n*, que se desenvolve em um embrião incluso no tecido gametofítico, mas não se forma semente. O embrião torna-se diretamente o esporófito adulto 2*n*.

Visão geral da estrutura vegetal

Apesar de sua aparente diversidade, o corpo de todas as plantas com sementes apresenta o mesmo plano básico (**Figura 1.2**). O corpo vegetativo é composto de três órgãos – o caule, a raiz e as folhas –, cada um com uma direção, ou polaridade, diferente de crescimento. O **caule** cresce para cima e apoia a parte da planta acima do solo. A **raiz**, que ancora a planta e absorve água e nutrientes, cresce em profundidade no solo. As **folhas**, cuja função principal é a fotossíntese, crescem lateralmente a partir dos **nós** caulinares. As variações na disposição das fo-

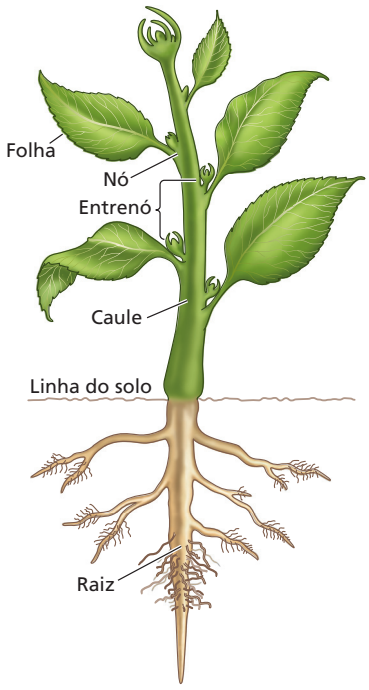


Figura 1.2 Representação esquemática do corpo de uma eudicotiledônea típica.

lhas podem dar origem a muitas formas diferentes de **partes aéreas** (*Shouts*), o termo usado para folhas e caule juntos. Por exemplo, os nós das folhas podem estar dispostos em espiral em torno do caule, em rotação por um ângulo fixo entre cada **entrenó** (a região entre dois nós). Alternativamente, as folhas podem surgir opostas ou alternadas em ambos os lados do caule.

A forma do órgão é definida por padrões direcionais de crescimento. A polaridade do crescimento do **eixo primário da planta** (o caule principal e a raiz) é vertical, enquanto a folha típica cresce lateralmente nas margens, produzindo a sua **lâmina** achatada. As polaridades de crescimento desses órgãos estão adaptadas à sua função: folhas atuam na absorção da luz, caules alongam para erguer as folhas em direção à luz solar, e raízes alongam em busca de água e de nutrientes do solo. A parede é o componente da célula que determina diretamente a polaridade do crescimento nas plantas.

As células vegetais são delimitadas por paredes rígidas

O limite externo do citoplasma vivo de células vegetais é a **membrana plasmática** (também chamada de **plasmalema**), similar à que ocorre em animais, fungos e bactérias. A membrana plasmática envolve o **citoplasma**, o qual consiste de organelas e elementos de suporte suspensos em um **citosol** aquoso. (O núcleo, que é circundado por uma membrana dupla e contém os cromossomos, é considerado separado do citoplasma.) Externamente à membrana plasmática de células vegetais situa-se uma **parede celular rígida**, composta de celulose e outros polímeros que acrescentam rigidez e resistência (**Figura 1.3**). Durante o desenvolvimento animal, as células são capazes de migrar de um local para outro, e, desse modo, os tecidos podem conter células originadas em partes diferentes do organismo. Em vegetais, no entanto, as paredes celulares limitam a migração celular e o desenvolvimento depende unicamente de padrões de divisão e expansão celulares.

As células vegetais apresentam dois tipos de parede: primária e secundária (ver Figura 1.3). As **paredes celulares primárias** costumam ser finas (menos de 1 µm), caracterizando células jovens e em crescimento. As **paredes celulares secundárias**, mais espessas e resistentes que as primárias, são depositadas na superfície interna da parede primária, quando a maior parte da expansão celular está concluída. As paredes de células adjacentes são unidas firmemente por uma **lamela média** composta do polímero pectina, um carboidrato. Como às vezes fica difícil distinguir a lamela média da parede primária, especialmente quando a parede secundária está presente, as duas paredes primárias adjacente e a lamela média constituem a chamada lamela média composta.

As paredes celulares primárias e secundárias diferem em seus componentes

As paredes celulares contêm vários tipos de polissacarídeos, denominados de acordo com os principais açúcares que os constituem. Um **glucano**, por exemplo, é um polímero de unidades de glicose ligadas extre-

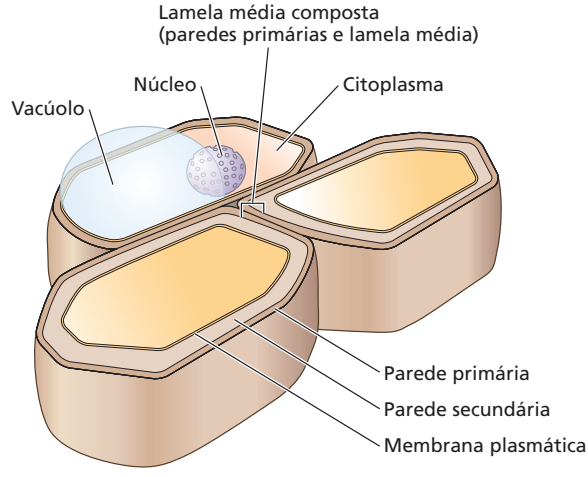


Figura 1.3 Paredes celulares primárias e secundárias e sua relação com o restante da célula. As duas paredes celulares primárias adjacentes, junto com a lamela média, formam uma estrutura complexa, denominada lamela média composta.

midade com extremidade. Polissacarídeos podem ser cadeias não ramificadas lineares de resíduos de açúcar ou podem conter cadeias laterais ligadas à cadeia principal (*backbone*). Para polissacarídeos ramificados, a cadeia principal em geral é indicada pela última parte do nome. O xiloglucano, por exemplo, possui uma cadeia principal de glucano (uma cadeia linear de resíduos de glicose) com xilose ligada a ele como cadeias laterais.

As ligações específicas entre anéis de açúcar, incluindo os carbonos específicos que são ligados juntos e a configuração da ligação, são importantes para as propriedades dos polissacarídeos. Por exemplo, a amilose (um componente de amido no plastídio) é um α(1→4) glucano (carbonos C-1 e C-4 de anéis de glicose adjacentes são ligados por uma ligação O-glicosídica em uma configuração α), enquanto a celulose é um glucano formado de ligações β(1→4) (**Figura 1.4**). Essas diferenças nas ligações fazem enorme contraste nas propriedades físicas, na digestibilidade enzimática e nos papéis funcionais desses dois polímeros de glicose.

Os polissacarídeos da parede celular são classificados em três grupos: celulose, hemiceluloses e pectina. A **celulose**, principal componente fibrilar da parede celular, é composta de uma série de glucanos com ligações β(1→4), agregados para formar uma **microfibrila** com regiões bem ordenadas e menos ordenadas. As microfibrilas de celulose mais simples são estruturas estreitas, com aproximadamente 3 nm de largura (1 nm = 10^{-9} m), que fortalecem a parede celular como as barras de aço no concreto armado. Cada microfibrila é constituída de cerca de 18 cadeias paralelas de (1→4)-β-D-glicose fortemente ligadas entre si, formando um centro (*core*) cristalino com extensivas pontes de hidrogênio dentro das cadeias de glucanos e entre elas (**Figura 1.5**). As microfibrilas são insolúveis na água e apresentam uma elevada resistência à tração, aproximadamente a metade de resistência à tração do aço.

As **hemiceluloses** constituem um grupo heterogêneo de polissacarídeos com cadeias principais de ligações β(1→4). Para serem extraídas da parede ce-

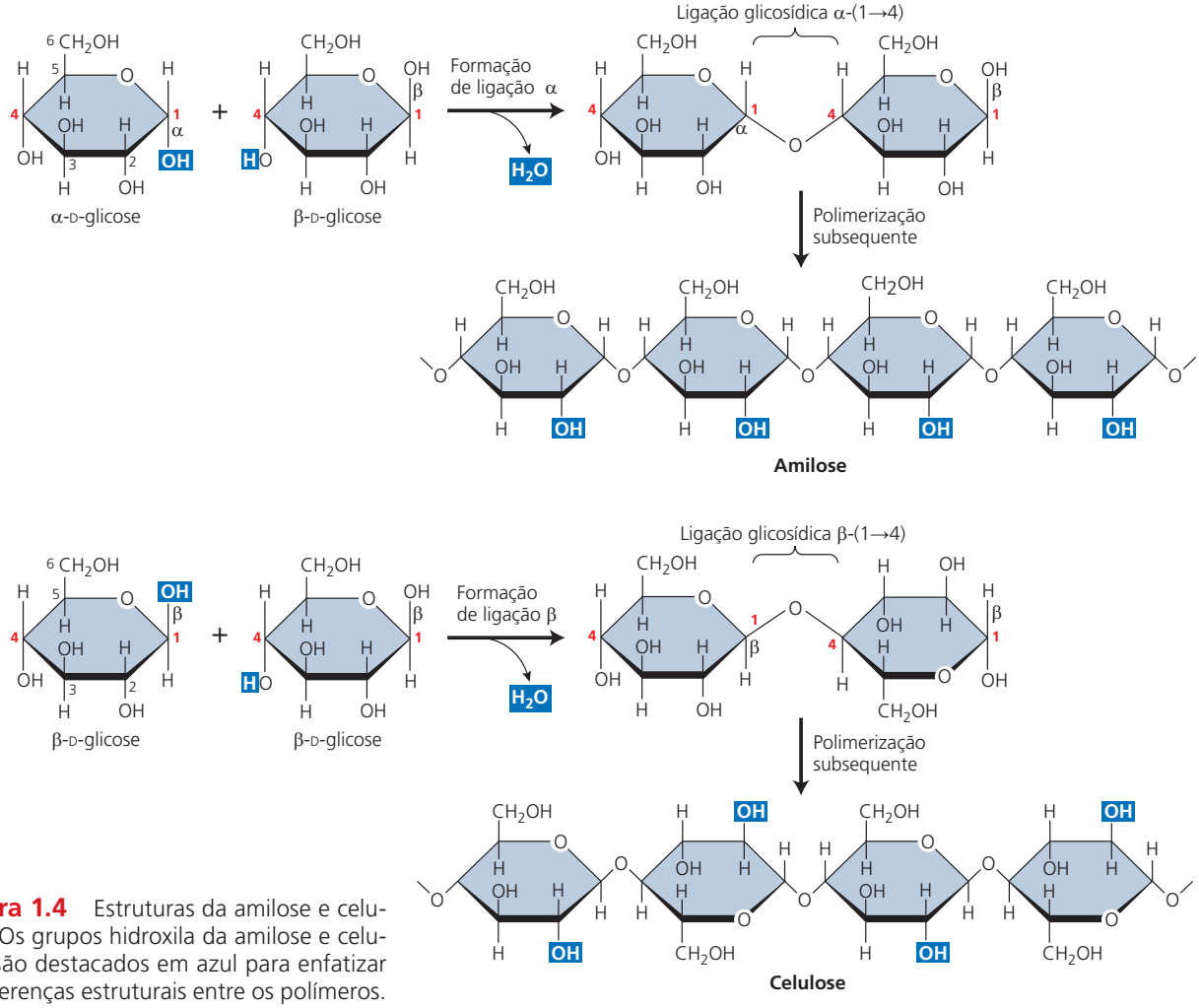


Figura 1.4 Estruturas da amilose e celulose. Os grupos hidroxila da amilose e celulose são destacados em azul para enfatizar as diferenças estruturais entre os polímeros.

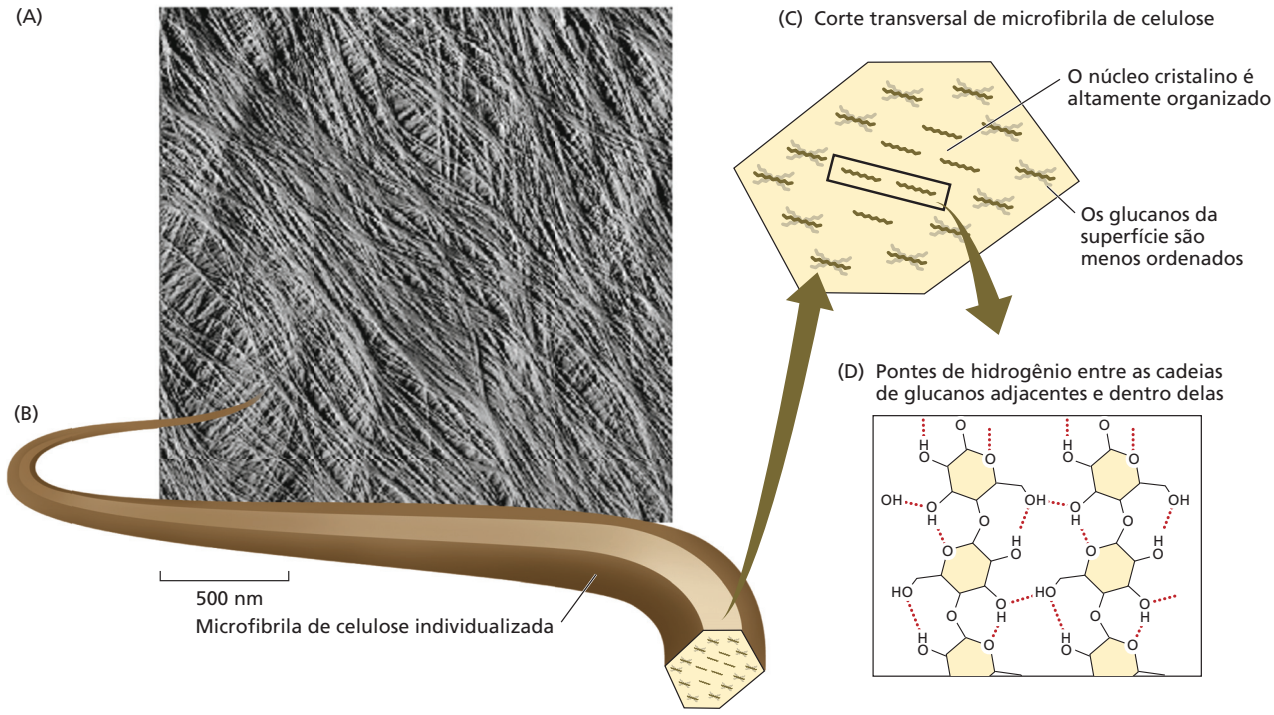


Figura 1.5 Estrutura de uma microfibrila de celulose. (A) Imagem sob microscopia de força atômica da parede celular primária da epiderme de cebola. Observe sua textura fibrilar que se origina das camadas de microfibrilas de celulose. (B) Uma única microfibrila de celulose composta de cadeias de (1→4)-β-D-glucanos firmemente ligadas entre si para formar uma microfibrila cristalina. (C) Corte transversal de uma microfibrila de celulose, ilustrando um modelo de estrutura celulósica, com núcleo cristalino de (1→4)-β-D-glucanos altamente ordenado circundado por uma camada menos organizada. (D) As regiões cristalinas de celulose têm um alinhamento preciso de glucanos, com pontes de hidrogênio (indicadas pelas linhas vermelhas pontilhadas) presentes dentro das camadas de (1→4)-β-D-glucanos, mas não entre elas. (De Matthews et al., 2006; micrografia de Zhang et al., 2013.)

lular, as hemiceluloses caracteristicamente exigem um reagente forte, tal como NaOH 1-4 *M*. O terceiro grupo de componentes principais da parede celular é a **pectina**, um grupo diversificado de polissacarídeos hidrofílicos e formadores de gel, ricos em resíduos de açúcares ácidos, como o ácido galacturônico. Muitas pectinas são rapidamente solubilizadas na parede celular com água quente ou com quelantes de Ca^{2+}. Juntas, as hemiceluloses e as pectinas constituem os **polissacarídeos da matriz**.

As paredes celulares primárias típicas de eudicotiledôneas são ricas em pectinas com menores quantidades de celulose e hemiceluloses, enquanto as paredes celulares secundárias são ricas em celulose e uma forma diferente de hemicelulose. Em vez de pectina, as paredes secundárias possuem quantidades variáveis de **lignina**, um polímero de alcoóis aromáticos com ligações fortemente cruzadas que confere rigidez às paredes secundárias. Enquanto o alto conteúdo de pectina nas paredes celulares primárias permite que elas se expandam durante a expansão celular, o complexo celulose-hemicelulose-lignina das paredes celulares secundárias forma uma matriz rígida, adequada para a força e resistência à compressão.

A evolução das paredes celulares lignificadas proporcionou aos vegetais o reforço estrutural necessário para crescerem verticalmente acima do solo e conquistarem o ambiente terrestre. As briófitas, que carecem de paredes celulares lignificadas, são incapazes de crescer mais do que poucos centímetros acima do solo.

As microfibrilas de celulose e os polímeros da matriz são sintetizados por mecanismos diferentes

As microfibrilas de celulose são sintetizadas por complexos protéicos grandes e ordenados, chamados de complexos celulose-sintase (CESA), embebidos na membrana plasmática (**Figura 1.6**). Essas estruturas tipo rosetas são compostas por seis subunidades, as quais se acredita que contenham de 3 a 6 unidades de celulose-sintase, a enzima que sintetiza individualmente os glucanos que compõem a microfibrila. O domínio catalítico da celulose-sintase, que é localizado no lado citoplasmático da membrana plasmática, transfere um

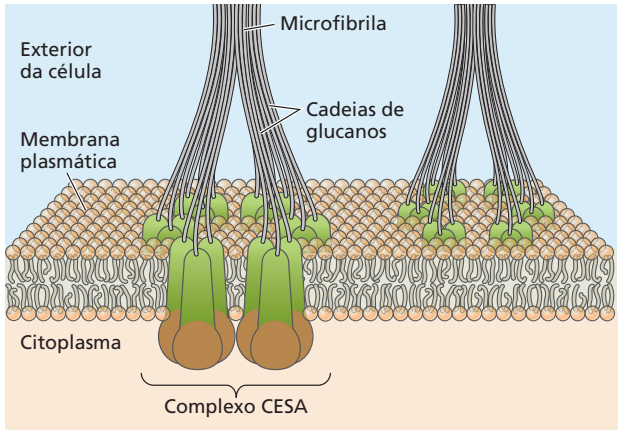


Figura 1.6 As microfibrilas de celulose são sintetizadas na superfície celular por complexos ligados à membrana plasmática contendo proteínas celulose-sintase (CESA). Modelo computacional de um complexo CESA com extrusão de cadeias de glucanos que coalescem para formar uma microfibrila.

resíduo de glicose de um doador de nucleotídeos de açúcar, difosfato de uridina-glicose (UDP-glicose), para o crescimento da cadeia de glucanos.

Em comparação com as microfibrilas de celulose, os polissacarídeos da matriz são sintetizados por enzimas ligadas à membrana, que polimerizam moléculas de açúcar dentro do complexo de Golgi e são fornecidas à parede celular por exocitose de vesículas minúsculas (**Figura 1.7**). Resíduos adicionais de açúcares podem ser acrescentados por outros conjuntos de enzimas como ramificações à cadeia principal de polissacarídeos. Diferentemente da celulose, que forma microfibrilas cristalinas, os polissacarídeos da matriz são muito menos organizados e, com frequência, são descritos como amorfos. Esse caráter amorfo é uma consequência da estrutura desses polissacarídeos – sua conformação ramificada e não linear. A hemicelulose predominante nas paredes celulares primárias da maioria das plantas terrestres é o xiloglucano, ao passo que a principal hemicelulose nas paredes celulares primárias de gramíneas (Poaceae) é o arabinoxilano.

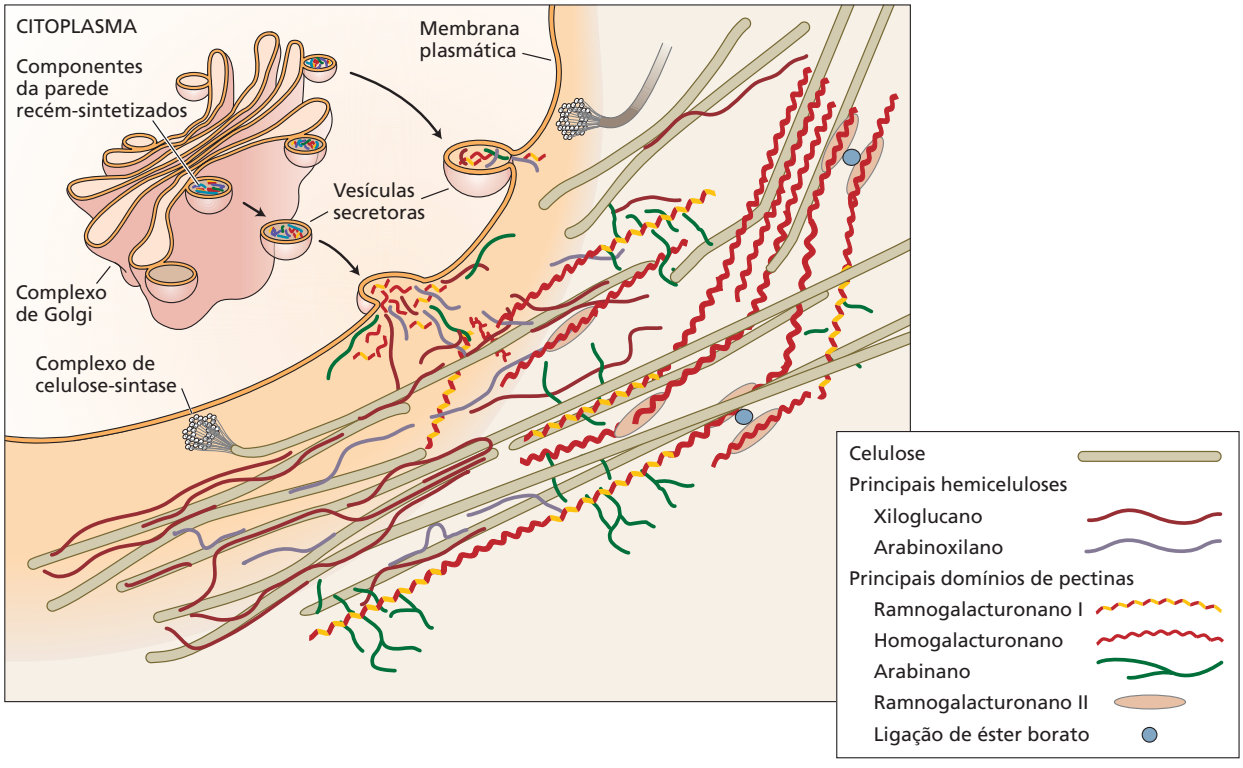


Figura 1.7 Diagrama esquemático dos principais componentes estruturais da parede celular primária e sua provável disposição. As microfibrilas de celulose (bastões cinza) são sintetizadas na superfície celular e parcialmente revestidas com hemiceluloses (cordões azuis e vermelho-escuros), as quais podem separar as microfibrilas umas das outras. As pectinas (cordões vermelhos, amarelos e verdes) formam uma matriz de entrelaçamento que controla o espaçamento das microfibrilas e a porosidade da parede. As pectinas e as hemiceluloses são sintetizadas no complexo de Golgi e transferidas para a parede via vesículas, que se fundem com a membrana plasmática e, desse modo, depositam esses polímeros na superfície celular. Para maior clareza, a rede de hemicelulose-celulose está destacada à esquerda, e a rede de pectina está destacada à direita. (De Cosgrove, 2005.)

Os plasmodesmos permitem o movimento livre de moléculas entre as células

O citoplasma das células adjacentes em geral está conectado por **plasmodesmos**, estruturas tubulares de 40 a 50 nm de diâmetro formados pelas membranas conectadas de células adjacentes (**Figura 1.8**). Os plasmodesmos facilitam o movimento intercelular de proteínas, ácidos nucleicos e outros sinais macromoleculares que coordenam processos de desenvolvimento entre células vegetais. As células vegetais interconectadas dessa maneira formam um contínuo citoplasmático referido como **simplasto**; o transporte de moléculas pequenas através dos plasmodesmos é chamado de **transporte simplástico** (ver Capítulos 3 e 6). O transporte no espaço permeável da parede celular, externo às células, é denominado **transporte apoplástico**. Ambas as formas de transporte são importantes no sistema vascular das plantas (ver Capítulo 6).

O simplasto pode transportar água, solutos e macromoléculas entre as células, sem atravessar a membrana plasmática. No entanto, existe uma restrição em relação ao tamanho das moléculas que podem ser transportadas através do simplasto; essa restrição é chamada de **limite de exclusão por tamanho**, e ela varia de acordo com o tipo de célula, o ambiente e o estágio de desenvolvimento. O transporte pode ser rastreado pelo estudo do movimento de proteínas marcadas por fluorescência ou de corantes entre as células. O movimento através dos plasmodesmos pode ser regulado, ou bloqueado, mediante alteração das dimensões das estruturas circundantes e do lume dentro de estruturas internas (ver Figura 1.8).

As novas células são produzidas por tecidos em divisão denominados meristemas

O crescimento vegetal está concentrado em regiões específicas de divisão celular chamadas de **meristemas**. Quase todas as divisões nucleares (mitose) e as divisões celulares (citocinese) ocorrem nessas regiões meristemáticas. Na planta jovem, os meristemas mais ativos são conhecidos como **meristemas apicais**, localizados nos ápices do caule e da raiz (**Figura 1.9**). A fase do desenvolvimento vegetal que dá origem aos novos órgãos e à forma básica da planta é denominada **crescimento primário**, que dá origem ao **corpo primário da planta**. O crescimento primário resulta da atividade dos meristemas apicais. A divisão celular no meristema produz células cuboides de cerca de 10 µm. A divisão é seguida por expansão celular progressiva, e as células em geral crescem até se tornarem muito mais longas do que largas (30-100 µm de comprimento, 10-25 µm de largura – cerca de metade da largura de um cabelo fino de bebê e cerca de 50 vezes a largura de uma bactéria típica). O aumento do comprimento produzido por crescimento primário amplia a polaridade do eixo da planta (ápice-base), que é estabelecida no embrião.

O tecido meristemático é também encontrado ao longo do comprimento da raiz e da parte aérea. As **gemas axilares** são meristemas que se desenvolvem no nó na axila foliar – a região entre a folha e o caule. As gemas axilares tornam-se os meristemas apicais de ramos. As ramificações das raízes, as **raízes laterais**, surgem a partir de células meristemáticas no **periciclo** ou meristema das ramificações da raiz (ver Figura 1.9D). Esse tecido meristemático, em seguida, torna-se o meristema apical da raiz lateral.

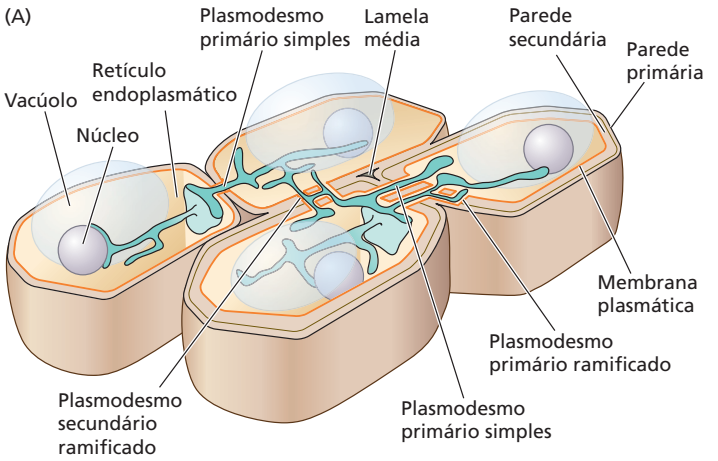
Posteriormente, o corpo primário da planta pode ser expandido mediante crescimento secundário (**Quadro 1.2**).

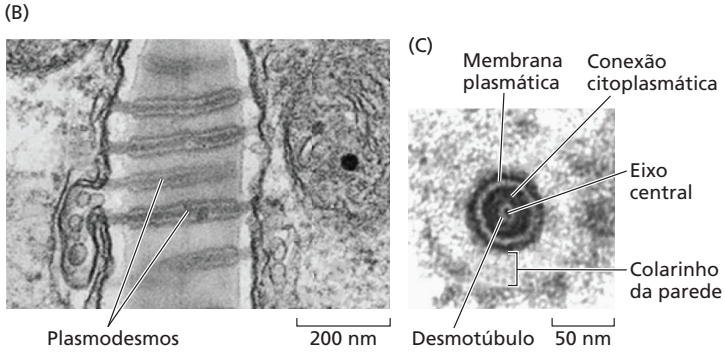
Tipos de células vegetais

Três sistemas de tecidos principais estão presentes em todos os órgãos vegetais: sistema dérmico, sistema fundamental e sistema vascular (ver Figura 1.9B-D). O **sistema dérmico** forma a camada de proteção externa da planta e é chamado de **epiderme** no corpo primário da planta; o **sistema fundamental** preenche o volume tridimensional da planta e inclui a **medula** e o **córtex** de caules primários, o parênquima cortical e a endoderme de raízes primárias, e o **mesofilo** nas folhas. O **sistema vascular** consiste de xilema e floema, cada um dos quais consistindo em células condutoras, células do parênquima e fibras de paredes espessas.

O sistema dérmico recobre as superfícies das plantas

A epiderme compreende vários tipos celulares, incluindo as células fundamentais (*pavement cells*), em forma de peças de quebra-cabeças ou de ladrilhos arredondados utilizados na pavimentação decorativa; as células-guarda (dos estômatos), que regulam as trocas gasosas na folha; e os tricomas, estruturas similares a pelos, presentes em folhas, caules e raízes. As células fundamentais da epiderme foliar da cebola são mostradas na **Figura 1.10A**. Em raízes, os pelos diferenciam-se a partir da epiderme. Muitas plantas têm relativamente poucos cloroplastos no tecido epidérmico foliar, talvez porque a divisão do cloroplasto seja interrompida. As células-guarda são caracteristicamente as únicas células epidérmicas com cloroplastos.





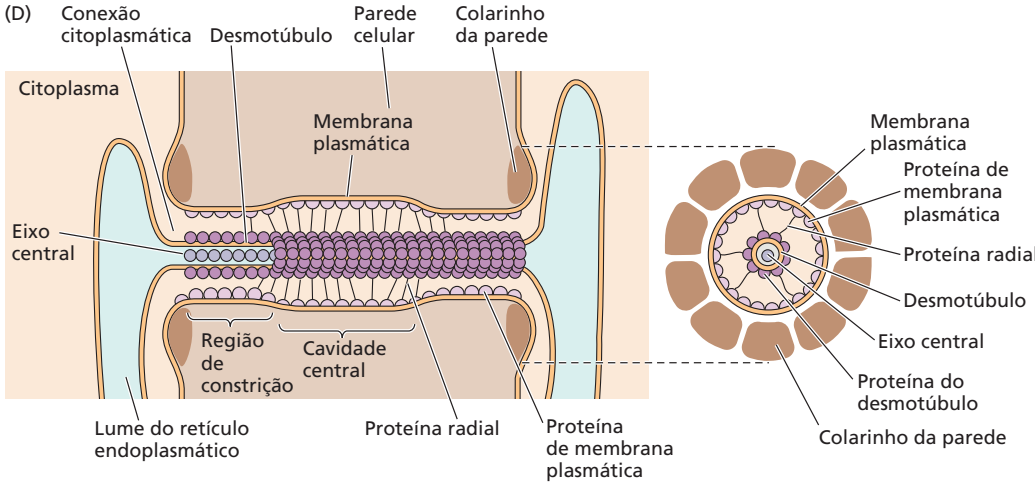


Figura 1.8 Plasmodesmos. (A) Representação diagramática das paredes celulares de quatro células vegetais adjacentes. Células apenas com paredes primárias e com ambas as paredes – primária e secundária – estão ilustradas. As paredes secundárias formam-se por dentro das paredes primárias. As células estão conectadas por plasmodesmos, que se formam durante a divisão celular. (B) Micrografia eletrônica de uma parede que separa duas células adjacentes, mostrando plasmodesmos simples em vista longitudinal. (C) Corte tangencial da parede celular mostrando um plasmodesmo. (D) Diagrama esquemático de um plasmodesmo em vista de superfície e em corte transversal. O poro consiste de uma cavidade central pela qual passa um cordão de retículo endoplasmático denominado desmotúbulo, conectando o retículo endoplasmático das células contíguas. A membrana plasmática está ligada ao desmotúbulo via proteínas radiais. Um colarinho da parede, ou esfíncter, envolve a constrição de cada plasmodesmo. (B de Robinson-Beers e Evert, 1991, cortesia de R. Evert; C de Bell e Oparka, 2011.)

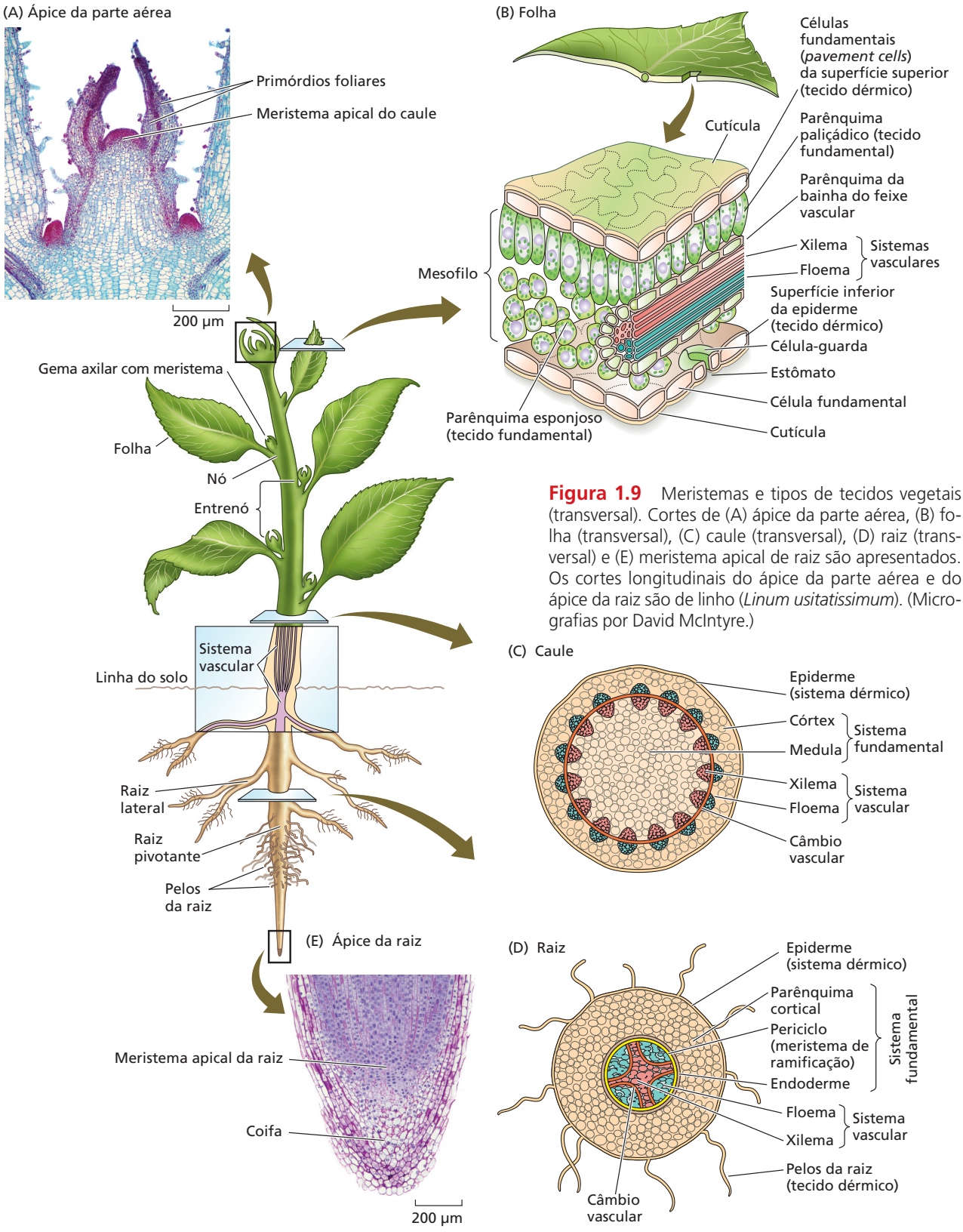
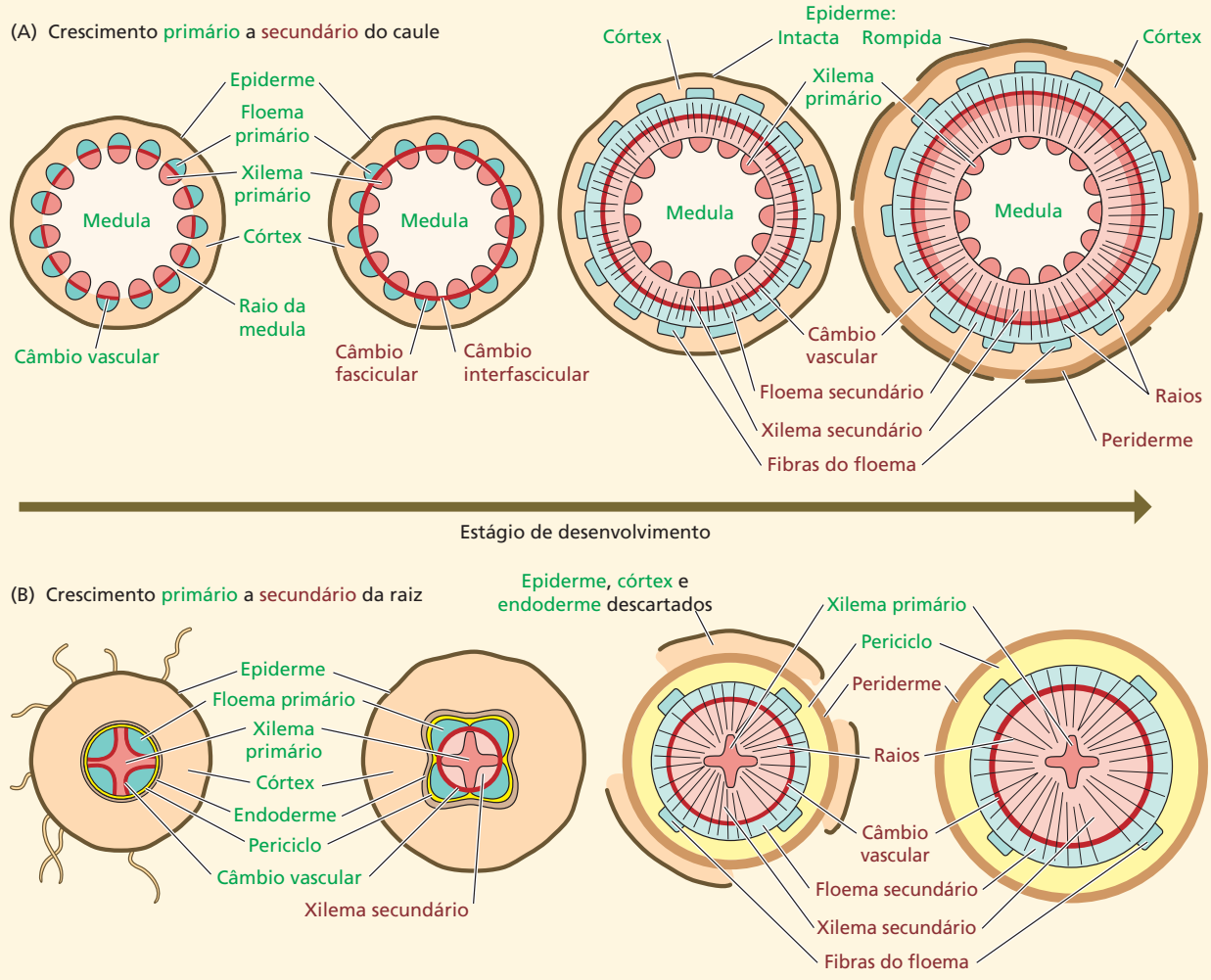


Figura 1.9 Meristemas e tipos de tecidos vegetais (transversal). Cortes de (A) ápice da parte aérea, (B) folha (transversal), (C) caule (transversal), (D) raiz (transversal) e (E) meristema apical de raiz são apresentados. Os cortes longitudinais do ápice da parte aérea e do ápice da raiz são de linho (*Linum usitatissimum*). (Micrografias por David McIntyre.)

QUADRO 1.2 O corpo secundário da planta

Os meristemas apicais de uma planta contribuem primariamente ao comprimento dos seus órgãos. Outro tipo de tecido meristemático, o **câmbio**, dá origem ao **crescimento secundário**, que produz um aumento na largura ou no diâmetro dos caules e das raízes (ver figura). A camada do câmbio que produz lenho é chamada de **câmbio vascular**. Esse meristema surge no sistema vascular, entre o xilema e o floema do corpo primário da planta. As células do câmbio vascular dividem-se longitudinalmente para produzir derivadas para o interior e o exterior do câmbio vascular tanto no caule quanto na raiz. As células no interior do câmbio vascular diferenciam-se em **xilema secundário**, que conduz água e nutrientes do solo para os outros órgãos vegetais, e é caracterizado por paredes secundárias espessas. Em climas temperados, o lenho estival (verão) é mais escuro e mais denso do que o lenho primaveril; camadas alternadas de lenhos estival e primaveril formam **anéis anuais**. As derivadas do câmbio vascular deslocadas na direção externa do caule ou da raiz secundários dão origem ao **floema secundário**, que, como o floema primário, conduz os produtos da fotossíntese – em direção descendente, a partir das folhas para outras partes da planta, ou em direção ascendente, a partir das folhas para as estruturas reprodutivas. As células do câmbio vascular podem também dividir-se transversalmente, produzindo as células radiais que formam os **raios**. A função dos raios é transportar água, minerais e material orgânico radialmente do xilema para os tecidos externos do caule.

O **câmbio suberoso**, ou **felogênio**, é a camada que produz a **periderme**, um tecido de proteção (ver figura) na parte externa de plantas lenhosas. O felogênio normalmente surge a cada ano no floema secundário. A produção de camadas de células suberosas resistentes à água isola os tecidos externos do floema do caule ou raiz do seu suprimento de água, o xilema, provocando seu encolhimento e morte. A **casca** de uma planta lenhosa é o termo coletivo para vários tecidos – floema secundário, córtex (em caules), periciclo (em raízes) e periderme – e pode ser desprendida como uma unidade na camada macia de câmbio vascular.



QUADRO 1.2 O corpo secundário da planta *(Continuação)*

Legenda da figura Crescimento secundário em caules e raízes. (A) Crescimento primário a secundário do caule. O crescimento primário está identificado com letras verdes, enquanto o crescimento secundário está identificado com letras marrons. O câmbio vascular inicia como regiões de crescimento separadas nos feixes vasculares (ou câmbio fascicular) de xilema e floema primários. À medida que a planta cresce, os feixes vasculares conectam-se pela união do câmbio fascicular com o câmbio interfascicular (entre os feixes). Logo que o câmbio vascular forma um anel contínuo, divide-se para dentro, gerando o xilema secundário, e para fora, gerando o floema secundário. As regiões do córtex desenvolvem-se em fibras de floema e na periderme, que contém o felogênio, ou câmbio suberoso, e a feloderme (externa). Com o crescimento, a epiderme rompe-se, e raios conectam as partes interna e externa do sistema vascular. (B) Crescimento primário a secundário da raiz. O cilindro vascular central contém floema e xilema primários. Como no caule, o câmbio vascular torna-se conectado e cresce para fora, gerando floema secundário e raios. À medida que as raízes aumentam em circunferência, o periciclo gera a periderme da raiz, enquanto a epiderme, o parênquima cortical e a endoderme são desprendidos. O periciclo produz as fibras do floema e os raios, bem como as raízes laterais (não mostradas). O câmbio vascular produz floema secundário e anéis de xilema secundário.

O tecido fundamental forma os corpos dos vegetais

O sistema fundamental constitui a maior parte do corpo primário da planta. O sistema fundamental consiste principalmente de três tipos de tecidos: parênquima, colênquima e esclerênquima. O **parênquima** é formado de células vivas com paredes primárias finas (**Figura 1.10B**). Essas células compõem grande parte do volume do corpo primário da planta, incluindo caules, folhas e raízes. As células do parênquima também possuem a capacidade de continuar se dividindo e podem se diferenciar em vários outros tecidos fundamentais e vasculares, após serem produzidas por meristemas.

As células de parênquima podem diferenciar-se em um outro tipo de tecido fundamental, denominado **colênquima**; esse tecido possui paredes primárias espessadas, mas, apesar disso, pode continuar a se alongar (**Figura 1.10C**). Um exemplo familiar é o das nervuras de caules do aipo, que possuem paredes celulares espessas ricas em pectina. As células de parênquima podem se diferenciar também em **esclerênquima**, cujas células (esclereídes e fibras) têm paredes secundárias espessas (**Figura 1.10D**). As esclereídes derivam de células parenquimáticas em folhas (p. ex., nenúfar), flores (p. ex., camélia) e frutos (p. ex., pera).

As **fibras** desenvolvem-se a partir do parênquima e formam estruturas alongadas de suporte com paredes secundárias espessas, tanto no tecido fundamental quanto no sistema vascular. As fibras podem crescer e tornar-se as células mais longas das plantas superiores. Por exemplo, as fibras individuais do floema do rami (*Bochmeria nivea*) podem alcançar 25 cm de comprimento! Uma vez que suas paredes são enrijecidas com lignina após o alongamento, essas células apresentam resistência à tração muito alta; não é de admirar, portanto, que tais fibras, chamadas fibras liberianas (fibras do floema), sejam empregadas para produzir tecidos, papel e outros materiais. Cavidades (ou canais) especializadas na parede secundária, chamadas de **pontoações**, comunicam as fibras vivas entre si. As pontoações de fibras contíguas ajustam-se entre si, formando **pares de pontoações**. Os pares de pontoações em células vivas muitas vezes são agrupados, formando campos de plasmodesmos.

O sistema vascular forma redes de transporte entre diferentes partes da planta

As células do xilema que conduzem água e sais minerais a partir da raiz, os **elementos traqueais**, não permanecem vivas na maturidade e consistem em **traqueídes** (em todas as plantas vasculares) e **elementos de vaso**, mais curtos (principalmente em angiospermas) (**Figura 1.10E**). Os elementos de vaso enfileiram-se extremidade com extremidade, formando colunas chamadas de **vasos**. As células do protoxilema com paredes primárias começam a se diferenciar em elementos traqueais maduros mediante depósito de paredes celulares secundárias com espessamento espiral de celulose e reforçadas com lignina. Uma vez cessado o alongamento celular, grandes placas de perfuração surgem nas paredes das suas extremidades superior e inferior. As paredes secundárias laterais continuam a espessar, exceto nos pontos que contêm as pontoações, as quais iniciam como campos de plasmodesmos e, por fim, tornam-se canais nas paredes partilhadas entre células adjacentes. As células das traqueídes e dos vasos passam por um processo chamado de **morte celular programada** e morrem, deixando um feixe de tubos formados pelas paredes secundárias e conectados lateralmente por pontoações. Essas pontoações são importantes porque o fluxo através desses tubos estreitos depende da existência de uma corrente líquida contínua (ver Capítulos 3 e 6).

As células do floema, que conduzem os produtos da fotossíntese desde as folhas até as raízes, bem como para as flores e sementes (ver Capítulo 10), permane-

(A) Sistema dérmico: células epidérmicas

(B) Sistema fundamental: células de parênquima

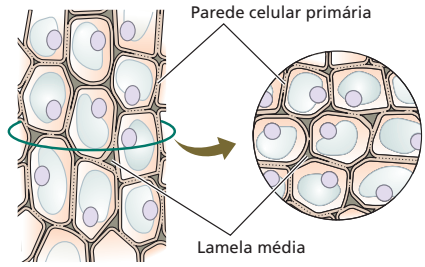
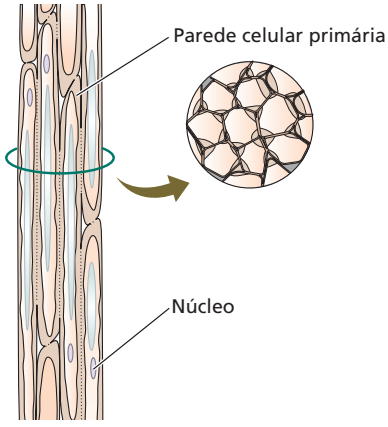
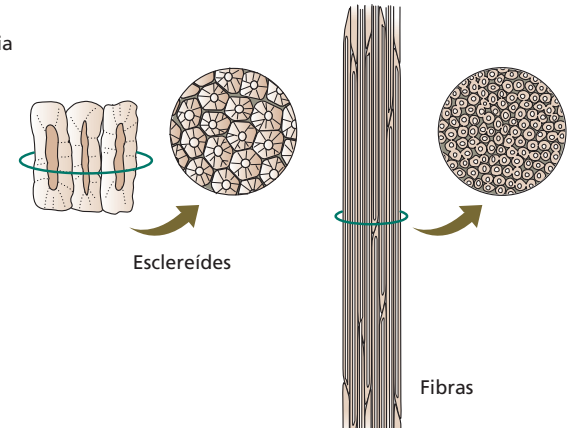


Figura 1.10 Ilustrações de tipos celulares vegetais básicos. (A) A epiderme de uma folha. Os tipos celulares do sistema fundamental abrangem (B) parênquima, (C) colênquima e (D) esclerênquima. O sistema vascular possui células condutoras do (E) xilema e (F) floema. (A © Heiti Paves/Alamy Stock Photo; B-F de Esau, 1977.)

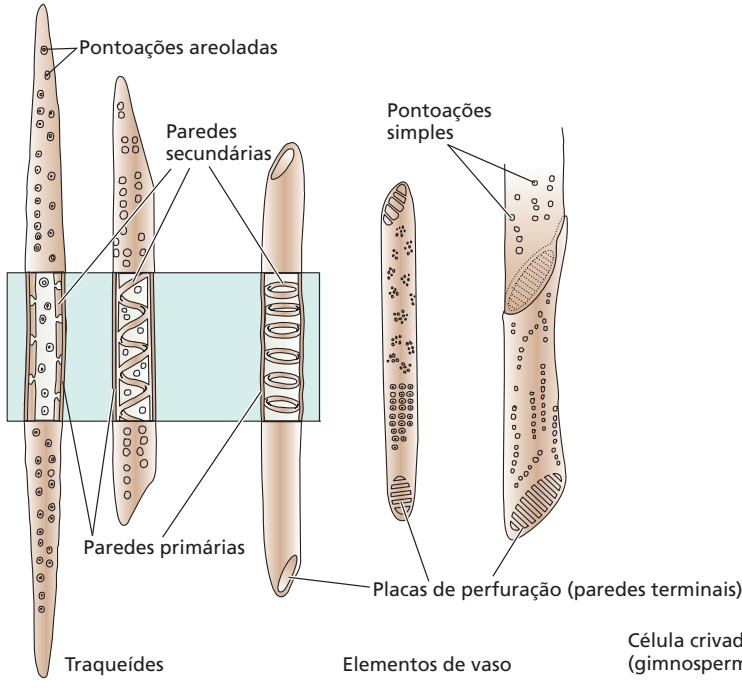
(C) Sistema fundamental: células de colênquima



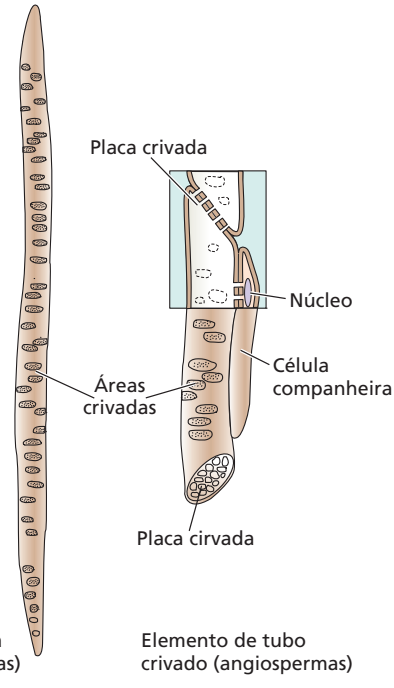
(D) Sistema fundamental: células de esclerênquima



(E) Sistema vascular: xilema



(F) Sistema vascular: floema



cem vivas na maturidade e não possuem paredes lignificadas. Elas abrangem os **elementos de tubo crivado** – que se enfileiram, formando os **tubos crivados** – nas angiospermas e as **células crivadas** – que se sobrepõem – nas gimnospermas (**Figura 1.10F**). Os elementos de tubo crivados são conectados às **células companheiras** especializadas via campos de plasmodesmos denominados **áreas crivadas**. Os elementos de tubo crivado são dependentes metabolicamente das suas células companheiras; qualquer dano à célula companheira resulta na morte do elemento de tubo crivado.

Organelas da célula vegetal

Todas as células de plantas têm a mesma organização básica: elas contêm citosol, um núcleo e outras organelas subcelulares; os constituintes celulares internos são envolvidos pela membrana plasmática e paredes celular (**Figura 1.11**). Todas as células vegetais *começam* com um conjunto semelhante de organelas. Com base em sua origem e na possibilidade de dividir-se independentemente, essas organelas se enquadram em duas categorias principais:

1. *Sistema de endomembranas:* retículo endoplasmático, envoltório nuclear, complexo de Golgi, vacúolo, endossomos e membrana plasmática. Outras organelas derivadas do sistema de endomembranas incluem os corpos lipídicos, os peroxissomos e os glioxissomos, que atuam na reserva de lipídeos e no metabolismo do carbono nas sementes e nas folhas. O sistema de endomembranas exerce um papel central nos processos de secreção, na reciclagem de membranas e no ciclo celular. A membrana plasmática regula o transporte para dentro e para fora da célula. Os endossomos originam-se de vesículas derivadas da membrana plasmática e atuam no processamento ou na reciclagem dos conteúdos vesiculares.

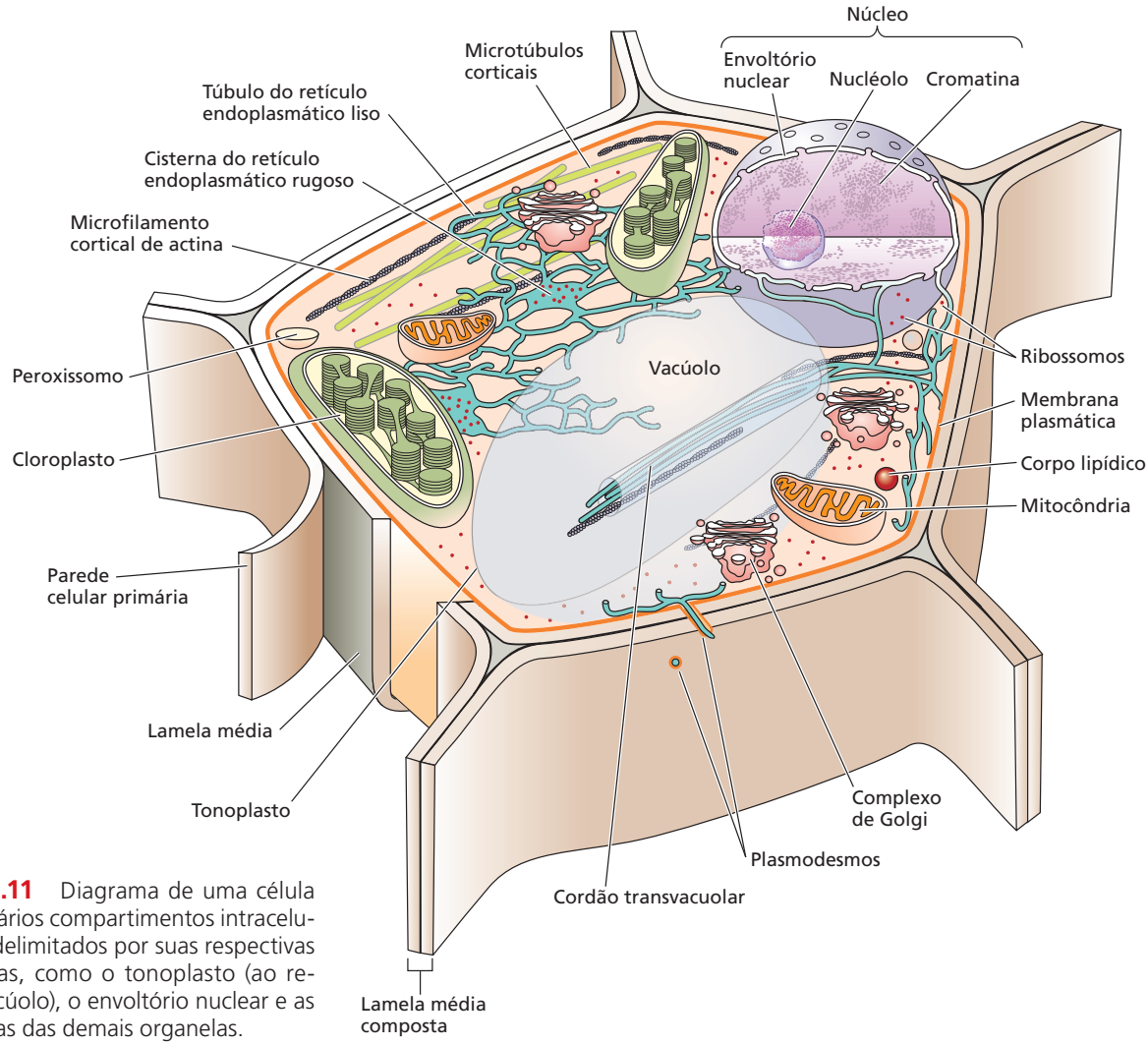


Figura 1.11 Diagrama de uma célula vegetal. Vários compartimentos intracelulares são delimitados por suas respectivas membranas, como o tonoplasto (ao redor do vacúolo), o envoltório nuclear e as membranas das demais organelas.

2. *Organelas semiautônomas (de divisão independente):* plastídios e mitocôndrias, que atuam no metabolismo energético e de reserva, além de sintetizarem uma ampla gama de metabólitos e moléculas estruturais.

Como todas essas organelas são compartimentos membranosos, inicialmente são descritas a estrutura e a função das membranas.

As membranas biológicas são bicamadas que contêm proteínas

Todas as células são envolvidas por uma membrana que representa seu limite, separando o citoplasma do ambiente externo. Essa membrana plasmática permite que a célula absorva e retenha certas substâncias enquanto exclui outras. Várias proteínas de transporte, incorporadas à membrana plasmática, são responsáveis por esse tráfego seletivo de solutos – íons hidrossolúveis e moléculas pequenas não carregadas – através da membrana. A acumulação de íons ou moléculas no citosol, pela ação das proteínas de transporte, consome energia metabólica. Em células eucarióticas, as membranas compartimentalizam o material genético, estabelecem os limites de outras organelas especializadas da célula e regulam os fluxos de íons e metabólitos para dentro e para fora desses compartimentos.

De acordo com o **modelo do mosaico fluido**, todas as membranas biológicas apresentam a mesma organização molecular básica. Elas consistem em uma dupla camada (*bicamada*) de lipídeos na qual as proteínas estão embebidas (**Figura 1.12**). Cada camada é chamada de *face* da bicamada. As proteínas são responsáveis por quase metade da massa da maioria das membranas. No entanto, a constituição dos componentes lipídicos e as propriedades das proteínas variam de membrana para membrana, conferindo características funcionais específicas a cada uma.

LIPÍDEOS Os lipídeos mais relevantes encontrados na membrana de plantas são os fosfolipídeos, uma classe de lipídeos em que dois ácidos graxos estão covalentemente ligados ao glicerol, que, por sua vez, está ligado covalentemente a um grupo fosfato. Ainda, ligado ao grupo fosfato no fosfolipídeo, há um componente variável, chamado de *grupo da cabeça*, tal como colina,

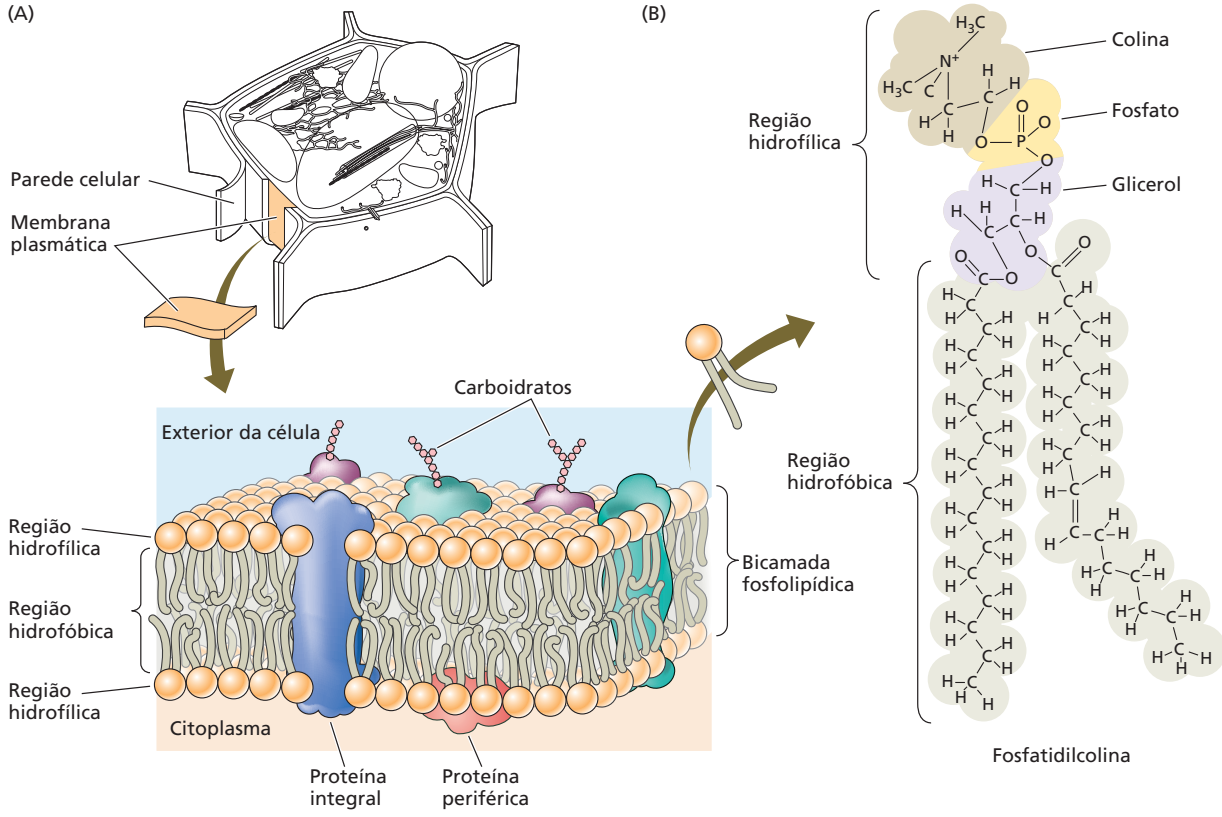


Figura 1.12 (A) A membrana plasmática, o retículo endoplasmático e outras endomembranas das células vegetais consistem em proteínas embebidas em uma bicamada fosfolipídica. (B) Estrutura química da fosfatidilcolina, um fosfolipídeo típico de membrana vegetal. As duas cadeias de ácidos graxos diferem no número de ligações duplas (ver Capítulo 11). (B de Buchanan et al., 2000.)

glicerol ou inositol (ver Figura 1.12B). As cadeias de hidrocarbonetos não polares dos ácidos graxos formam uma região hidrofóbica, ou seja, que exclui a água. Ao contrário dos ácidos graxos, os grupos da cabeça são altamente polares; por conseguinte, as moléculas fosfolipídicas apresentam tanto propriedades hidrofílicas quanto hidrofóbicas (ou seja, são *anfipáticas*). Vários fosfolipídeos encontram-se distribuídos assimetricamente na membrana plasmática, conferindo assimetria à membrana; em termos da composição dos fosfolipídeos, a face externa da membrana plasmática voltada para o exterior da célula é diferente da face interna, voltada para o citosol. As membranas internas dos **plastídios** – grupo de organelas ligadas à membrana ao qual os cloroplastos pertencem – são únicas, na medida em que sua composição lipídica consiste quase inteiramente em glicosilglicerídeos, com grupos da cabeça polar de glicosil derivados de galactose.

As cadeias de ácidos graxos dos fosfolipídeos e glicosilglicerídeos variam em comprimento, mas em geral possuem de 16 a 24 carbonos. Se os carbonos estão conectados por ligações simples, a cadeia de ácido graxo é dita *saturada* (com átomos de hidrogênio), mas, se a cadeia inclui uma ou mais ligações duplas, o ácido graxo é *insaturado*.

As ligações duplas em uma cadeia de ácido graxo criam uma dobra na cadeia que impede o arranjo compactado dos fosfolipídeos na bicamada (i.e., as ligações adquirem uma configuração *cis* dobrada, ao contrário de uma configuração *trans* não dobrada). As dobras promovem a fluidez da membrana, que é crítica para muitas das suas funções. A fluidez é também fortemente influenciada pela temperatura. Uma vez que os vegetais não podem regular a temperatura de seus corpos, eles enfrentam, com frequência, o problema de manter a fluidez da membrana sob baixas temperaturas, que tendem a diminuir a fluidez. Assim, para manter a fluidez da membrana em temperaturas baixas, os vegetais podem produzir fosfolipídeos de membrana com uma porcentagem mais alta de ácidos graxos insaturados, como o *ácido oleico* (uma ligação dupla), o *ácido linoleico* (duas ligações duplas) e o *ácido linolênico* (três ligações duplas).

PROTEÍNAS As proteínas associadas à bicamada lipídica são de três tipos principais: integrais, periféricas e ancoradas.

As **proteínas integrais de membrana** estão embebidas na bicamada lipídica (ver Figura 1.12A). A maioria das proteínas integrais atravessa completamente a bicamada lipídica. Desse modo, uma parte da proteína interage com o exterior da célula, outra com o centro hidrofóbico e uma terceira parte interage com o interior da célula, o citosol. Aquelas que atuam como canais iônicos (ver Capítulo 6) são sempre proteínas integrais de membrana, como são certos receptores que participam nas rotas de transdução de sinal (ver Capítulo 12). Algumas proteínas integrais de membrana, na superfície externa da membrana plasmática, reconhecem e ligam-se firmemente aos constituintes da parede celular, estabelecendo uma ligação cruzada entre a membrana e a parede.

As **proteínas periféricas de membrana** estão ligadas à superfície da membrana (ver Figura 1.12A) por ligações não covalentes, como ligações iônicas ou ligações de hidrogênio. Essas proteínas podem ser dissociadas da membrana com soluções de alta salinidade ou agentes caotrópicos, que rompem ligações iônicas e de hidrogênio, respectivamente. As proteínas periféricas exercem várias funções na célula. Por exemplo, algumas estão envolvidas nas interações entre as membranas e os principais elementos do citoesqueleto, os microtúbulos e os microfilamentos de actina.

As **proteínas ancoradas** estão ligadas covalentemente à superfície da membrana via moléculas de lipídeos. Por estarem distribuídos assimetricamente em lados diferentes da membrana plasmática, os lipídeos específicos tornam os dois lados da membrana ainda mais distintos.

O núcleo

O **núcleo** é a organela ligada à membrana que contém a informação genética responsável pela regulação do metabolismo, do crescimento e da diferenciação da célula. Coletivamente, os genes e suas sequências interpostas são referidos como **genoma nuclear**. O tamanho do genoma nuclear nos vegetais é altamente variável, podendo ser de aproximadamente $1{,}2 \times 10^8$ pares de bases em *Arabidopsis thaliana*, espécie parente da mostarda, até 1×10^{11} pares de bases no lírio *(Fritillaria assyriaca)*. O restante da informação genética das células está contido nas duas organelas semiautônomas – o plastídio e a mitocôndria – que serão discutidas mais adiante neste capítulo.

O núcleo consiste de uma matriz complexa, o **nucleoplasma**, limitado por uma membrana dupla denominada **envoltório nuclear** (**Figura 1.13A**), que é um subdomínio do retículo endoplasmático (RE; ver abaixo). Os **poros nucleares** formam canais seletivos entre as duas membranas, conectando o nucleoplasma com o citoplasma (**Figura 1.13B**). Pode haver de pouquíssimos a muitos milhares de poros nucleares em cada envoltório nuclear.

O "poro" nuclear é, na verdade, uma estrutura elaborada composta de mais de 100 nucleoporinas diferentes em arranjo octogonal, formando o complexo

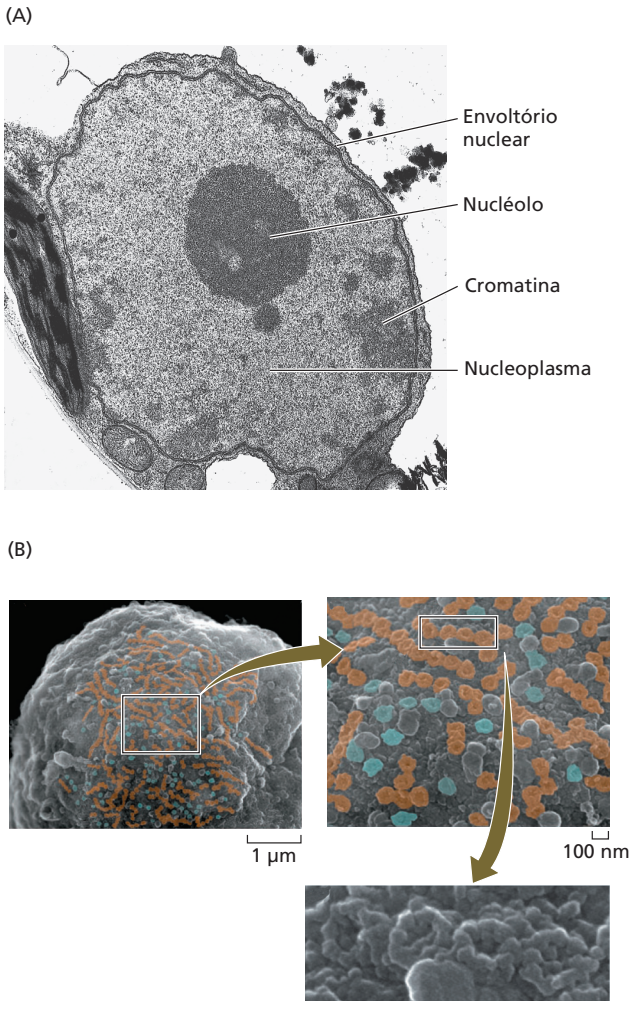


Figura 1.13 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de um núcleo vegetal, mostrando o nucléolo e o envoltório nuclear. (B) Organização de complexos do poro nuclear (CPNs) na superfície do núcleo de células de tabaco cultivadas. Os CPNs em contato entre si estão corados de marrom; os demais estão corados de azul. O primeiro destaque (superior à direita) ilustra que a maioria dos CPNs está intimamente associada, formando fileiras de 5 a 30 complexos. O segundo destaque (inferior à direita) mostra a íntima associação dos CPNs. (A cortesia de R. Evert; B de Fiserova et al., 2009.)

do poro nuclear (CPN) de 105 nm. As nucleoporinas revestem o canal de 40 nm do CPN, formando uma malha que atua como filtro supramolecular. Várias proteínas necessárias para a importação e a exportação nuclear foram identificadas. Uma sequência específica de aminoácidos chamada de sinal de localização nuclear é necessária para que uma proteína entre no núcleo.

O núcleo é o local de armazenagem e replicação dos **cromossomos**, estruturas constituídas de DNA e suas proteínas associadas (**Figura 1.14**). Coletivamente, esse complexo DNA-proteínas é conhecido como **cromatina**. Em geral, o comprimento linear da totalidade do DNA em qualquer genoma da planta é milhões de vezes maior do que o diâmetro do núcleo em que se encontra. Para solucionar o problema de compactação do DNA cromossômico no núcleo, segmentos da dupla-hélice de DNA enrolam-se duas vezes em torno de um cilindro sólido de oito moléculas de proteínas **histonas**, formando um **nucleossomo**. A montagem de nucleossomos é também auxiliada por complexos proteicos grandes denominados condensinas. Os nucleossomos são organizados como contas de um colar ao longo de cada cromossomo. Quando o núcleo não está em divisão, os cromossomos mantêm sua independência espacial; eles não "se entrelaçam," e, em vez disso, permanecem completamente individualizados.

Durante a mitose, a cromatina condensa-se, inicialmente por um forte espiralamento em uma fibra de cromatina de 30 nm, com seis nucleossomos por volta. A seguir, ocorrem processos adicionais de dobramento e compactação, que dependem de interações entre as proteínas e os ácidos nucleicos (ver Figura 1.14). Na interfase (discutida mais adiante), dois tipos de cromatina podem ser distinguidos, com base no grau de condensação: a heterocromatina e a eucromatina. A **heterocromatina** é uma forma de cromatina altamente compactada e transcricionalmente inativa, representando quase 10% do DNA. A maior parte da heterocromatina está concentrada ao longo da periferia da membrana nuclear e associada a regiões dos cromossomos que contêm poucos genes, como os telômeros e os centrômeros. O restante do DNA consiste em **eucromatina**, uma forma descondensada e transcricionalmente ativa. Somente cerca de 10% da eucromatina é transcricionalmente ativa em determinado momento. O restante permanece em um estado intermediário de condensação, entre a eucromatina transcricionalmente ativa e a heterocromatina. Os cromossomos localizam-se em regiões específicas do nucleoplasma, cada um em seu espaço, indicando possibilidade de regulação separada de cada cromossomo.

Durante o ciclo celular, a cromatina passa por mudanças estruturais dinâmicas. Além das mudanças locais transitórias que são necessárias para a transcrição, as regiões heterocromáticas podem ser convertidas em regiões eucromáticas, e vice-versa, pela metilação de citosina ou pela adição ou remoção de grupos funcionais nas proteínas histonas. Essas mudanças globais no genoma podem dar origem a mudanças estáveis na expressão gênica. Em geral, essas mudanças que ocorrem sem alteração na sequência do DNA são denominadas *regulação epigenética*.

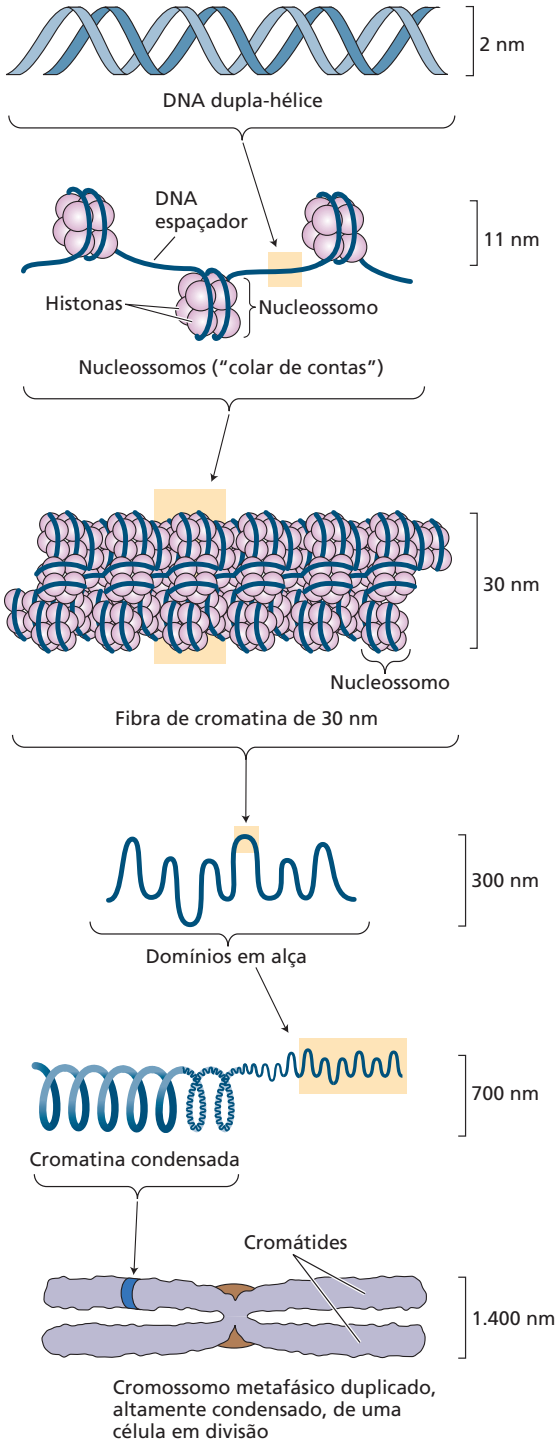


Figura 1.14 Compactação do DNA em um cromossomo metafásico. O DNA é inicialmente agregado em nucleossomos e, após, enrola-se helicoidalmente para formar a fibra de cromatina de 30 nm. Torções adicionais levam ao cromossomo metafásico condensado. (De Alberts et al., 2007.)

O núcleo contém uma região densamente granular denominada **nucléolo**, que é o local da síntese de **ribossomos** (ver Figura 1.13A). As células típicas apresentam um nucléolo por núcleo; algumas células apresentam mais. O nucléolo inclui porções de um ou mais cromossomos onde os genes do RNA ribossômico (rRNA) estão agrupados, formando uma região denominada **região organizadora de nucléolo** (**RON**). Embora os cromossomos permaneçam amplamente separados dentro do núcleo, porções de vários podem reunir-se nas suas partes medianas, ajudando a formar o nucléolo. O nucléolo executa a montagem das proteínas e do RNA do ribossomo em uma subunidade grande e uma pequena, sendo que cada uma sai do núcleo separadamente, pelos poros nucleares. As duas subunidades unem-se no citoplasma para formar o ribossomo completo (ver Figura 1.15A, número 1). Os ribossomos montados são nanomáquinas de síntese de proteínas. Aqueles produzidos pelo núcleo para a síntese de proteínas citoplasmáticas "eucarióticas", os ribossomos 80S, são maiores do que os ribossomos 70S. Estes são montados e mantidos no interior das mitocôndrias e dos plastídios para seus programas "procarióticos" de síntese proteica.

A expressão gênica envolve a transcrição e a tradução

O núcleo é o local de leitura, ou **transcrição**, do DNA da célula (**Figura 1.15A**). Parte do DNA é transcrita como RNA mensageiro (mRNA), que codifica proteínas. Os ribossomos leem o mRNA em uma direção, a partir da extremidade 5′ para a 3′ (**Figura 1.15B**). Outras regiões do DNA são transcritas em RNA de transferência (tRNA) e rRNA para serem utilizadas na **tradução** (ver Figura 1.15A, números 1-3). O RNA move-se através dos poros nucleares para o citoplasma, onde os polirribossomos (grupos de ribossomos que traduzem uma única fita de RNA) "livres" no citosol (não estão ligados a membranas) traduzem o RNA em proteínas destinadas ao citoplasma e às organelas que recebem proteínas independentemente da rota de endomembranas. Proteínas secretadas e de endomembrana entram no sistema de endomembranas durante o processo de tradução (por cotradução) nos polirribossomos ligados ao RE. O mecanismo de inserção co-traducional de proteínas no RE é complexo, envolvendo os ribossomos, o mRNA que codifica a proteína de secreção e um poro proteico especial para translocação, o **translocon**, na membrana do RE (ver Figura 1.15A, números 4-7).

As proteínas sintetizadas nos ribossomos citosólicos, que são destinadas às organelas com membrana após a tradução, empregam inserção pós-traducional para atravessar a membrana da organela. O processo de tradução nos polirribossomos citosólicos ou

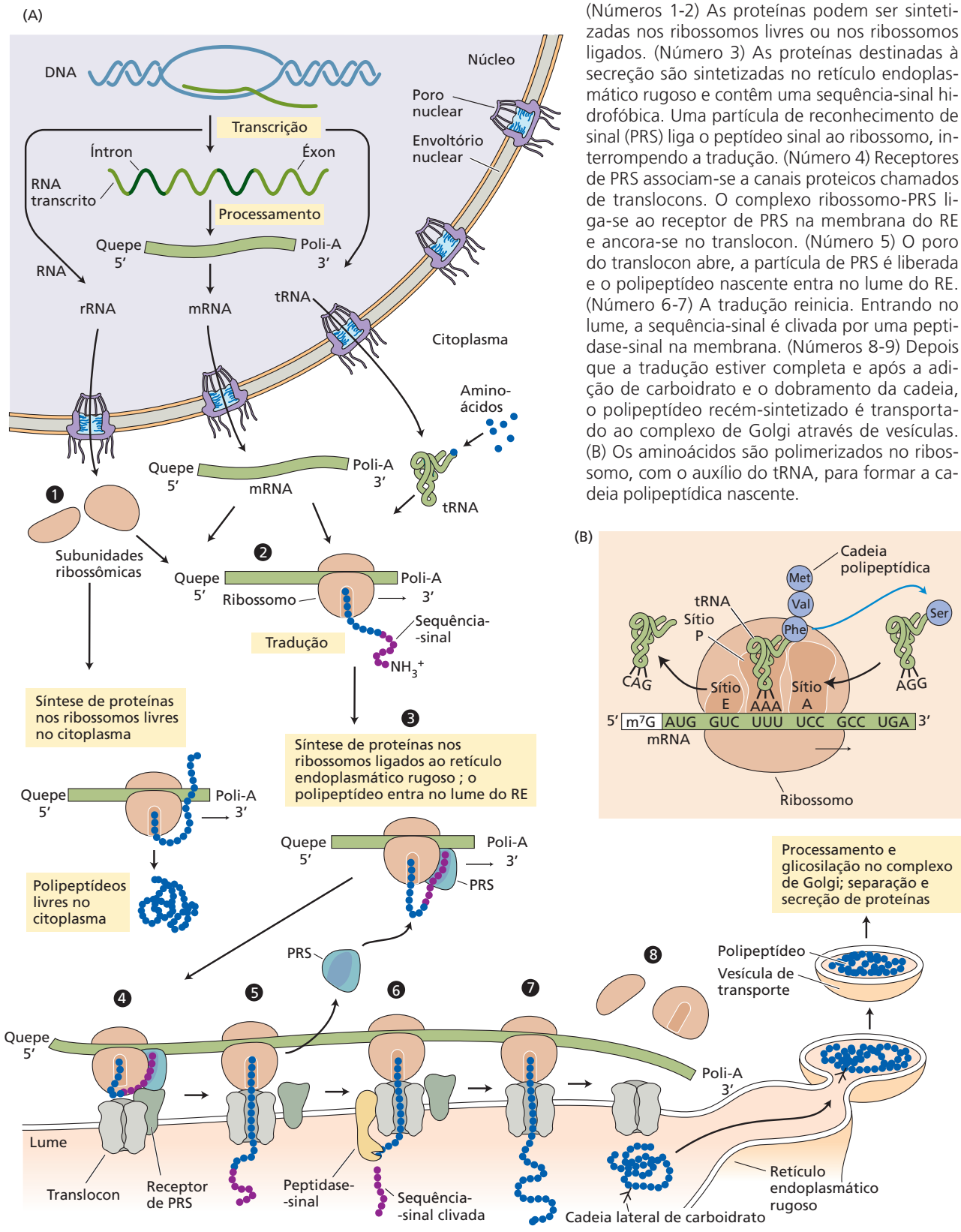


Figura 1.15 (A) Etapas básicas da expressão gênica, incluindo a transcrição, o processamento, a exportação para o citoplasma e a tradução. (Números 1-2) As proteínas podem ser sintetizadas nos ribossomos livres ou nos ribossomos ligados. (Número 3) As proteínas destinadas à secreção são sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso e contêm uma sequência-sinal hidrofóbica. Uma partícula de reconhecimento de sinal (PRS) liga o peptídeo sinal ao ribossomo, interrompendo a tradução. (Número 4) Receptores de PRS associam-se a canais proteicos chamados de translocons. O complexo ribossomo-PRS liga-se ao receptor de PRS na membrana do RE e ancora-se no translocon. (Número 5) O poro do translocon abre, a partícula de PRS é liberada e o polipeptídeo nascente entra no lume do RE. (Número 6-7) A tradução reinicia. Entrando no lume, a sequência-sinal é clivada por uma peptidase-sinal na membrana. (Números 8-9) Depois que a tradução estiver completa e após a adição de carboidrato e o dobramento da cadeia, o polipeptídeo recém-sintetizado é transportado ao complexo de Golgi através de vesículas. (B) Os aminoácidos são polimerizados no ribossomo, com o auxílio do tRNA, para formar a cadeia polipeptídica nascente.

ligados à membrana do RE produz a sequência primária da proteína, que inclui, além da sequência envolvida na função proteica, a informação requerida para "enviar" (marcar) a proteína para destinos diferentes na célula.

A regulação pós-traducional determina o tempo de vida das proteínas

A estabilidade proteica exerce um papel importante na regulação da longevidade de uma proteína e, portanto, na expressão gênica. Uma vez sintetizada, uma proteína tem um tempo de vida finito na célula, que vai desde alguns minutos a várias horas, ou mesmo dias. Assim, níveis estáveis de proteínas celulares refletem um equilíbrio entre a síntese e a degradação das proteínas, denominado **renovação** (*turnover*). Nas células vegetais e animais, existem duas rotas distintas de renovação de proteínas: uma em vacúolos líticos especializados (chamados de lisossomos em células animais; ver próxima seção) e outra no citosol e no núcleo.

A rota de renovação de proteínas que ocorre no citosol e no nucleoplasma envolve a formação de uma ligação covalente ATP-dependente entre a proteína que será degradada e um polipeptídeo pequeno de 76 aminoácidos chamado **ubiquitina**. A adição de uma ou mais moléculas de ubiquitina a uma proteína é chamada de *ubiquitinação*. A ubiquitinação marca uma proteína para sua destruição por um grande complexo proteolítico ATP-dependente, chamado de **proteassomo 26S**, que reconhece especificamente essas moléculas "marcadas" (**Figura 1.16**). Mais de 90% das proteínas de vida curta nas células eucarióticas são degradadas pela rota da ubiquitina.

A ubiquitinação é iniciada quando a enzima ativadora de ubiquitina (E1) catalisa a adenilação ATP-dependente da porção C-terminal da ubiquitina. A ubiquitina adenilada é, então, transferida para um resíduo de cisteína em uma segunda enzima, a enzima conjugadora de ubiquitina (E2). As proteínas destinadas à degradação são ligadas por um terceiro tipo de proteína, a ubiquitina-ligase (E3). O complexo E2-ubiquitina, em seguida, transfere sua ubiquitina a um resíduo de lisina da proteína ligada à E3. Esse processo pode ocorrer várias vezes, formando um polímero de ubiquitina. A proteína ubiquitinada é, então, destinada a um proteassomo para degradação.

Há uma infinidade de ubiquitina-ligases proteína-específicas que regulam a renovação de proteínas-alvo específicas. No Capítulo 15, discutiremos mais detalhadamente exemplos dessa rota, em relação à atividade de hormônios vegetais.

O sistema de endomembranas

O sistema de endomembranas das células eucarióticas é o conjunto de membranas internas relacionadas. Esse sistema subdivide a célula em compartimentos funcionais e estruturais e distribui membranas e proteínas através do tráfego vesicular entre as organelas. Tendo já descrito o núcleo, descrevemos aqui os outros compartimentos importantes de endomembranas.

O retículo endoplasmático é uma rede de endomembranas

O **retículo endoplasmátio** (**RE**), composto de uma extensa rede de túbulos, é contínuo com o envoltório nuclear. Os túbulos se juntam, formando uma rede de sáculos achatados denominados **cisternas** (**Figura 1.17**).

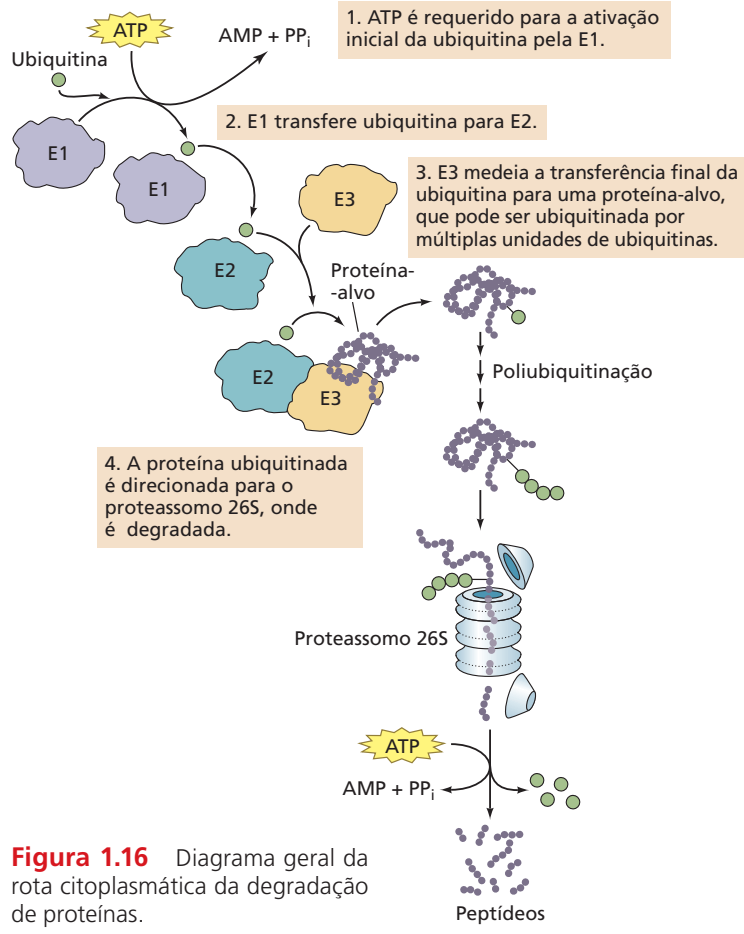


Figura 1.16 Diagrama geral da rota citoplasmática da degradação de proteínas.

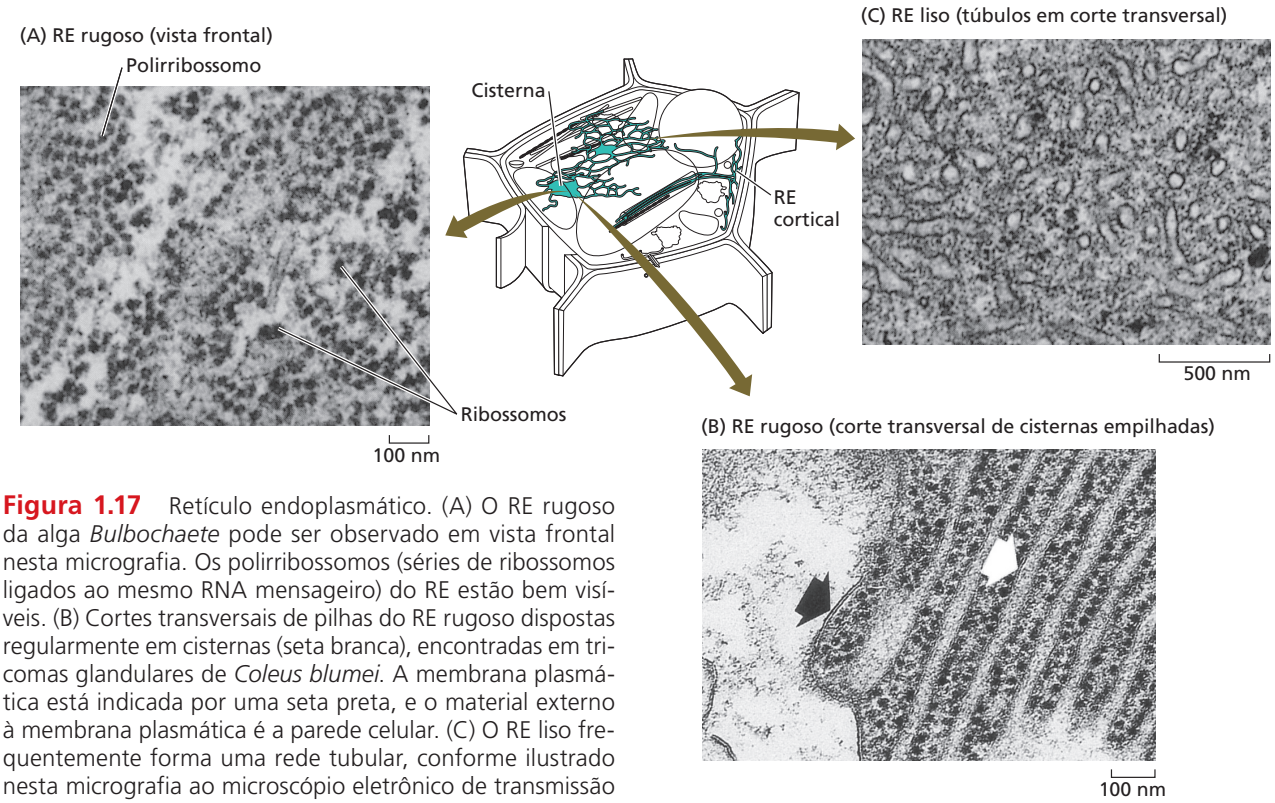


Figura 1.17 Retículo endoplasmático. (A) O RE rugoso da alga *Bulbochaete* pode ser observado em vista frontal nesta micrografia. Os polirribossomos (séries de ribossomos ligados ao mesmo RNA mensageiro) do RE estão bem visíveis. (B) Cortes transversais de pilhas do RE rugoso dispostas regularmente em cisternas (seta branca), encontradas em tricomas glandulares de *Coleus blumei*. A membrana plasmática está indicada por uma seta preta, e o material externo à membrana plasmática é a parede celular. (C) O RE liso frequentemente forma uma rede tubular, conforme ilustrado nesta micrografia ao microscópio eletrônico de transmissão de uma pétala jovem de *Primula kewensis*. (Micrografias de Gunning e Steer, 1996.)

Os túbulos espalham-se por toda a célula, formando associações estreitas com outras organelas. A rede do RE pode, portanto, ser uma rede de comunicação entre organelas de uma célula, ao mesmo tempo em que serve como um sistema de síntese e de distribuição de proteínas e de lipídeos. O RE que se encontra logo abaixo da membrana plasmática, e provavelmente está ligado a ela, permanece na camada mais externa do citoplasma, chamada de córtex celular. Por isso, essa porção do RE é chamada de **RE cortical**.

A região do RE que apresenta muitos ribossomos ligados à sua membrana é denominada **RE rugoso** (**RER**), pois os ribossomos conferem um aspecto granuloso ao RE quando visto em micrografias eletrônicas (ver Figura 1.17A e B). Já a porção do retículo endoplasmático sem ribossomos ligados à sua membrana é denominada **RE liso**, o sítio da biossíntese de lipídeos (ver Figura 1.17C).

O RE é a principal fonte de fosfolipídeos de membrana e fornece proteínas de membrana e cargas proteicas para os outros compartimentos na rota de endomembranas: envoltório nuclear, complexo de Golgi (ver Figura 1.11), vacúolos, membrana plasmática e sistema endossômico. Ele ainda transporta algumas proteínas para o cloroplasto. A maior parte desse transporte ocorre por vesículas especializadas que se movem entre as organelas de endomembranas.

Os vacúolos apresentam diversas funções nas células vegetais

O vacúolo vegetal foi originalmente definido por sua aparência ao microscópio – um compartimento envolvido por membrana, sem citoplasma. Em vez de citosol, o vacúolo contém a **seiva vacuolar**, composta de água e solutos. O aumento de volume de células vegetais durante o crescimento ocorre principalmente pelo aumento do volume de seiva vacuolar. Em muitas células vegetais adultas, um vacúolo central grande ocupa até 95% do volume celular total. A possível variação no tamanho, na aparência e nos conteúdos dos vacúolos sugere a diversidade de forma e função do compartimento vacuolar vegetal. As células meristemáticas não possuem um vacúolo central grande, mas sim muitos vacúolos pequenos. Provavelmente, à medida que a célula se torna madura, alguns desses pequenos vacúolos fusionam-se para formar vacúolos maiores.

A membrana do vacúolo, ou **tonoplasto**, contém proteínas e lipídeos que são sintetizados inicialmente

no RE. Além de sua função na expansão celular, o vacúolo também tem participação como compartimento de reserva de metabólitos secundários envolvidos na defesa vegetal contra herbívoros (ver Capítulo 22). Íons inorgânicos, açúcares, ácidos orgânicos e pigmentos são apenas alguns dos solutos que podem ser acumulados nos vacúolos, devido à presença de diversos transportadores de membrana específicos (ver Capítulo 6). Os vacúolos que armazenam proteínas, os chamados **corpos proteicos**, são abundantes em sementes. Corpos proteicos e outros compartimentos vacuolares que também podem atuar como sítios de proteólise são chamados de **vacúolos líticos**.

Os oleossomos são organelas que armazenam lipídeos

Muitos vegetais sintetizam e armazenam quantidades grandes de óleo durante o desenvolvimento de sementes. Esses óleos acumulam-se em organelas denominadas **corpos lipídicos** (também conhecidos como **oleossomos**). Os oleossomos são únicos entre as organelas, pois são delimitados por "meia unidade de membrana", isto é, uma monocamada de fosfolipídeos derivada do RE. Os fosfolipídeos na meia unidade de membrana são orientados com os grupos da cabeça polar em direção à fase aquosa do citosol e suas caudas hidrofóbicas de ácidos graxos voltadas para o lume, dissolvidas nos lipídeos armazenados. Os oleossomos são inicialmente formados como regiões de diferenciação no RE. A natureza do produto armazenado, os **triglicerídeos** (três ácidos graxos covalentemente ligados a um glicerol), indica que essa organela de reserva possui um lume hidrofóbico. Como consequência, à medida que é armazenado, o triglicerídeo aparenta ser inicialmente depositado na região hidrofóbica entre as faces externa e interna da membrana do RE.

Os microcorpos exercem papéis metabólicos especializados em folhas e sementes

Os **microcorpos** são uma classe de organelas esféricas envoltas por uma única membrana e especializadas em uma de várias funções metabólicas. Os **peroxissomos** e os **glioxissomos** são microcorpos especializados na β-oxidação de ácidos graxos e no metabolismo do glioxilato, um aldeído ácido de dois carbonos (ver Capítulo 11). O glioxissomo está associado a mitocôndrias e oleossomos, enquanto o peroxissomo está associado a mitocôndrias e cloroplastos (**Figura 1.18**).

Organelas semiautônomas de divisão independente

Uma célula vegetal típica apresenta dois tipos de organelas produtoras de energia: as mitocôndrias e os cloroplastos. Ambos os tipos são separados do citosol por uma membrana dupla (uma membrana interna e outra externa) e contêm seu próprio DNA e ribossomos.

As **mitocôndrias** são os sítios da respiração celular, processo no qual a energia liberada pelo metabolismo do açúcar é usada para a síntese de trifosfato de adenosina (ATP, de *adenosine triphosphate*) a partir do

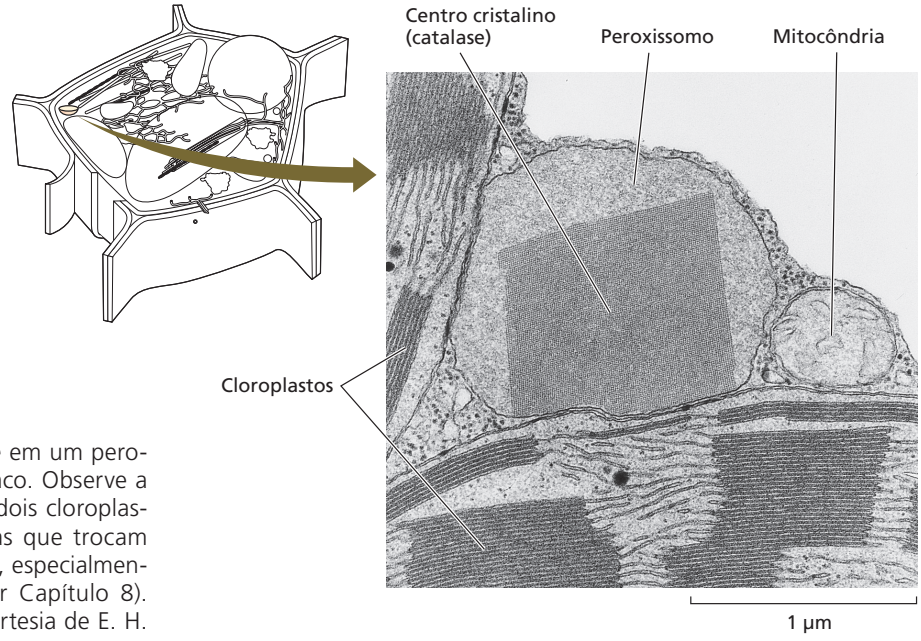


Figura 1.18 Cristal de catalase em um peroxissomo de folha madura de tabaco. Observe a associação do peroxissomo com dois cloroplastos e uma mitocôndria, organelas que trocam metabólitos com os peroxissomos, especialmente durante a fotorrespiração (ver Capítulo 8). (Micrografia de S. E. Frederick, cortesia de E. H. Newcomb.)

difosfato de adenosina (ADP, de *adenosine diphosphate*) e do fosfato inorgânico (Pi, de *inorganic phosphate*) (ver Capítulo 11).

As mitocôndrias são estruturas altamente dinâmicas, que podem sofrer tanto fissão quanto fusão. A fusão de mitocôndrias pode resultar em estruturas tubulares longas passíveis de ramificação para formar redes mitocondriais. Independentemente da forma, todas as mitocôndrias apresentam uma membrana externa lisa e uma membrana interna altamente dobrada (**Figura 1.19**). A membrana interna contém ATP sintases, que utilizam um gradiente de prótons para sintetizar ATP para a célula. O gradiente de prótons é gerado pela cooperação de transportadores de elétrons, chamada cadeia transportadora de elétrons, que está embebida na membrana interna e é periférica a ela (ver Capítulo 11). As dobras da membrana interna são identificadas como **cristas**. O compartimento envolvido pela membrana interna, a **matriz** mitocondrial, contém as enzimas da rota do metabolismo intermediário denominado ciclo dos ácidos tricarboxílicos.

Os **cloroplastos** (**Figura 1.20A**) pertencem a outro grupo de organelas envolvidas por membrana dupla, denominadas plastídios, os quais são os locais da fotossíntese. Além das membranas interna e externa, os cloroplastos têm um terceiro sistema de membranas, os **tilacoides**. Uma pilha de tilacoides forma um *granum* (plural, *grana*) (**Figura 1.20B**). As proteínas e os pigmentos (clorofilas e carotenoides) que atuam nos eventos fotoquímicos da fotossíntese estão embebidos na membrana do tilacoide. Os *grana* adjacentes estão conectados por membranas não empilhadas, as **lamelas do estroma**. O compartimento fluido ao redor dos tilacoides, denominado **estroma**, é análogo à matriz da mitocôndria e contém a proteína que é a mais abundante do planeta, a Rubisco, envolvida na conversão do carbono do dióxido de carbono em ácidos orgânicos durante a fotossíntese (ver Capítulo 8). A subunidade maior da Rubisco é codificada pelo genoma do cloroplasto, enquanto a subunidade menor é codificada pelo genoma nuclear. A expressão coordenada de cada subunidade (e outras proteínas) por cada genoma é necessária enquanto o cloroplasto cresce e se divide.

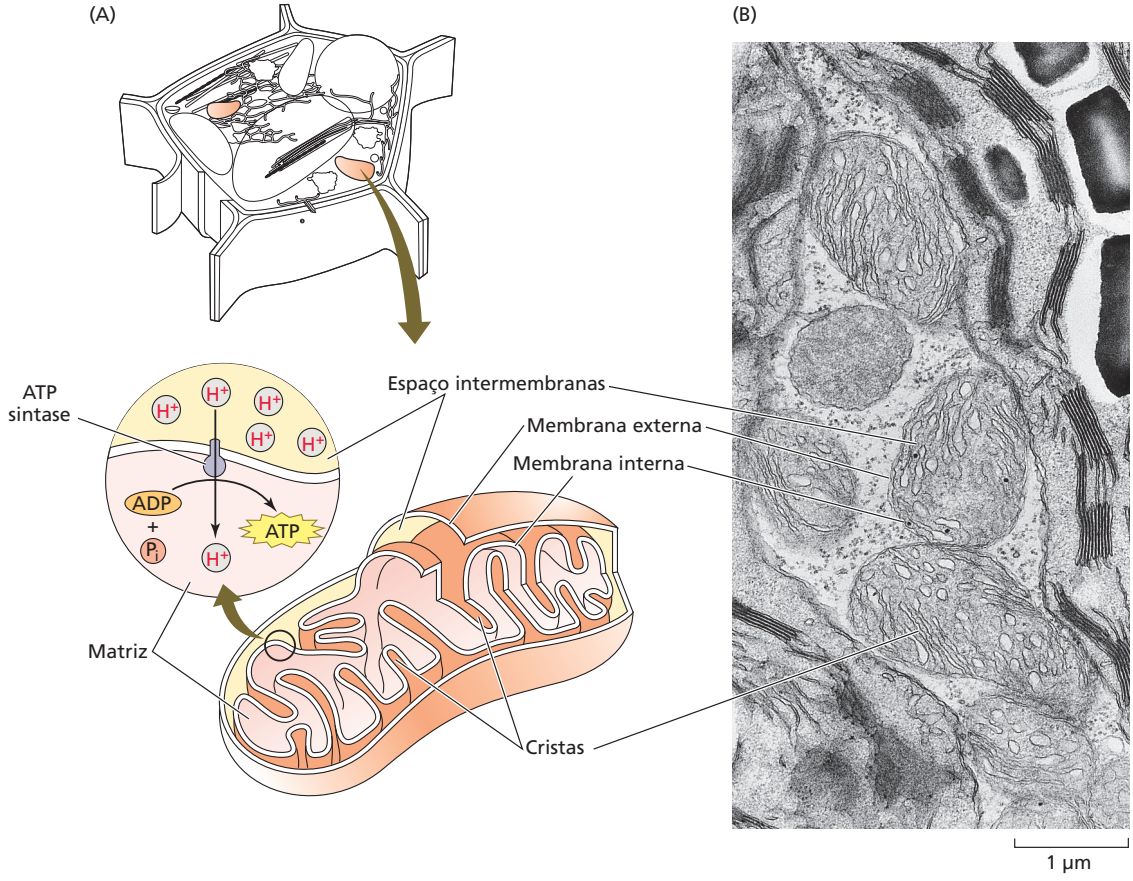


Figura 1.19 (A) Diagrama de uma mitocôndria, incluindo a localização das ATP sintases relacionadas à síntese de ATP na membrana interna. (B) Micrografia ao microscópio eletrônico da mitocôndria de uma célula foliar da grama-bermuda (*Cynodon dactylon*). (Micrografia de S. E. Frederick, cortesia de E. H. Newcomb.)

Os vários componentes do aparelho fotossintético estão localizados em áreas diferentes dos *grana* e das lamelas do estroma. As ATP sintases do cloroplasto localizam-se na membranas do tilacoide (**Figura 1.20C**). Durante a fotossíntese, as reações de transferência de elétrons acionadas pela luz resultam em um gradiente de prótons através da membrana do tilacoide (**Figura 1.20D**) (ver Capítulo 7). Assim como na mitocôndria, o ATP é sintetizado quando o gradiente de prótons é dissipado pela ATP sintase. Entretanto, no cloroplasto, o ATP não é exportado para o citosol, mas é usado em muitas reações no estroma, incluindo a fixação do carbono a partir do dióxido de carbono atmosférico, como descrito no Capítulo 8.

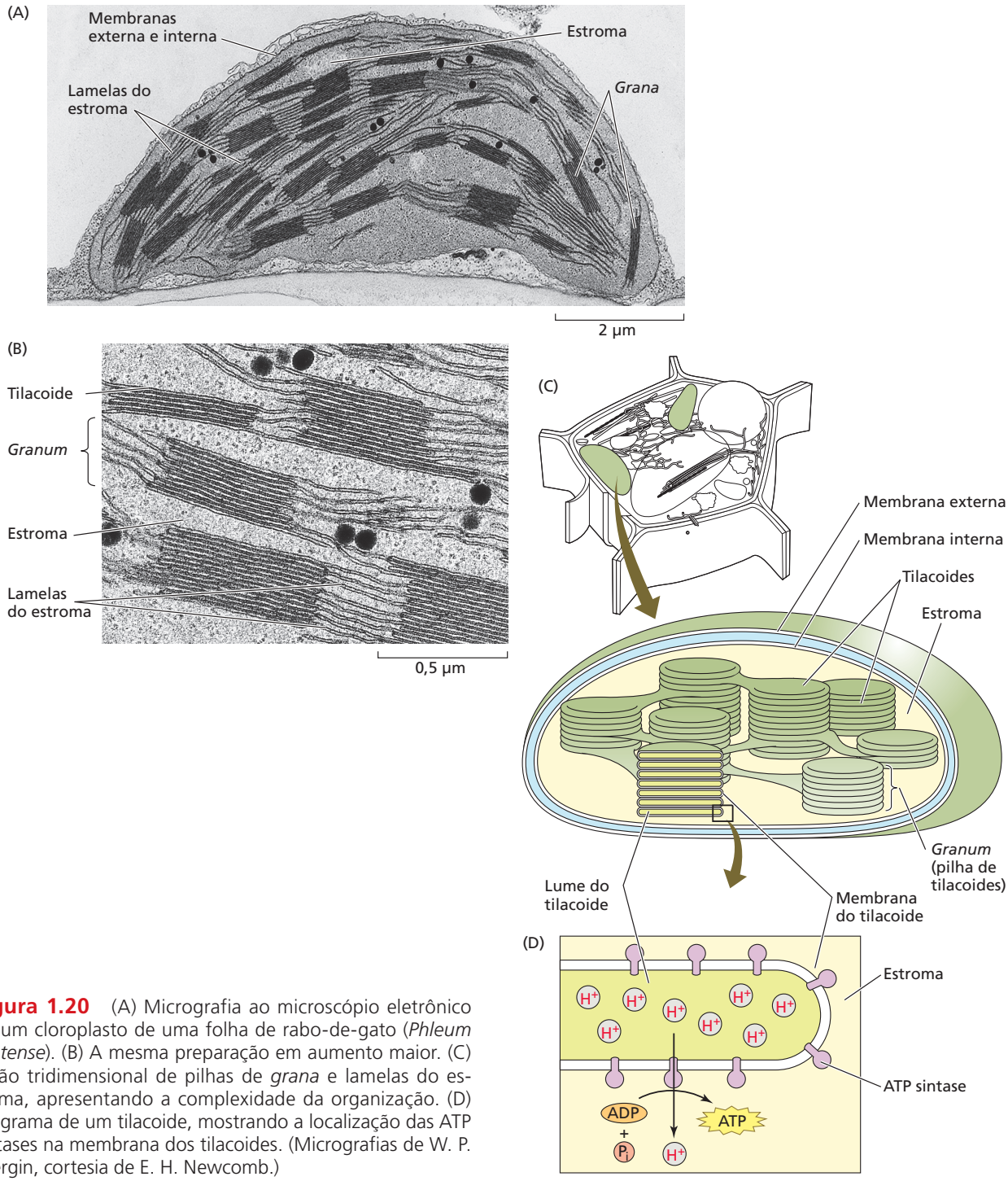


Figura 1.20 (A) Micrografia ao microscópio eletrônico de um cloroplasto de uma folha de rabo-de-gato (*Phleum pratense*). (B) A mesma preparação em aumento maior. (C) Visão tridimensional de pilhas de *grana* e lamelas do estroma, apresentando a complexidade da organização. (D) Diagrama de um tilacoide, mostrando a localização das ATP sintases na membrana dos tilacoides. (Micrografias de W. P. Wergin, cortesia de E. H. Newcomb.)

Os plastídios que contêm concentrações altas de pigmentos carotenoides, em vez de clorofila, são denominados **cromoplastos**. Eles são responsáveis pelas cores amarela, laranja e vermelha de muitos frutos e flores, assim como das folhas no outono (**Figura 1.21**).

Os plastídios sem pigmentos são os **leucoplastos**. Em tecidos secretores especializados, como os nectários, os leucoplastos produzem monoterpenos, moléculas voláteis (em óleos essenciais) que, com frequência, apresentam odor forte. O tipo mais importante de leucoplasto é o **amiloplasto**, um plastídio de reserva de amido. Os amiloplastos são abundantes nos tecidos de partes aéreas, de raízes e em sementes. Os amiloplastos especializados da coifa atuam como sensores de gravidade, que orientam o crescimento da raiz em direção ao solo (ver Capítulo 15).

Pró-plastídios transformam-se em plastídios especializados em diferentes tecidos vegetais

As células meristemáticas contêm **pró-plastídios**, que não possuem clorofila, apresentam pouca ou nenhuma membrana interna e um conjunto incompleto de enzimas necessárias para realizar a fotossíntese (**Figura 1.22A**). Nas angiospermas e em algumas gimnospermas, o desenvolvimento do cloroplasto a partir do pró-plastídio é desencadeado pela luz. Na presença de luz, as enzimas são formadas no pró-plastídio ou importadas do citosol; os pigmentos para a absorção da luz são produzidos, e as membranas proliferam rapidamente, originando as lamelas do estroma e as pilhas de *grana* (**Figura 1.22B**).

As sementes normalmente germinam no solo em ausência de luz, e seus pró-plastídios tornam-se cloroplastos somente quando a parte aérea jovem é exposta à luminosidade. Por outro lado, se as plântulas são mantidas no escuro, os pró-plastídios diferenciam-se em **etioplastos**, os quais contêm arranjos semicristalinos tubulares de membranas, conhecidos como **corpos pró-lamelares** (**Figura 1.22C**). Em vez de clorofila, os etioplastos contêm um pigmento precursor, de cor verde-amarelada, a protoclorofilida. Minutos após a exposição à luz, um etioplasto diferencia-se, convertendo o corpo pró-lamelar em tilacoides e membranas lamelares e a protoclorofilida em clorofila. A manutenção da estrutura do cloroplasto depende da presença de luz; os cloroplastos maduros podem ser revertidos a etioplastos se mantidos no escuro por longos períodos. Da mesma forma, sob condições ambientais diferentes, os cloroplastos podem ser convertidos em cromoplastos (ver Figura 1.21), como no caso das folhas no outono e do amadurecimento dos frutos.

A divisão de cloroplastos e mitocôndrias é independente da divisão nuclear

Assim como as mitocôndrias, os plastídios dividem-se por fissão, coerente com suas origens procarióticas. A fissão e a replicação do DNA de organelas são eventos regulados independentemente da divisão nuclear. Por exemplo, o número de cloroplastos por volume

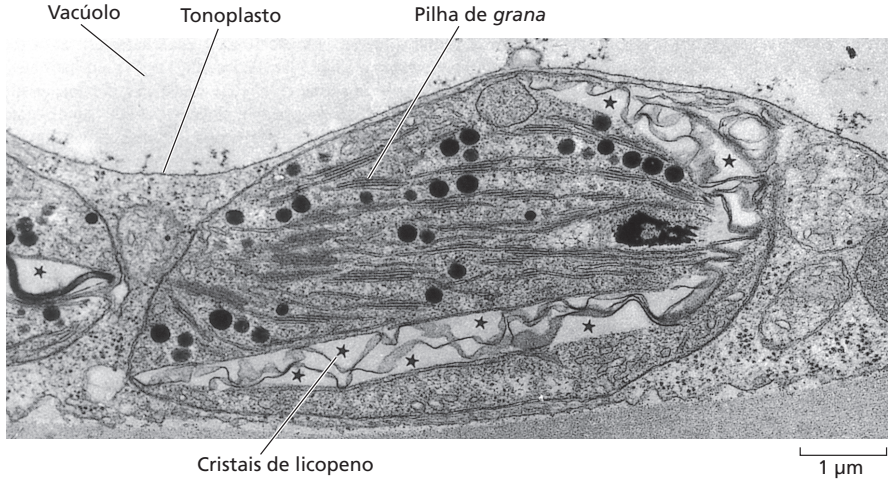


Figura 1.21 Micrografia ao microscópio eletrônico de um cromoplasto do fruto de um tomateiro (*Solanum esculentum*), no estágio inicial de transição entre um cloroplasto e um cromoplasto. Pilhas pequenas de *grana* ainda podem ser observadas. As estrelas indicam cristais de licopeno, um tipo de pigmento carotenoide. (De Gunning e Steer, 1996.)

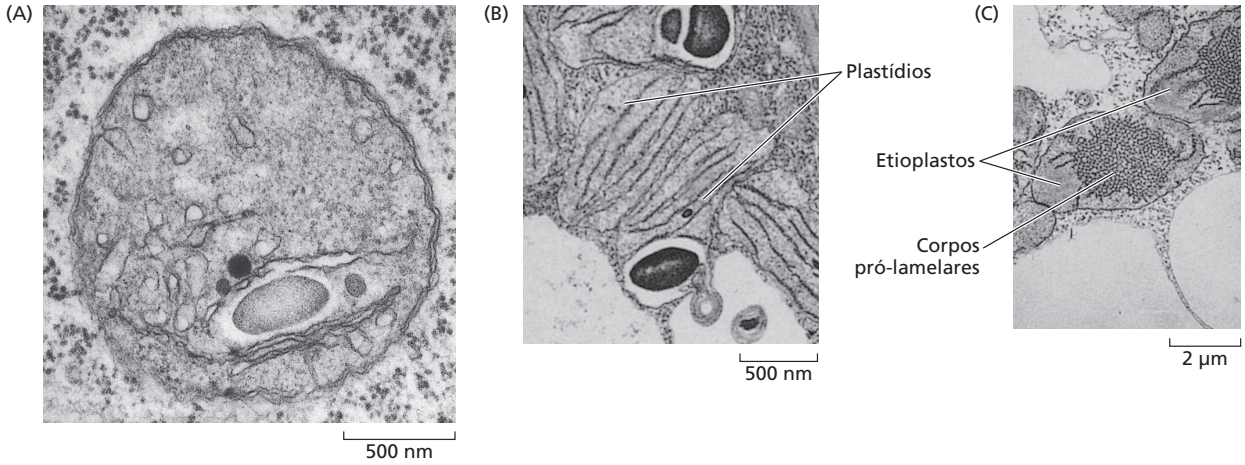


Figura 1.22 Micrografias ao microscópio eletrônico ilustrando vários estágios do desenvolvimento de plastídios. (A) Pró-plastídios de meristema apical de raiz de fava (*Vicia faba*). O sistema de membranas interno é rudimentar e os *grana* não estão presentes. (B) Uma célula de mesofilo de uma folha jovem de aveia (*Avena sativa*) em estágio inicial de diferenciação, em presença de luz. Os plastídios estão se transformando em pilhas de *grana*. (C) Célula de uma folha jovem de uma plântula de aveia cultivada no escuro. Os plastídios desenvolveram-se como etioplastos, com sofisticadas redes semicristalinas de túbulos de membranas, denominados corpos pró-lamelares. Quando expostos à luz, os etioplastos podem se converter em cloroplastos pela desorganização dos corpos pró-lamelares e formação de pilhas de *grana*. (De Gunning e Steer, 1996.)

celular depende da história do desenvolvimento da célula e de seu ambiente. Assim, há mais cloroplastos nas células do mesofilo de uma folha do que nas células da sua epiderme.

Embora o momento de fissão dos cloroplastos e das mitocôndrias seja independente do momento da divisão celular, essas organelas necessitam de proteínas codificadas pelo núcleo para que ocorra sua divisão. Em bactérias e organelas semiautônomas, a fissão é facilitada por proteínas que formam anéis no envoltório interno, no local do futuro plano de divisão. Em células vegetais, os genes que codificam essas proteínas se encontram no núcleo. As proteínas podem ser enviadas ao sítio associado ao RE, o qual forma um anel em torno da organela em divisão. As mitocôndrias e os cloroplastos podem também aumentar em tamanho sem divisão, para suprir a demanda de energia ou fotossintética. Se, por exemplo, as proteínas envolvidas na divisão da mitocôndria são inativadas experimentalmente, as poucas mitocôndrias presentes tornam-se maiores, permitindo à célula suprir suas necessidades energéticas.

Tanto os plastídios quanto as mitocôndrias podem se mover pelas células. Em algumas células vegetais, os cloroplastos estão ancorados no citoplasma cortical, mais externo, da célula, mas, em outras, eles são móveis. Plastídios e mitocôndrias são motorizados por miosinas vegetais que se movimentam ao longo de microfilamentos de actina. As redes de microfilamentos de actina estão entre os principais componentes do citoesqueleto vegetal, descrito a seguir.

O citoesqueleto vegetal

O citoplasma é organizado em uma rede tridimensional de filamentos proteicos, denominada **citoesqueleto**. Essa rede proporciona uma organização espacial para as organelas e serve como arcabouço para os movimentos das organelas e de outros componentes do citoesqueleto. Ela também exerce papéis fundamentais na mitose, meiose, citocinese, depósito da parede, manutenção da forma celular e diferenciação celular.

O citoesqueleto vegetal é formado por microtúbulos e microfilamentos

Dois tipos principais de elementos do citoesqueleto foram identificados nas células vegetais: microtúbulos e microfilamentos. Cada tipo é filamentoso, apresentando diâmetro fixo e comprimento variável, podendo atingir muitos micrômetros.

Os **microtúbulos** são cilindros ocos com diâmetro externo de 25 nm; são compostos de polímeros da proteína **tubulina**. O monômero de tubulina é um heterodímero composto de duas cadeias polipeptídicas similares (α- e β-tubulina) (**Figura 1.23A**). Um único microtúbulo é formado por centenas de milhares de monômeros de tubulina organizados em colunas, os **protofilamentos**.

Os **microfilamentos** são sólidos, com diâmetro de 7 nm, compostos por uma forma monomérica da proteína **actina**, denominada actina globular, ou actina G. Os monômeros de actina G polimerizam para formar

uma cadeia de subunidades de actina, também denominada protofilamento. A actina no filamento polimerizado é referida como actina filamentosa, ou actina F. Um microfilamento tem forma de hélice, resultante da polaridade da associação de monômeros de actina G (**Figura 1.23B**).

Actina, tubulina e seus polímeros estão em constante movimento na célula

Na célula, as subunidades de actina e tubulina ocorrem como *pools* de proteínas livres em equilíbrio dinâmico com as formas polimerizadas. O ciclo de polimerização-despolimerização é essencial para a vida da célula; drogas que paralisam esse ciclo, por fim, matam a célula. Cada um dos monômeros contém um nucleotídeo ligado: ATP ou ADP no caso da actina, GTP ou GDP (tri- ou difosfato de guanosina) no caso da tubulina. Os microtúbulos e os microfilamentos são polarizados, ou seja, as duas extremidades são diferentes. A polaridade manifesta-se pelas velocidades de crescimento diferentes das duas extremidades, sendo a mais ativa a extremidade mais, e a menos ativa, a extremidade menos.

Nos microfilamentos, a polaridade surge da polaridade do próprio monômero de actina; a fenda de ligação ao nucleotídeo ATP/ADP do monômero está orientada na direção da extremidade negativa do microfilamento, de crescimento lento, enquanto o lado oposto da fenda de ligação ao nucleotídeo ATP/ADP está orientada na direção da extremidade positiva, de crescimento rápido (**Figura 1.24A**). Nos microtúbulos, a polaridade surge da polaridade do heterodímero de α-tubulina e β-tubulina (ver Figura 1.23). O monômero de α-tubulina existe apenas na forma de GTP e é exposto na extremidade menos; a β-tubulina pode ligar-se ao GTP ou GDP e é exposta na extremidade mais (ver Figura 1.25A). Os microfilamentos e os microtúbulos têm suas meias-vidas normalmente contadas em minutos e determinadas por proteínas acessórias que regulam a dinâmica dos microfilamentos e microtúbulos.

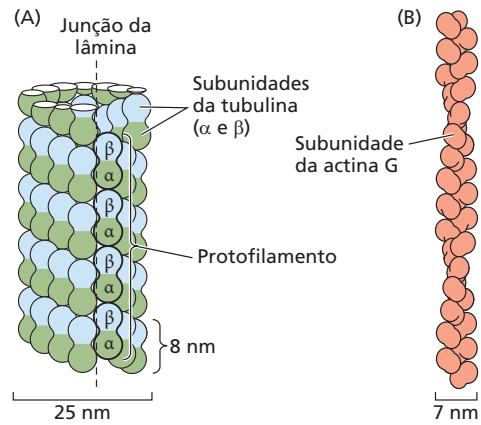


Figura 1.23 (A) Desenho de um microtúbulo em vista longitudinal. Cada microtúbulo é geralmente composto de 13 protofilamentos (mas varia com a espécie e com o tipo celular). A organização das subunidades α e β é ilustrada. (B) Diagrama de um microfilamento, mostrando um feixe de actina F (protofilamento) com uma organização helicoidal com base na assimetria dos monômeros, as subunidades de actina G.

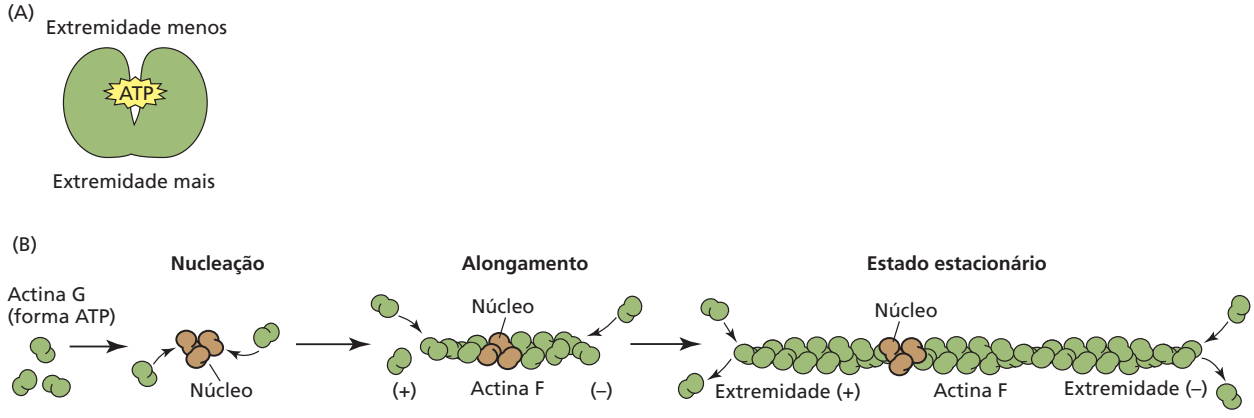


Figura 1.24 Modelos para a montagem de microfilamentos de actina. (A) Estrutura da actina G. Cada molécula de actina G tem uma fenda de ligação ao nucleotídeo ATP/ADP na extremidade menos do monômero. O lado oposto da fenda de ligação ao nucleotídeo é denominado extremidade mais. (B) Montagem da actina F. Os monômeros individuais de actina G ligam o ATP e agregam-se para formar um trímero, que serve de núcleo para formação de um novo filamento. Após, actina G adicional polimeriza nas extremidades mais e menos do filamento de actina F em crescimento. A hidrólise de ATP a ADP ocorre após as unidades carregadas de ATP serem polimerizadas, e a actina G que resulta contém ADP. (De Lodish et al., 2007.)

Na presença de ATP, Mg^{2+} e K^{+}, e sem proteínas acessórias, a actina G polimeriza de uma maneira dependente da concentração (**Figura 1.24B**). Durante a nucleação, a actina livre liga-se ao ATP e associa-se formando trímeros. Os monômeros montam-se nas extremidades positiva e negativa do microfilamento de actina F em crescimento, embora o crescimento líquido seja mais rápido na extremidade positiva. A hidrólise de ATP não é exigida para a polimerização, mas sim para a despolimerização na extremidade negativa do microfilamento. No estado estacionário, a taxa de montagem do microfilamento na extremidade positiva está em equilíbrio dinâmico com a taxa de despolimerização na extremidade negativa, uma condição referida como **esteira rolante**. A esteira rolante permite que os microfilamentos aparentem migrar ao redor do córtex celular, na direção do polo positivo. Contudo, o que aparenta ser uma mobilidade de microfilamentos é na realidade causada pelo crescimento diferencial nas extremidades positiva e negativa.

Os protofilamentos de microtúbulos montam-se primeiramente em lâminas planas antes de assumir a forma cilíndrica

A nucleação de microtúbulos e o início do crescimento ocorrem em *centros de organização de microtúbulos* (MTOCs, de *microtubule organizing centers*), também chamados de *complexos de iniciação*, mas a natureza precisa do complexo de iniciação ainda não está esclarecida. Um tipo de complexo de iniciação contém um tipo muito menos abundante de tubulina denominado *γ-tubulina*, que forma complexos de anel no citoplasma cortical, a partir do qual os microtúbulos podem crescer (**Figura 1.25A-C**).

Cada heterodímero de tubulina contém duas moléculas de GTP, uma no monômero de α-tubulina e outra no de β-tubulina. Na α-tubulina, o GTP está fortemente ligado e é não hidrolisável, enquanto o GTP ligado à β-tubulina é hidrolisado a GDP, após a ligação da subunidade na extremidade mais de um microtúbulo. Se a taxa de hidrólise de GTP "alcançar" a taxa de adição de novos heterodímeros, a capa de tubulina carregada com GTP se desfaz e os protofilamentos separam-se, iniciando uma despolimerização catastrófica (ver Figura 1.25C). Tal despolimerização pode ser revertida (parada da despolimerização e retomada da polimerização) se o aumento da concentração local de tubulina livre (com GTP) causado pela catástrofe mais uma vez favorecer a polimerização. A extremidade menos, de crescimento lento, não despolimeriza se for coberta por γ-tubulina. No entanto, os microtúbulos de plantas podem ser liberados dos complexos de anel de γ-tubulina por uma ATPase, a katanina (da palavra japonesa *katana*, "espada samurai"), que corta o microtúbulo no ponto onde o crescimento ramifica para formar outro microtúbulo (**Figura 1.25D**). Logo que os microtúbulos são liberados pela katanina, eles se deslocam em movimentos ondulatórios pelo córtex celular por esteira rolante.

Durante o deslocamento, os heterodímeros de tubulina são adicionados à extremidade mais, em crescimento, na mesma taxa que são removidos da extremidade menos, em encurtamento (ver Figura 1.25D). Como será discutido na seção "A regulação do ciclo celular" a seguir, a orientação transversal dos microtúbulos corticais determina a orientação das novas microfibrilas de celulose sintetizadas na parede celular. A presença de fibrilas transversais de celulose na parede celular reforça a parede na direção transversal, promovendo crescimento no eixo longitudinal. Dessa forma, os microtúbulos desempenham um papel importante na polaridade do crescimento vegetal.

Proteínas motoras do citoesqueleto medeiam a corrente citoplasmática e o movimento dirigido de organelas

Mitocôndrias, peroxissomos e corpos de Golgi são extremamente dinâmicos nas células vegetais. Essas partículas de cerca de 1 μm movem-se em velocidades de cerca de 1 a 10 μm s^{-1} em espermatófitas. Esse movimento é bastante rápido; é equivalente a um objeto de 1 m movendo-se a 10 m s^{-1}, aproximadamente a alcançada pelo homem mais rápido do mundo. A actina e sua proteína motora, a miosina, atuam juntas no endoplasma vegetal (a camada mais interna e fluida do citoplasma), gerando esse movimento e sendo, por isso, muitas vezes referidas como citoesqueleto de actomiosina.

A **corrente citoplasmática** refere-se ao fluxo de massa coordenado do citosol e organelas citoplasmáticas no interior da célula. O movimento de organelas individuais pode ser parte da corrente citoplasmática, mas talvez seja mais apropriadamente denominado **movimento dirigido de organelas**, pois elas com frequência passam umas pelas outras em direções opostas. Se o movimento dirigido de organelas exercer arraste suficiente sobre o citosol e as organelas, em seguida ele irá desencadear a corrente citoplasmática. À medida que as células se expandem, as taxas de movimento tendem a aumentar. Nas células gigantes das algas verdes *Chara* e *Nitella*, a corrente ocorre de modo helicoidal, para baixo em um lado da célula e para cima no outro lado, na velocidade de até 75 μm s^{-1}. O movimento dirigido de organelas ou a sua estabilização (aprisionamento) envolve interações via sítios de fixação a outras organelas, endomembranas, citoesqueleto ou membrana plasmática. Em particular, o RE interage com a membrana plasmática e outras organelas por meio de sítios de fixação.