

**UNIDADE XI**  
**REPRODUÇÃO EM PLANTAS SUPERIORES**

# REPRODUÇÃO EM PLANTAS SUPERIORES

## 1. INTRODUÇÃO

A reprodução é uma das mais importantes características dos seres vivos. A própria existência das espécies evidencia a eficiência dos mecanismos de reposição de indivíduos que morrem.

As plantas superiores desenvolveram, pelo menos, dois mecanismos distintos de reprodução: assexual e sexual.

Um tipo de reprodução assexual é a propagação vegetativa. Nesse tipo de reprodução, uma parte, usualmente multicelular, separa-se da “planta mãe” para dar origem a uma nova planta. Esta nova planta é geneticamente idêntica à planta mãe. Outro tipo de reprodução assexual é encontrado em algumas espécies que se reproduzem por apomixia. Nesse tipo de reprodução a formação do zigoto ocorre sem concomitante meiose e fertilização (desenvolvimento de células diplóides do óvulo sem ter ocorrido meiose. Ex: *Compositae*, dente-de-leão).

A reprodução sexual é encontrada em praticamente todas as plantas superiores. Neste tipo de reprodução, o novo organismo tem constituição genética que pode ou não diferir da constituição genética dos pais. A produção de gametas nas plantas envolve a formação de órgão reprodutivo especializado, a flor. Em geral, o aparecimento da flor é considerado como o início da reprodução sexual.

## 2. REPRODUÇÃO VEGETATIVA

### a) Mecanismos

A capacidade de regenerar uma planta, uma propriedade de praticamente todas as células vivas de plantas, tem sido demonstrada em vários sistemas de células e de tecidos (alguns tecidos regeneram mais facilmente que outros). Essa capacidade depende de duas características fundamentais das células de plantas:

- A primeira delas é a totipotência das células das plantas, o que significa dizer que as células contêm toda a informação genética em seu núcleo necessária para reproduzir uma planta inteira. Portanto, as células são autônomas e possuem a potencialidade de regenerar plantas, desde que submetidas a tratamentos adequados.
- A segunda é a desdiferenciação, a capacidade de uma célula diferenciada nucleada de retornar à condição de célula meristemática e desenvolver um novo ponto de crescimento.

OBS: em muitos casos, a presença de gemas é também fundamental na propagação vegetativa (propagação por estacas, pedaços de rizomas, etc.)

A generalização da totipotencialidade e da propagação vegetativa como um todo, todavia, não tem sido sempre facilmente demonstrada. Por exemplo, são conhecidas muitas espécies cuja capacidade de regeneração não foi ainda evidenciada na prática. Além disso, sabe-se que certos tecidos são mais favoráveis à regeneração do que outros.

Do ponto de vista prático, a reprodução vegetativa tem grande importância para a horticultura, jardinagem e fruticultura. Pedacos de caules isolados de muitas espécies são capazes de produzir raízes adventícias, dando origem a novos indivíduos (propagação por estacas). Atualmente, técnicas como a enxertia e diversas técnicas de cultura de tecido (cultura de ápices caulinares, microenxertia, cultura de raízes, micropropagação, etc.) têm importante emprego no melhoramento genético de plantas, na obtenção de plantas livres de patógenos, na obtenção de plantas uniformes em um tempo relativamente curto e em muitos outros estudos científicos.

Na natureza, os mecanismos de reprodução vegetativa em plantas superiores apresentam um alto grau de diversificação. Diferentes órgãos estão adaptados à reprodução vegetativa. Muito freqüentemente, novas plantas são originadas a partir de caules. Em muitas cactáceas, partes do caule se quebram, formam raízes quando em contato com o solo e se estabelecem como uma nova planta. Em muitas plantas herbáceas, como *Bidens pilosa* (picão), os caules podem formar raízes quando em contato com o solo. Outros tipos de caules, tais como estolões, tubérculos, rizomas e bulbos, são exemplos de meios de propagação vegetativa em muitas plantas como morango, batatinha, tiririca, bananeira, samambaias e algumas gramíneas.

As folhas podem também servir como órgãos reprodutivos. Em muitas crassuláceas, como *Bryophyllum calicinum*, a folha possui gemas nas margens, as quais originam muitas novas plantas quando a folha é destacada da planta. Já em espécies do gênero *Kalanchoe*, as novas plântulas são formadas nas margens do limbo da folha, mesmo antes da queda da folha. Ao atingir certo estágio, estas novas plântulas caem no solo e desenvolvem-se em novas plantas independentes.

Em muitas espécies do cerrado, as raízes produzem gemas que podem se desenvolver e formar novas plantas.

As flores e inflorescências podem, em alguns casos, sofrer modificações na sua estrutura, passando a funcionar como órgão de reprodução vegetativa. A flor, parcialmente desenvolvida, pode se modificar e formar uma plântula com capacidade de enraizar. Esses casos de viviparidade são comuns em monocotiledôneas, como no caso de certas espécies de agave.

A maioria dos métodos de reprodução vegetativa (naturais ou artificiais) torna possível uma rápida proliferação das plantas, quando as condições são favoráveis. Na reprodução vegetativa, toda uma população oriunda de uma única planta apresenta a mesma constituição genética (clone). Isto pode ser altamente vantajoso para a espécie, desde que o seu genótipo esteja bem adaptado ao seu meio ambiente.

#### b) Controle da reprodução vegetativa pelo meio ambiente e por fatores internos

Em muitos casos, fatores externos controlam a reprodução vegetativa. Em alguns deles, as condições ambientais que favorecem a reprodução vegetativa são as mesmas que inibem a floração ou, em outras espécies, levam a planta à dormência. Por exemplo, algumas espécies de begônia exigem mais de 12 horas de luz diária para crescimento e floração, enquanto que dias mais curtos causam formação de tubérculos e induzem dormência. Estes tubérculos contêm gemas que poderão originar novas plantas quando as condições ambientais forem favoráveis.

Em espécies do gênero *Kalanchoe*, as plântulas somente se formam nas margens do limbo foliar quando as plantas estão submetidas a dias longos ou luz contínua. Quando plantas de *Epilobium hirsutum* são submetidas a tratamentos de dias curtos, os ramos usualmente ortogravitropicos (ver gravitropismo em auxinas) se tornam plagigravitropicos

positivos (estolões), favorecendo a formação de raízes adventícias e permitindo o desenvolvimento de novos indivíduos. Em morango, dias longos e temperaturas altas, também favorecem a formação de estolões, os quais poderão originar novas plantas.

Dos mecanismos internos que controlam a reprodução vegetativa, os hormônios parecem desempenhar papel importante. Muitas evidências para isto têm sido obtidas em cultura de tecido. Por exemplo, a formação de raiz, parte aérea ou *callus* é regulada pela disponibilidade e interação de auxinas e citocininas. Estes dois hormônios são importantes na estimulação da divisão celular. Altas relações auxinas/citocininas estimulam a formação de raízes, enquanto baixas relações auxinas/citocininas favorecem a formação de parte aérea. Uma relação intermediária promove o crescimento de um *callus* (ver citocininas).

Em estudos com plantas decapitadas de *Solanum andigena*, a aplicação de AIA ou ácido giberélico pode modificar o desenvolvimento de gemas axilares, fazendo com que estas cresçam como ramos plagiogravitrópicos positivos (estolões). Em morango, o GA<sub>3</sub> estimula a formação de estolões. Em *Kalanchoe*, o GA<sub>3</sub> inibe e as citocininas estimulam a formação de plântulas nos limbos foliares. Em muitas destas respostas, os hormônios (mensageiro primário) parecem mimetizar as condições do ambiente (sinal original), sugerindo que os mesmos podem mediar as respostas induzidas pelo ambiente sobre a reprodução vegetativa.

### 3. REPRODUÇÃO SEXUAL

#### a) Aspectos genéticos

Embora a reprodução vegetativa apresente vantagens a curto prazo, como a rápida propagação, a longo prazo a reprodução sexual é a mais importante para a perpetuação das espécies. A reprodução sexual favorece a diversificação genética das populações por meio de recombinação de genes e também permite que mutações favoráveis se propaguem na população. Essa capacidade de produzir diferentes genótipos, por meio da reprodução sexual, permite que as espécies sobrevivam às variações do ambiente.

A reprodução sexual nas angiospermas pode ser dividida didaticamente em três etapas: polinização, germinação do grão-de-pólen e fecundação (Figura 1).

A polinização consiste na deposição do grão-de-pólen, produzido na antera, sobre o estigma. A polinização pode ser direta, a qual permite a autofecundação, ou cruzada, a qual favorece a fecundação cruzada. A autofecundação não é vantajosa para a evolução da espécie, pois não ocorre fusão de células de indivíduos diferentes, não aumentando a variabilidade genética da espécie. Mecanismos que dificultam a autofecundação, tais como, auto-esterilidade masculina, protandria (dicogamia na qual os órgãos sexuais masculinos se desenvolvem antes dos femininos), protoginia (órgãos sexuais femininos amadurecem antes dos masculinos) e heterostilia, evidenciam as vantagens evolutivas do sistema de fecundação cruzada, que permite maior variabilidade genética.

Após a polinização, o grão-de-pólen germina se o estigma for receptivo, produzindo o tubo polínico (Figura 1). Quando o pólen alcança o óvulo, os dois núcleos generativos são depositados no saco embrionário, onde ocorre a dupla fecundação. Um dos núcleos generativos se funde com a célula ovo (oosfera) para produzir o zigoto diplóide e o outro se funde com dois núcleos polares (mesocisto). O zigoto poderá se desenvolver para formar o embrião 2n (contendo o eixo embrionário e um ou dois cotilédones). Já o tecido triplóide resultante da fusão de um núcleo generativo com os dois núcleos polares, poderá ou não dar origem ao endosperma 3n (Figura 1).

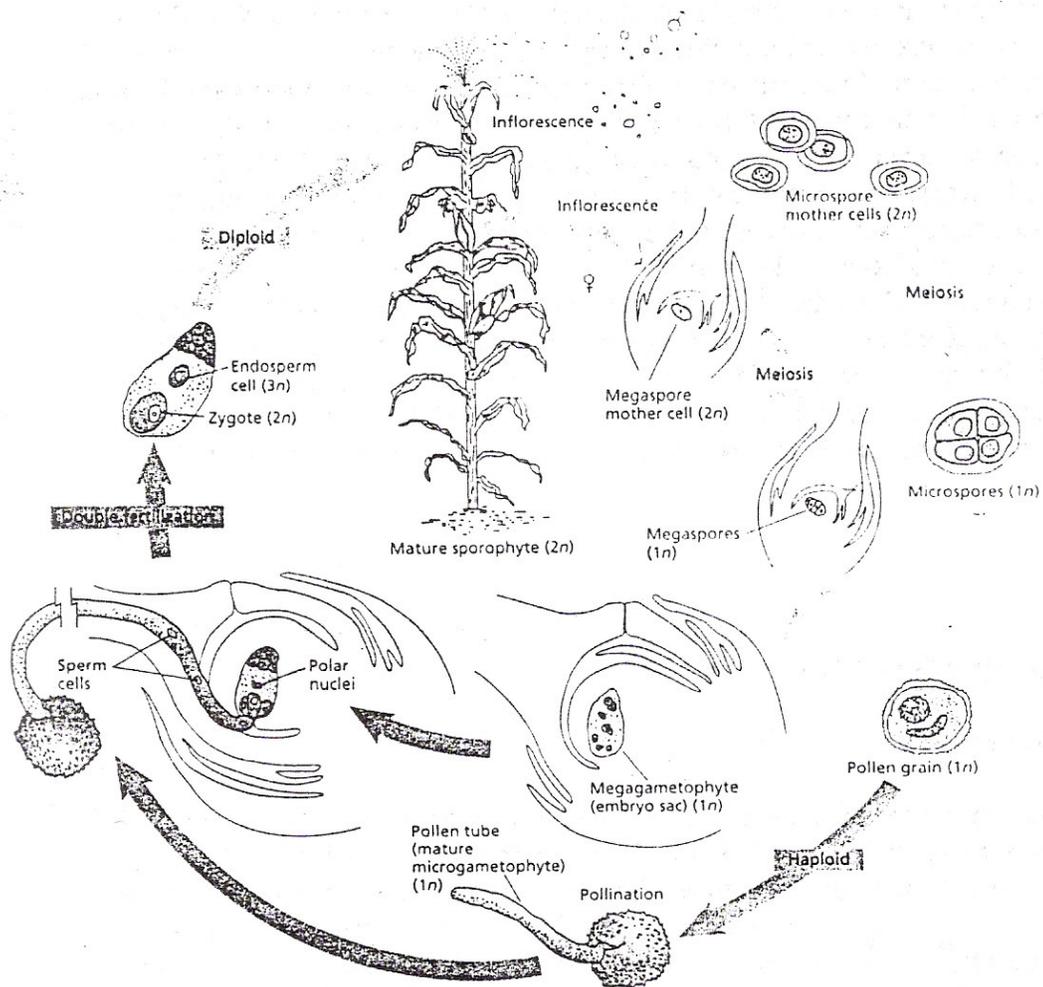


Figura 1 – O ciclo de vida de milho (*Zea Mays*), uma angiosperma monocotiledônea (Taiz & Zeiger, 1998)

A partir dos óvulos fecundados se desenvolvem as sementes, as quais constituem o produto final da reprodução sexual que permitirá a formação de novas plantas e a perpetuação das espécies (Figura 1).

Além das vantagens em longo prazo, a reprodução sexual também apresenta vantagens em curto prazo. Uma dessas vantagens é o conhecido vigor do híbrido, isto é, o produto do cruzamento de duas diferentes variedades excede aos pais em termos de crescimento e produção. O conhecimento desse fenômeno é muito aproveitado no cultivo do milho, além de ser conhecido em espécies selvagens. O problema é que a semente obtida pelo cultivo do híbrido, devido a polinização e a fecundação cruzada (pelo menos no caso do milho), não apresentam as mesmas características originais do híbrido.

## b) Aspectos fisiológicos

Além da importância genética na manutenção da variabilidade das espécies, as consequências fisiológicas da reprodução sexual têm alta significância. O produto final da reprodução sexual é a semente, que representa o estágio de vida das plantas de maior resistência às adversidades climáticas. A produção periódica de sementes é de extrema importância na sobrevivência de muitas espécies, principalmente as de regiões climáticas que apresentam uma ou mais estações desfavoráveis no ano (seca, frio, altas temperaturas). As sementes representam a única forma móvel das plantas, logo processos evolutivos contribuem para uma melhor dispersão.

O desenvolvimento da semente pode ser dividido em duas fases de aproximadamente igual duração. Durante a primeira fase, a qual é caracterizado pelas divisões celulares, o zigoto sofre embriogênese e o tecido do endosperma prolifera (no caso de sementes endospermicas). A segunda fase começa com a cessação da divisão celular e termina com a desidratação e o final do desenvolvimento. Durante a segunda fase, ocorre o acúmulo de compostos de estoque, o embrião torna-se tolerante à desidratação e a semente desidrata, perdendo acima de 90% de água.

Tipicamente, o conteúdo de ABA é muito baixo no início da embriogênese, alcança um valor máximo num ponto intermediário e, então, decresce gradualmente, ficando o conteúdo de ABA muito baixo quando a semente alcança a maturidade. Coincidente com o período em que os níveis endógenos de ABA são altos, observa-se o acúmulo de mRNAs específicos no embrião. Esses mRNAs codificam as tão conhecidas proteínas LEA (late embryogenesis abundant), as quais parecem estar envolvidas na tolerância do embrião à dessecação. Isto é importante, pois permite a sobrevivência por longos períodos, às mais extremas condições climáticas, as quais não permitiriam, por exemplo, o crescimento vegetativo.

Um aspecto importante das sementes é que raramente doenças causadas por vírus são disseminadas por sementes. Esse é um problema comum em muitos métodos de propagação vegetativa. No entanto, o uso de técnicas de cultura de tecido (propagação vegetativa) também permite a obtenção de plantas livres de patógenos (cultura de ápices caulinares, por exemplo). Um outro aspecto interessante diz respeito às espécies que crescem em ambientes salinos. Muitas dessas espécies acumulam grandes quantidades de sais nos caules e nas folhas, porém, a concentração de sais nas sementes permanece em valores muito baixos. **ESTES EXEMPLOS PARECEM INDICAR QUE AS PLANTAS BUSCAM PROTEGER O MEIO PELO QUAL A ESPÉCIE SE PERPETUARÁ.**

## c) Sincronização da reprodução

Há duas fases no ciclo de vida de muitas plantas em que as variações sazonais atuam seletivamente através de respostas fisiológicas:

Uma destas fases é a sobrevivência às condições desfavoráveis. Em regiões climáticas onde o crescimento é limitado por condições desfavoráveis de temperatura ou falta de água em certas estações, a sobrevivência das espécies ocorre através de uma fase resistente de dormência (dormência de sementes, dormência de gemas na parte aérea, dormência de gemas em órgãos subterrâneos). Assim, as respostas fisiológicas que induzem ou removem a dormência são de grande valor seletivo, pois permitem que muitas espécies resistam, em estado de dormência, às condições climáticas desfavoráveis ao crescimento.

A outra fase é encontrada durante o processo de reprodução sexual. A sincronização da floração aumenta a possibilidade de polinização e de fertilização cruzadas e também assegura o desenvolvimento posterior das sementes em condições climáticas favoráveis. Assim,

ocasionalmente, certas plantas como bambus e agaves, com ocorrência de poucos indivíduos em vastas áreas, após muitos anos de crescimento vegetativo, florescem simultaneamente (isso permite a polinização, a fecundação e a perpetuação das espécies). Embora não se conheçam precisamente as causas dessa sincronização, acredita-se que seja devido a uma combinação de fatores. Ou seja, as plantas da mesma espécie devem apresentar respostas fisiológicas semelhantes às variações do ambiente.

#### 4. A REPRODUÇÃO SEXUAL E OS FATORES AMBIENTAIS

Durante o desenvolvimento pós-embrionário, o meristema apical da parte aérea passa por três estádios mais ou menos bem definidos:

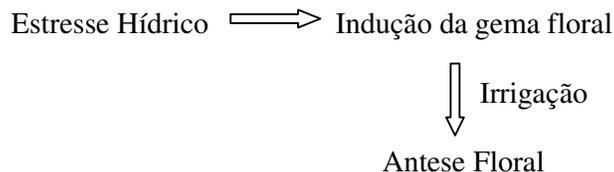
- ✓ Estádio Juvenil - não tem capacidade de floração;
- ✓ Estádio Adulto Vegetativo – adquire maturidade para a floração, se torna competente;
- ✓ Estádio Adulto Reprodutivo – após a percepção do sinal indutor (externo ou interno), a planta inicia o florescimento, se torna determinada. Ela é capaz de seguir o mesmo programa de desenvolvimento, mesmo após remoção do sinal indutor.

A duração da fase juvenil depende da espécie, variando de poucos dias nas plantas herbáceas até 30 ou 40 anos em algumas espécies arbóreas. Uma vez que a fase adulta tenha sido atingida, ela permanece relativamente estável até ocorrer o florescimento. Esta estabilidade é mantida durante a propagação vegetativa. Por exemplo, em manga (*Mangifera indica*), plantas juvenis (mudas) podem ser induzidas ao florescimento, enxertando-as com ramos de uma árvore madura (adulta).

A transição de uma fase para outra, depende de fatores ambientais e, ou de sinais associados ao desenvolvimento da planta (hormônios?). Discutiremos abaixo os efeitos de alguns fatores ambientais na promoção do florescimento e, também, o envolvimento de fatores bioquímicos (como os hormônios) no controle do florescimento.

##### a) Estresse hídrico

Em 1960, o fisiologista brasileiro Paulo de Tarso Alvim, trabalhando com café, observou que se as plantas fossem mantidas durante todo o tempo em um solo com água próximo a capacidade de campo, elas não floresciam. Entretanto, se fossem submetidas a um estresse hídrico e depois irrigadas, a floração era intensa. Ele concluiu:



Em plantas de café, após a diferenciação, as gemas florais crescem lentamente por um período de cerca de dois meses, até atingirem de 6 a 8 mm. Nesse estágio cessa o crescimento e a gema entra em dormência, que pode durar de poucas semanas até vários meses, dependendo da distribuição de chuvas. No entanto, para que a chuva ou a irrigação seja

eficiente na quebra da dormência das gemas, é necessário que a planta esteja sob déficit hídrico. Assim, embora o aumento do potencial hídrico do solo (pela chuva ou irrigação) seja necessário para a antese (abertura da flor), isto somente ocorre se as plantas tiverem sido submetidas previamente a um déficit de água (Ferri, 1985).

Alvim sugeriu que, em condições tropicais, o déficit de água teria um efeito comparável ao resfriamento que rompe a dormência de plantas de zonas temperadas. O termo **HIDROPERIODISMO** foi proposto pelo autor, para designar a relação planta-água, na qual a transição de seca para umidade tem um papel decisivo não somente na floração, como também no crescimento de algumas espécies.

O déficit hídrico pode também acelerar ou sincronizar o florescimento em algumas árvores frutíferas.

## b) Temperatura

Em regiões tropicais, onde **NÃO** há grandes variações de temperatura, algumas plantas desenvolveram uma certa sensibilidade às mudanças de temperatura, a qual age como agente modulador da floração. Assim, em algumas orquídeas, como *Dendrobium crumenatum*, uma queda de temperatura de cerca de 5°C, que pode ser causada por chuva induz rápido desenvolvimento de flores.

Em outras espécies, o número de inflorescências pode ser influenciado pela alternância de temperaturas noturna e diurna, sendo que altas temperaturas noturnas parecem afetar negativamente, diminuindo o número de flores. Na década de 1940, F. Went e colaboradores mostraram que plantas de tomate (*Lycopersicum esculentum*), mantidas em temperatura constante (18 ou 26°C) durante as 24 horas do dia, não cresciam bem e não produziam frutos na temperatura mais elevada (26°C). As plantas mantidas sob temperaturas alternadas (26°C durante o dia e 18°C durante a noite) cresciam vigorosamente e produziam um número máximo de flores e de frutos. Para ser efetiva, a diferença de temperatura deveria coincidir com o ciclo dia-noite. Quando o ciclo de temperatura era invertido, ou seja, a maior temperatura ocorria durante o período noturno, as plantas cresciam menos que em temperatura constante (26°C) durante as 24 horas. Para descrever esse fenômeno, Went propôs o nome de **TERMOPERIODISMO**, o qual se refere à resposta de plantas aos diferentes regimes de temperatura diurna e noturna.

É agora reconhecido que muitas plantas se desenvolvem melhor com um regime de temperatura diferencial entre o dia e a noite. Vale salientar que esse efeito do regime de temperatura ocorre, primariamente, sobre o crescimento vegetativo. O que influencia mais o florescimento é o fotoperiodismo (veremos abaixo).

## c) Queimadas

As queimadas podem ser de origem natural (descargas elétricas) ou causadas pelo homem. As conseqüências das queimadas para o meio ambiental e a vida do nosso planeta têm sido continuamente estudadas e debatidas. As conseqüências imediatas de uma queimada seriam: aumento de temperatura; destruição de fitomassa; alterações na umidade, na matéria orgânica e na microflora do solo; retirada da cobertura do solo tornando-o mais sujeito à erosão; alterações na composição da flora.

No Brasil, o problema de queimadas é bastante comum, notadamente na região do **CERRADO (tipo de vegetação caracterizado por árvores baixas, relativamente espaçadas e com um tapete de plantas herbáceas (muitas gramíneas)). O cerrado é**

**encontrado no Planalto Central, na Amazônia e em parte do Nordeste).** Nesse ecossistema, a seca severa e o fogo podem ser fatores que controlam a vegetação. Na vegetação do cerrado tem sido observado o efeito da queimada sobre a floração de muitas espécies (ver Ferri, 1985). Por exemplo, o sapé (*Imperata brasiliensis*) floresce em qualquer época do ano, desde que a planta seja submetida à queimada. Alguns autores acreditam que o fogo causaria a eliminação de um inibidor da floração e ao mesmo tempo estimularia a síntese de um promotor da floração, por ação térmica ou por gases oriundos da combustão.

d) Fotoperiodismo

O comprimento do dia (período luminoso) varia amplamente no globo terrestre, em função da latitude e da época do ano (Figura 2). A capacidade dos organismos para medir o comprimento do dia é conhecida como FOTOPERIODISMO. Este fenômeno influencia muitos aspectos do desenvolvimento da planta, tais como, desenvolvimento de tubérculos, queda de folhas e dormência. Porém, a mudança do estágio vegetativo para o reprodutivo, ou seja, o florescimento, é o que tem despertado maior interesse.

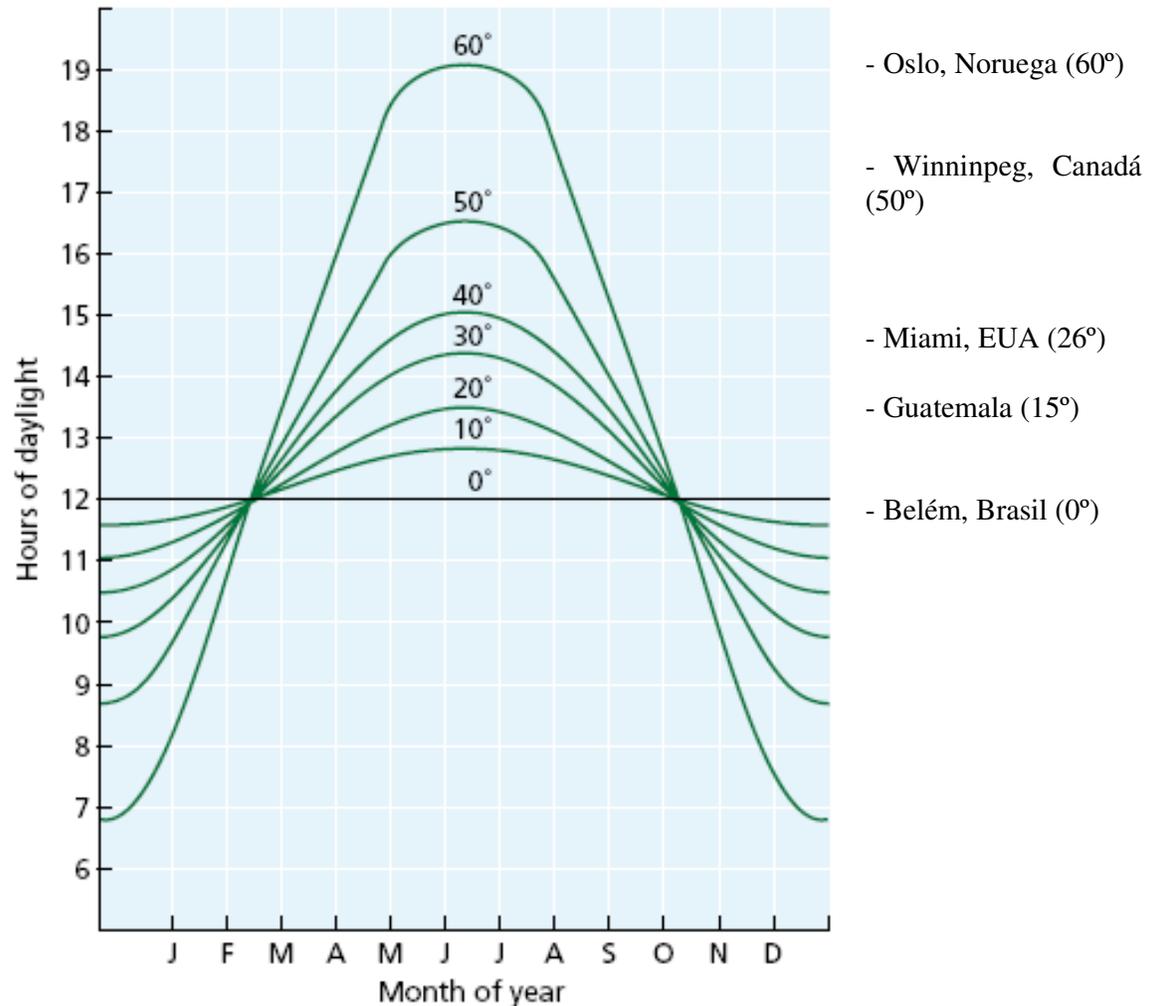


Figura 2 – Comprimento do período de luz em função da latitude e do mês do ano (Hopkins, 2000).

O fotoperiodismo reflete, quase certamente, a necessidade da planta para sincronizar o seu ciclo de vida em relação às estações do ano. Não surpreendentemente, as respostas fotoperiódicas são mais importantes para plantas de regiões subtropicais e temperadas (altas latitudes), onde as variações sazonais no comprimento do dia são pronunciadas (Figura 2).

As respostas fotoperiódicas geralmente são divididas dentro de três categorias fundamentais:

Plantas de dias curtos (PDC) – Plantas de dias curtos são aquelas que florescem somente em resposta a um determinado valor de comprimento do dia (período de luz) que é menor do que um certo valor crítico, dentro de um período de 24 horas.

Plantas de dias longos (PDL) – As plantas de dias longos são aquelas que florescem somente em resposta a um determinado valor de comprimento do dia (período de luz) que é maior do que um certo valor crítico, dentro de um período de 24 horas.

Plantas neutras (PN) – plantas que florescem e são indiferentes ao comprimento do dia.

**OBS: NO caso de algumas figuras, a legenda está em inglês –**

PDC (plantas de dias curtos) = SDP (short-day plants);

PDL (plantas de dias longos) = LDP (long-day plants)

PN (plantas neutras ou indiferentes) = DNP (day-neutral plants)

Um ponto importante a ser entendido é que a distinção entre plantas de dias curtos (PDC) e plantas de dias longos (PDL) não é baseada sobre o comprimento absoluto do dia (período de luz). Como descrito acima, a classificação de PDC e PDL depende do comportamento das plantas em relação ao seu fotoperíodo crítico (Figura 3). Plantas que florescem quando o comprimento do dia é menor que o comprimento máximo crítico, são classificadas como PDC. Aquelas que florescem em resposta a um comprimento do dia maior que um valor mínimo crítico são classificadas como PDL. Considere, por exemplo, que tanto *Xanthium strumarium* (PDC) como *Hyoscyamus niger* (PDL) poderão florescer com 12 a 15 horas de luz por dia. O fotoperíodo crítico para *Xanthium strumarium* (PDC) é 15,5 horas, indicando que ela poderá florescer se o comprimento do dia é menor que 15,5 horas em um período de 24 horas. O fotoperíodo crítico para *Hyoscyamus niger* (PDL) é 11,0 horas, indicando que ela poderá florescer quando o comprimento do dia (período de luz dentro de 24 horas) excede esse valor.

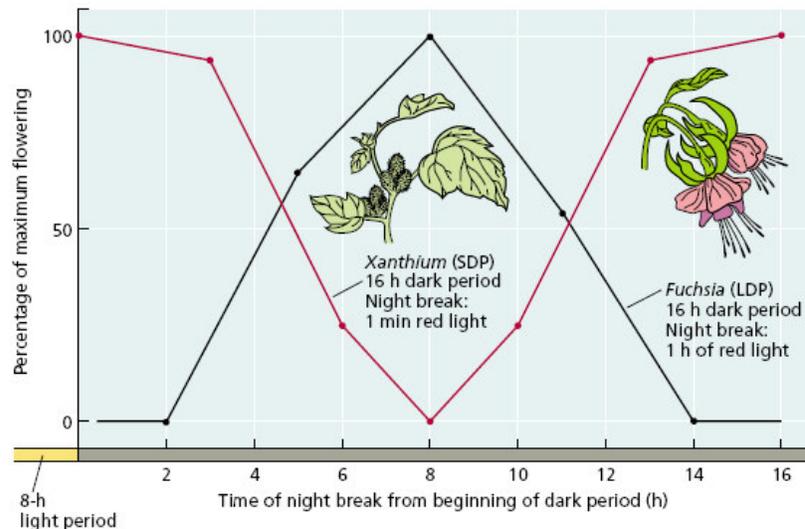


Figura 3 – Um diagrama para ilustrar o conceito de fotoperíodo crítico em populações de *Xanthium*, uma planta de dia curto, e *Fuchsia*, uma planta de dia longo (Taiz & Zeiger, 1998)

As PDC e as PDL podem ser reconhecidas, também, como qualitativas (ou obrigatórias) ou quantitativas (facultativas). Plantas de *Xanthium strumarium*, por exemplo, são qualitativas de dias curtos e não florescem a menos que recebam um fotoperíodo adequado. Por outro lado, muitos cereais de primavera, como trigo e centeio, são quantitativos de dias longos, tendo o florescimento acelerado sob dias longos. Vale salientar que a distinção entre respostas qualitativas e quantitativas não é sempre fácil de ser observada em determinada espécie. O requerimento fotoperiódico é frequentemente modificado por condições externas, como a temperatura. A planta pode, por exemplo, ter um requerimento qualitativo em uma temperatura, porém, responde quantitativamente em outra temperatura.

Em adição às três categorias básicas, existem outras respostas que correspondem a combinações de plantas de dias curtos e longos. Várias espécies do gênero *Bryophyllum*, por exemplo, são plantas de dias longos e curtos (PDLC) e poderão florescer somente se um certo número de dias curtos é precedido de um certo número de dias longos. O contrário é observado para plantas de dias curtos e longos (PDCL) como *Trifolium repens*, a qual somente floresce quando um certo número de dias longos é precedido de um certo número de dias curtos. Uma poucas plantas possuem um especial requerimento por comprimentos de dias intermediários. Estas plantas florescem somente quando o comprimento do dia permanece em valor intermediário (12 a 14 horas) e permanecem vegetativas quando o dia é muito longo ou muito curto. Um outro comportamento é o anfifotoperiodismo, observado em *Madia elegans*. Neste caso, o florescimento é retardado em dias intermediários (12 a 14 horas de luz), porém ocorre rapidamente quando o comprimento do dia é de 8 ou de 18 horas.

Muitos experimentos iniciais sobre fotoperiodismo procuraram estabelecer qual a etapa do ciclo diário, luz ou escuro, controlava o florescimento. Os primeiros resultados mostraram que o florescimento de plantas de dias curtos (PDC) era determinado pela duração do período de escuro. Estas plantas não florescem quando a noite longa, após um dia curto, era interrompida com um “flash” de luz (Figura 4). Similarmente, PDC não floresciam quando dias curtos eram seguidos por noites curtas. Posteriormente foi demonstrado que a duração do período de escuro era também determinante no florescimento de PDL. Estas plantas floresciam em dias curtos seguidos de noites curtas, porém, dias longos seguidos de noites longas não estimulavam o florescimento nestas plantas (PDL).

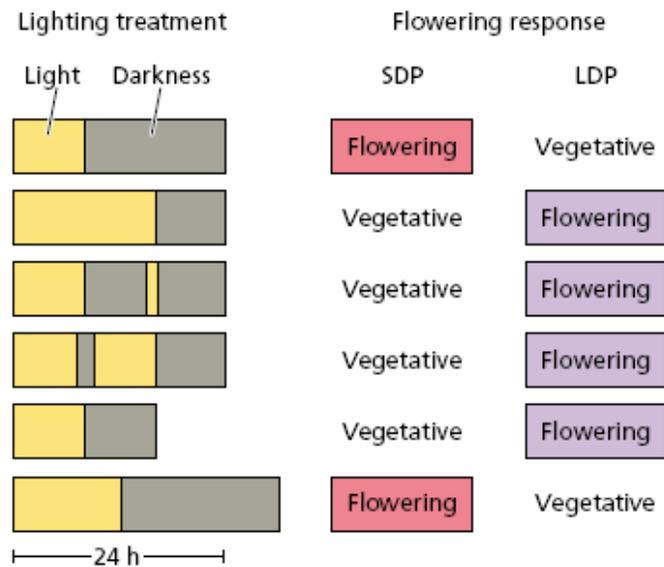


Figura 4 – A regulação fotoperiódica do florescimento. Observe que as plantas medem a duração do período de escuro (Taiz & Zeiger, 1998)

A percepção do fotoperiodismo parece ter o fitocromo como principal fotorreceptor. A inibição do florescimento em muitas plantas de dias curtos (PDC), pela interrupção do período noturno, foi um dos primeiros processos fisiológicos que se mostrou estar sob o controle do fitocromo. Em muitas PDC, a interrupção do período noturno somente é efetiva quando a dose de luz vermelha é suficiente para fotoconverter o fitocromo vermelho ( $F_v$ ) para o vermelho distante ( $F_{vD}$ ). Uma subsequente exposição das plantas à luz vermelha distante, a qual fotoconverte o fitocromo ativo ( $F_{vD}$ ) para a forma inativa ( $F_v$ ), restaura a resposta do florescimento (Figura 5). A reversibilidade do vermelho e vermelho distante têm sido demonstrados, também, em algumas plantas de dias longos (PDL). Nestes casos, a interrupção do período noturno pela luz vermelha promove o florescimento e uma subsequente exposição ao vermelho distante previne a resposta (Figura 5).

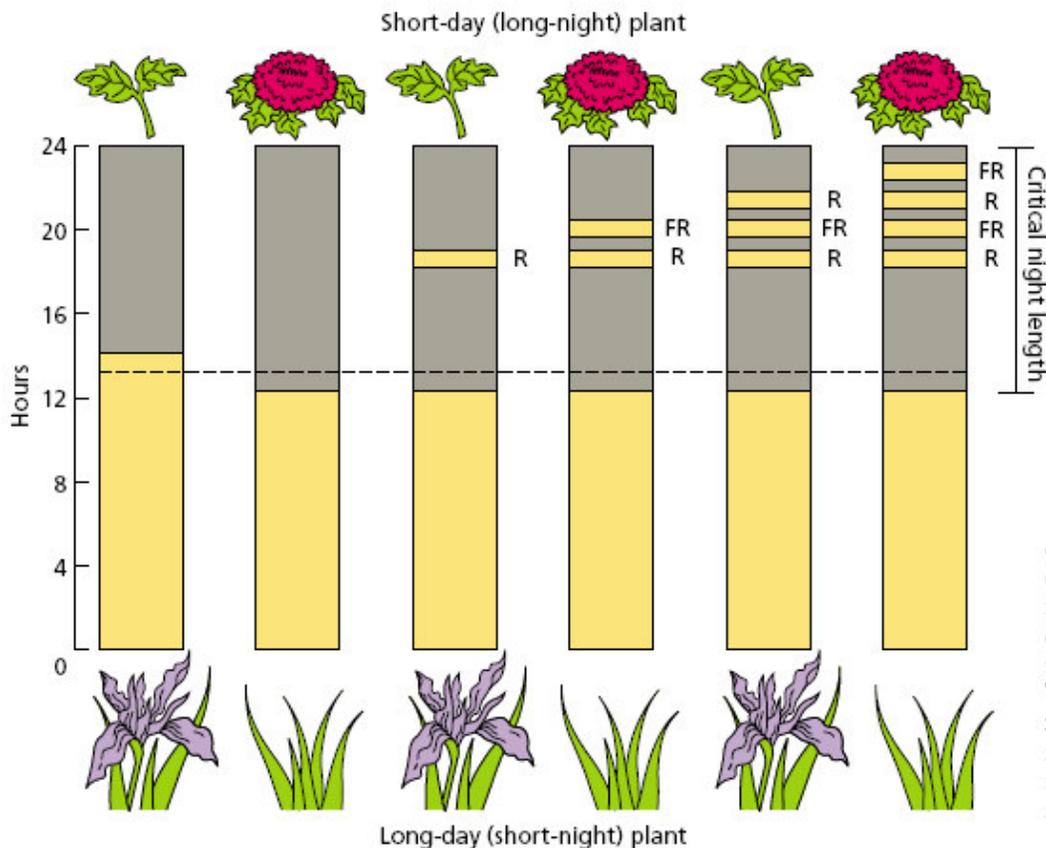


Figura 5 – Controle do florescimento pela luz vermelha (R) e vermelha distante (FR) em plantas de dias longos e plantas de dias curtos (Taiz & Zeiger, 1998)

Um fato bem estabelecido no estudo do fotoperiodismo é que o estímulo fotoperiódico é percebido pelas folhas. Tratamento de uma única folha de *Xanthium* (PDC) com curtos fotoperíodos (menores que o fotoperíodo crítico) é suficiente para causar a formação de flores visíveis, mesmo que o resto da planta esteja exposta a dias longos (maior que o fotoperíodo crítico). Resultados obtidos com outras plantas, como *Perilla*, também confirmam a importância da folha na percepção do fotoperiodismo (Figura 6).

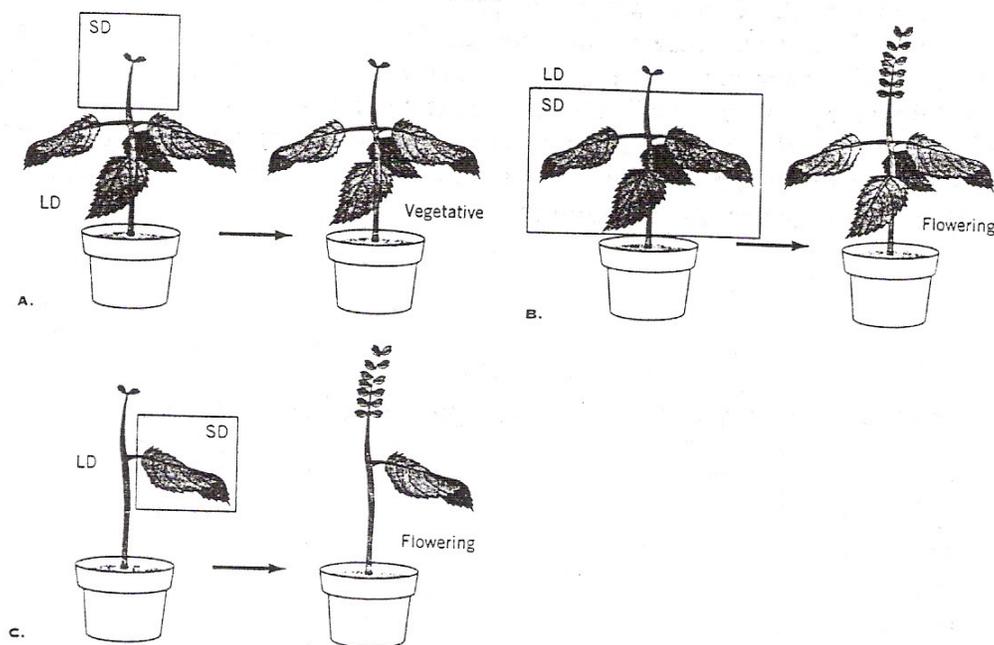


Figura 6 – O papel da folha na percepção do estímulo fotoperiódico em *Perilla*, uma planta de dias curtos. (A) A planta permanece sem florescer quando o ápice é protegido e mantido sob dias curtos e as folhas são mantidas sob dias longos; (B) A planta floresce quando as folhas são submetidas a dias curtos, mesmo que o ápice permaneça sob dias longos; (C) O florescimento pode também ocorrer quando uma única folha é mantida sob dias curtos (Hopkins, 2000)

Outros experimentos, com PDC e PDL, têm confirmado que o fotoperíodo percebido pelas folhas determina a resposta no ápice (florescimento). Assim, na resposta ao fotoperíodo, a folha transmite um sinal desconhecido que regula a transição para o florescimento no ápice. Os processos que ocorrem na folha, regulados pelo fotoperíodo, e que resultam na transmissão do estímulo floral para o ápice, são referidos coletivamente como INDUÇÃO FOTOPERIÓDICA. Esse estímulo do florescimento parece ser transportado via floema e parece ser de natureza química. Alguns tratamentos que restringem o transporte via floema, impedem o movimento do sinal floral e o florescimento.

O fisiologista russo M. Chailakhyan, em 1936, foi o primeiro a sugerir que o estímulo floral poderia ser um hormônio, para o qual ele propôs o nome de FLORÍGENO. Infelizmente, tentativas para isolar e caracterizar tal hormônio tem fracassado e a maioria das evidências para a existência do florígeno é baseada em experimentos fisiológicos. Por exemplo, numerosos estudos têm mostrado que o estímulo pode ser transmitido enxertando-se plantas que foram induzidas ao florescimento com plantas não induzidas (Figura 7).

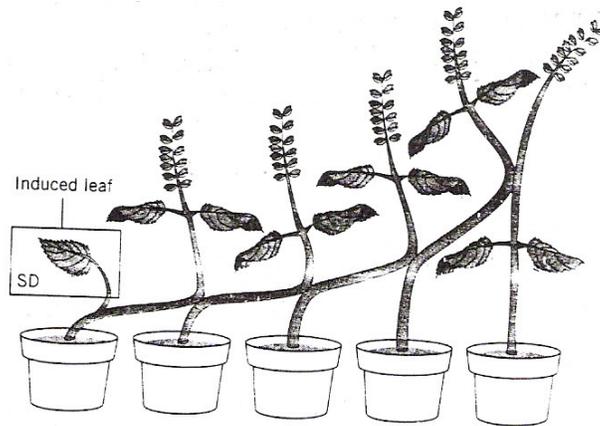


Figura 7 – Transmissão do estímulo floral em plantas enxertadas. Note que uma única folha foi submetida ao tratamento fotoperiódico adequado e todas as plantas floresceram, indicando que o estímulo floral foi transmitido dentro da mesma planta e para outras plantas enxertadas (Hopkins, 2000).

### ESSE FLORÍGENO PODERIA SER UM DOS HORMÔNIOS JÁ CONHECIDOS???

A despeito das fortes evidências circunstanciais para a existência do florígeno, ele não foi ainda isolado e caracterizado. Alguns pesquisadores têm sugerido que o florígeno poderia ser uma giberelina. Na realidade, dentre as classes de hormônios, praticamente somente as giberelinas parecem estar envolvidas na promoção do florescimento em várias espécies. Em muitas plantas, o florescimento é acompanhado pelo aumento nos níveis de giberelinas. Além disso, as giberelinas podem substituir o requerimento por dias longos (Figura 8) em algumas espécies e o requerimento por frio (vernalização) em outras.

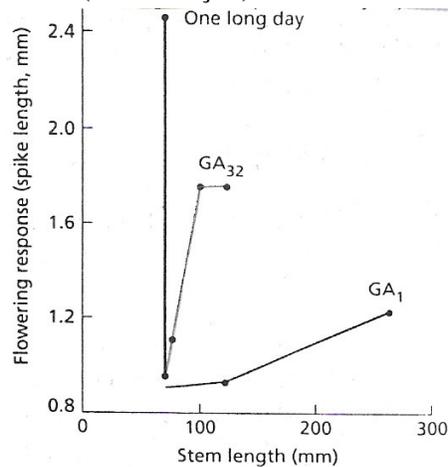


Figura 8 – O efeito de duas giberelinas sobre o florescimento e o alongamento do caule em *Lolium temulentum*, uma planta de dias longos. Note que a GA<sub>32</sub> promove fortemente o florescimento e tem pouco efeito sobre o alongamento do caule. A GA<sub>1</sub> afeta principalmente o crescimento do caule. O tratamento com um dia longo promove apenas o florescimento. As plantas tratadas com GAs eram mantidas sob dias curtos, indicando que elas substituem o requerimento de dias longos para o florescimento (Taiz & Zeiger, 1998).

De acordo com alguns autores, seria melhor considerar o florígeno como um conceito e não como uma substância específica que promove o florescimento. O florígeno poderia representar, por exemplo, um balanço de vários hormônios. Pesquisas futuras poderão esclarecer o conceito de florígeno e estabelecer a base hormonal para o florescimento.

OBS: O etileno promove o florescimento em abacaxi.

e) Vernalização – ativação ou aceleração do florescimento por tratamento com baixas temperaturas

Existem algumas plantas nas quais o florescimento é quantitativa ou qualitativamente dependente da exposição da planta à condição de baixa temperatura. Isto é conhecido como vernalização e pode ser definida como o processo onde o florescimento é ativado ou acelerado pelo tratamento de frio aplicado em sementes embebidas ou em plantas em crescimento vegetativo.

A vernalização refere-se especificamente à ativação ou aceleração do florescimento induzida pela exposição da planta ao frio e não deve ser confundida com outros inúmeros efeitos de baixas temperaturas sobre o desenvolvimento da planta. O termo vernalização é derivado de uma palavra Russa que significa “transformar em primavera”, isto é, ele reflete a capacidade de um tratamento de frio para tornar um cereal de inverno em um cereal de primavera, em relação ao seu florescimento.

A vernalização ocorre mais comumente em cereais anuais de inverno e plantas bianuais. Típicos cereais anuais são: trigo, cevada e centeio. Variedades de primavera, destes cereais, são normalmente plantadas na primavera e florescem e produzem grãos antes do final da estação de crescimento (ou seja, antes do frio chegar). As variedades de inverno plantadas na primavera poderiam normalmente fracassar no florescimento ou produção de grãos dentro da mesma estação de crescimento. Assim, cereais de inverno são plantadas no outono. Eles germinam e atravessam o inverno (frio) como pequenas plantas, reassumem o crescimento na primavera e são usualmente colhidos na metade do verão.

Variedades de inverno de centeio quando plantadas na primavera (ou seja, não são submetidas ao tratamento de frio – vernalização), florescem lentamente, com o período de florescimento durando de 4 a 5 meses. Quando plantadas no outono, no entanto, elas recebem um tratamento de frio no inverno. Quando chega a primavera, elas voltam a crescer rapidamente e o florescimento é mais rápido, durando apenas dois meses, ou seja, elas passam a se comportar como uma variedade de primavera. Observe que nesse caso o requerimento por frio é QUANTITATIVO, ou seja, o florescimento sempre ocorre, embora seja mais rápido nas plantas vernalizadas. Este efeito pode ser obtido, também, pela vernalização das sementes embebidas.

Espécies bianuais são plantas monocárpicas que normalmente florescem (e morrem) na segunda estação de crescimento, novamente seguindo um tratamento de frio no inverno. Típicos bianuais incluem, *Beta vulgaris* (beterraba), *Brassica oleraceae* (mostarda) e *Daucus carota* (cenoura). Nas bianuais, o requerimento de frio é QUALITATIVO, isto é, na ausência do tratamento de frio muitas delas podem permanecer sem florescer e com hábito de crescimento em “roseta”, indefinidamente.

As temperaturas efetivas na vernalização variam amplamente dependendo da espécie e da duração do tratamento. Em centeio, a temperatura efetiva varia de  $-5$  a  $+15^{\circ}\text{C}$ , dependendo

da duração do tratamento. Para esta espécie, o tratamento na temperatura de 1°C é mais efetivo após sete semanas de duração do tratamento (Figura 9). Por outro lado, a vernalização pode ser revertida se o tratamento de frio for seguido imediatamente por um tratamento de alta temperatura, ou seja, ocorre a desvernalização.

A vernalização somente é efetiva quando aplicada em plantas crescendo ativamente ou em sementes embebidas. Assim, cereais anuais de inverno podem ser vernalizados tão logo o embrião esteja embebido em água e o processo de germinação tenha iniciado. Neste caso, é possível que os estados induzidos, estabelecidos em poucas células meristemáticas (no embrião), possa ser mantido em todo o desenvolvimento da planta. Muitas bianuais, no entanto, não podem ser vernalizadas pela exposição das sementes ao frio. Estas plantas devem alcançar um tamanho mínimo antes que elas possam ser vernalizadas. Nestes casos, o ápice da parte aérea é que percebe o estímulo, embora existam algumas evidências sugerindo que folhas ou mesmo raízes isoladas podem ser susceptíveis, também, ao frio (pelo menos em alguns casos).

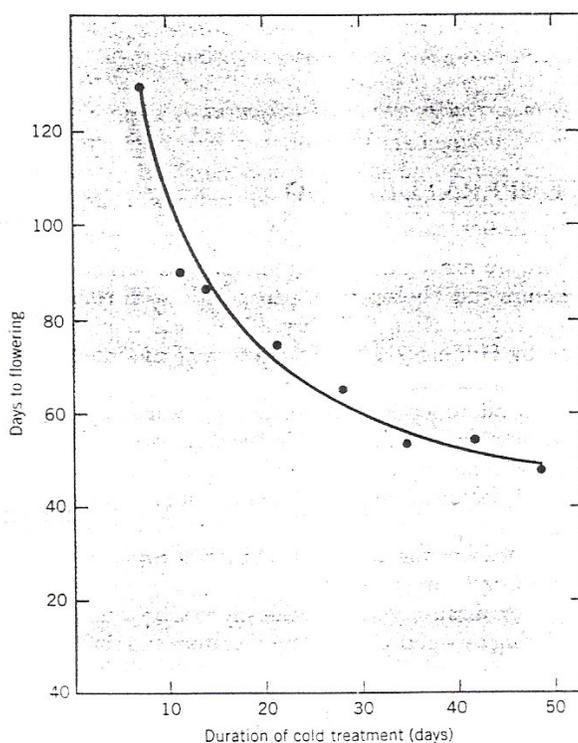


Figura 9 – Vernalização em sementes de *Secale cereale* (centeio). As sementes foram tratadas à temperatura de 1°C, nos tempos indicados no gráfico (Hopkins, 2000)

A natureza do estímulo da vernalização ainda não é conhecida. Alguns pesquisadores acreditam que as mudanças permanentes na fisiologia ou estado genético das células meristemáticas, induzidas pelo frio, poderiam ser autopropagadas para as células filhas pela divisão celular. No entanto, outros pesquisadores (Melchers & Lang, 1948) postularam a existência de uma substância que eles denominaram de vernalina, a qual seria induzida pelo frio e responsável pela indução da floração. Em seus estudos com *Hyoscyamus* eles faziam enxertos entre plantas vernalizadas e não vernalizadas. A planta não vernalizada enxertada na planta vernalizada passava a florescer, enquanto que nas plantas controle (não enxertadas e

não vernalizadas) isso não ocorria. Isto poderia ser devido a translocação da vernalina de uma planta para outra ou de um hipotético hormônio do florescimento (FLORÍGENO), ou mesmo de giberelinas (como comentamos anteriormente, estas substâncias parecem substituir o requerimento por frio de algumas plantas vernalizáveis e o requerimento por dias longos em algumas plantas de dias longos (PDL). Até o momento, a existência da vernalina não foi completamente comprovada).

Alguns outros estudos com embriões isolados têm mostrado que tratamentos de vernalização somente são efetivos quando o embrião é suprido com carboidratos e oxigênio durante o tratamento, indicando que se trata de um processo metabólico dependente de energia.

### BIBLIOGRAFIA

FERRI, M. G. (Coord.) **Fisiologia Vegetal, volumes 1. e 2.** 2<sup>nd</sup> ed. São Paulo: EPU, 1985, 361p.

HOPKINS, W. G. **Introduction to Plant Physiology.** 2<sup>nd</sup> ed. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2000, 512p.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. **Plant Physiology.** 4<sup>th</sup> ed. California: Wadsworth Publishing Company, Inc., 1991, 682p.

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Plant Physiology.** 1<sup>st</sup> ed. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1991, 559p.

## ESTUDO DIRIGIDO Nº 12

### ASSUNTO: REPRODUÇÃO EM PLANTAS SUPERIORES

- 1 – O que é reprodução vegetativa e reprodução sexual?
- 2 – Que órgãos das plantas superiores estão adaptados à reprodução vegetativa? Dê exemplos.
- 3 – Quais as vantagens da reprodução vegetativa?
- 4 – Por que a reprodução sexual é mais vantajosa para a espécie do ponto de vista genético?
- 5 – Sob o ponto de vista fisiológico, porque a reprodução sexual é considerada também mais vantajosa?
- 6 – O que é hidroperiodismo e termoperiodismo?
- 7 – Qual a relação, na vegetação do cerrado, entre queimadas e floração?
- 8 – O que é fotoperiodismo?
- 9 – Qual a classificação das plantas quanto às respostas fotoperiódicas? Dê o significado de cada uma.
- 10 – As plantas medem o período diurno ou noturno? Explique.
- 11 – Descreva sobre a percepção e indução fotoperiódica.
- 12 – O que você sabe sobre: a) maturidade para floração; b) indícios da existência de um hormônio específico da floração
- 13 – O que é vernalização e desvernalização? O que significa o termo vernalina?
- 14 – Quais as partes da planta sensíveis a vernalização?