

UNIDADE II

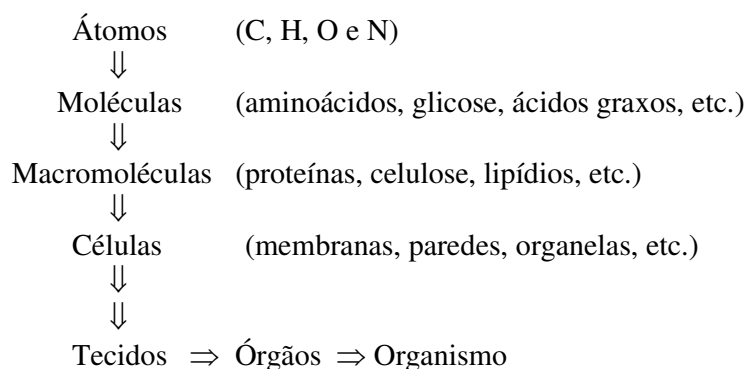
ESTRUTURA E FUNÇÃO DE CÉLULAS, TECIDOS E ÓRGÃOS.

ESTRUTURA E FUNÇÃO DE CÉLULAS, TECIDOS E ÓRGÃOS

1. INTRODUÇÃO

Como definimos na unidade I, a Fisiologia Vegetal estuda os **processos e as funções** do vegetal, bem como as respostas das plantas às variações do meio ambiente. Os processos e as funções do vegetal ocorrem nas estruturas do vegetal, em níveis subcelulares, celulares, de tecidos ou de órgãos. Torna-se fundamental, portanto, conhecermos a estrutura da planta e de suas partes, antes de entrarmos na discussão do funcionamento do vegetal.

O termo **Estrutura** significa “armação, esqueleto, arcabouço”. Como mostramos na unidade I, a matéria viva tem uma organização que obedece a seqüência abaixo:



O termo **Função**, também definido na unidade I, representa a atividade natural de uma parte qualquer do vegetal, ou seja, o papel desempenhado por um órgão, tecido, célula, organela ou constituinte químico da célula.

Partindo-se dos conceitos acima, depreende-se que “**a função depende da estrutura**”. Veja alguns exemplos: a estrutura das raízes (incluindo seus pelos radiculares) e o seu crescimento dentro do solo permitem que elas atuem na absorção de água e nutrientes; a estrutura dos vasos do xilema, composto de células com paredes lignificadas, permite que ele transporte água e outros materiais na planta, a longa distância; a estrutura “flexível” das células-guarda permite que elas atuem nas trocas gasosas; o sistema de membranas internas dos cloroplastos, rico em pigmentos, permite a absorção da luz e a realização da fotossíntese.

Em todos os casos citados acima, a estrutura está apta a realizar uma ou mais funções ou processos específicos, os quais, normalmente, não podem ser realizados por outra estrutura vegetal distinta. Por exemplo, não podemos imaginar, como algo natural, que a fotossíntese seja realizada pelas células das raízes. Isso sugere a existência de uma especificidade entre a estrutura e a função, podendo a necessidade em realizar determinada função ter, evolutivamente, gerado ou moldado uma determinada estrutura. Em outras palavras, “**A ESTRUTURA parece ter sido gerada pela FUNÇÃO**”. Por exemplo, a evolução das plantas terrestres a partir de aquáticas e o aumento do tamanho das plantas geraram a necessidade de sistemas para aquisição e transporte de água e minerais a longa distância (funções). A partir da necessidade destas funções ocorreu a evolução dos sistemas de

absorção e de condução de água (estruturas). Hoje sabemos que o crescimento das raízes (estrutura) dentro do solo é fundamental para a absorção de água e nutrientes (função) e que o xilema (estrutura) é fundamental para o transporte desses materiais para as folhas (função).

Neste capítulo serão abordados os seguintes itens:

- Classificação dos organismos vivos e os princípios básicos da vida vegetal;
- Estrutura da célula vegetal e as funções desempenhadas por cada uma de suas partes;
- Os tecidos vegetais e suas funções;
- As estruturas básicas e funções de raízes, caules e folhas;

Estes conhecimentos serão úteis no estudo de Fisiologia vegetal.

2. A CLASSIFICAÇÃO DOS ORGANISMOS VIVOS

Desde os tempos de Linnaeus (1707 a 1778), os biólogos têm tentado classificar os seres vivos. No início, eles buscaram maneiras de fácil identificação, baseadas em “**esquemas artificiais de classificação**”. Após as descobertas de Darwin (Século XIX), passou-se a utilizar esquemas de classificação baseados no relacionamento evolucionário, os chamados “**esquemas naturais de classificação**”. Desde então, os biólogos vêm estudando estes sistemas naturais de classificação, buscando definir critérios morfológicos que reflitam melhor o relacionamento evolucionário. Atualmente, sabe-se que a morfologia, ou seja, a forma e a estrutura do organismo, é o produto final da ação dos genes (codificados nas seqüências de DNA). Isto é, toda a informação necessária para formar o organismo está codificada nestas seqüências de DNA. Esta descoberta forneceu uma poderosa ferramenta para os biólogos que trabalham com sistemas naturais de classificação.

Tendo como base a análise filogenética de seqüências de DNA altamente conservadas, os organismos vivos foram divididos em três principais **Domínios** (Figura 1): Bacteria, Archaea e Eucarya. O domínio **Bacteria**, que forma o reino Eubacteria (um exemplo são as cianobactérias), não possui núcleo verdadeiro e são classificados como procariotos. Os organismos do domínio **Archaea**, que formam o reino archaeobacteria (organismos adaptados a condições extremas, como ambientes altamente salinos ou sulfurosos), também são procariotos, porém eles diferem dos organismos do domínio Bacteria. O domínio **Eucarya** inclui os eucariotos, organismos que possuem um núcleo verdadeiro. Esse domínio pode ser dividido em seis reinos: **Archezoa, Protista, Chromista, Plantae, Fungi** e **Animalia**.

Antes dos três domínios de vida (Bacteria, Archaea e Eucarya) terem sido reconhecidos, um sistema artificial de classificação, baseado na existência de cinco reinos, era amplamente aceito. De acordo com esse esquema, todos os organismos eram divididos nos seguintes reinos: Monera, Protista, Fungi, Plantae e Animalia. O reino Monera inclui todos os organismos procariotos, bactérias e archaeobactérias. Os demais reinos são formados por organismos eucariotos. Alguns biólogos ainda seguem essa classificação, a qual é baseada principalmente na dicotomia entre procariotos (**células com DNA circular no citoplasma**) e eucariotos (**células com DNA linear contido dentro do núcleo**). No entanto, a descoberta de que archaeobactérias e eucariotos são grupos filogeneticamente irmãos, sugere que archaeobactérias não pertencem ao mesmo reino das bactérias.

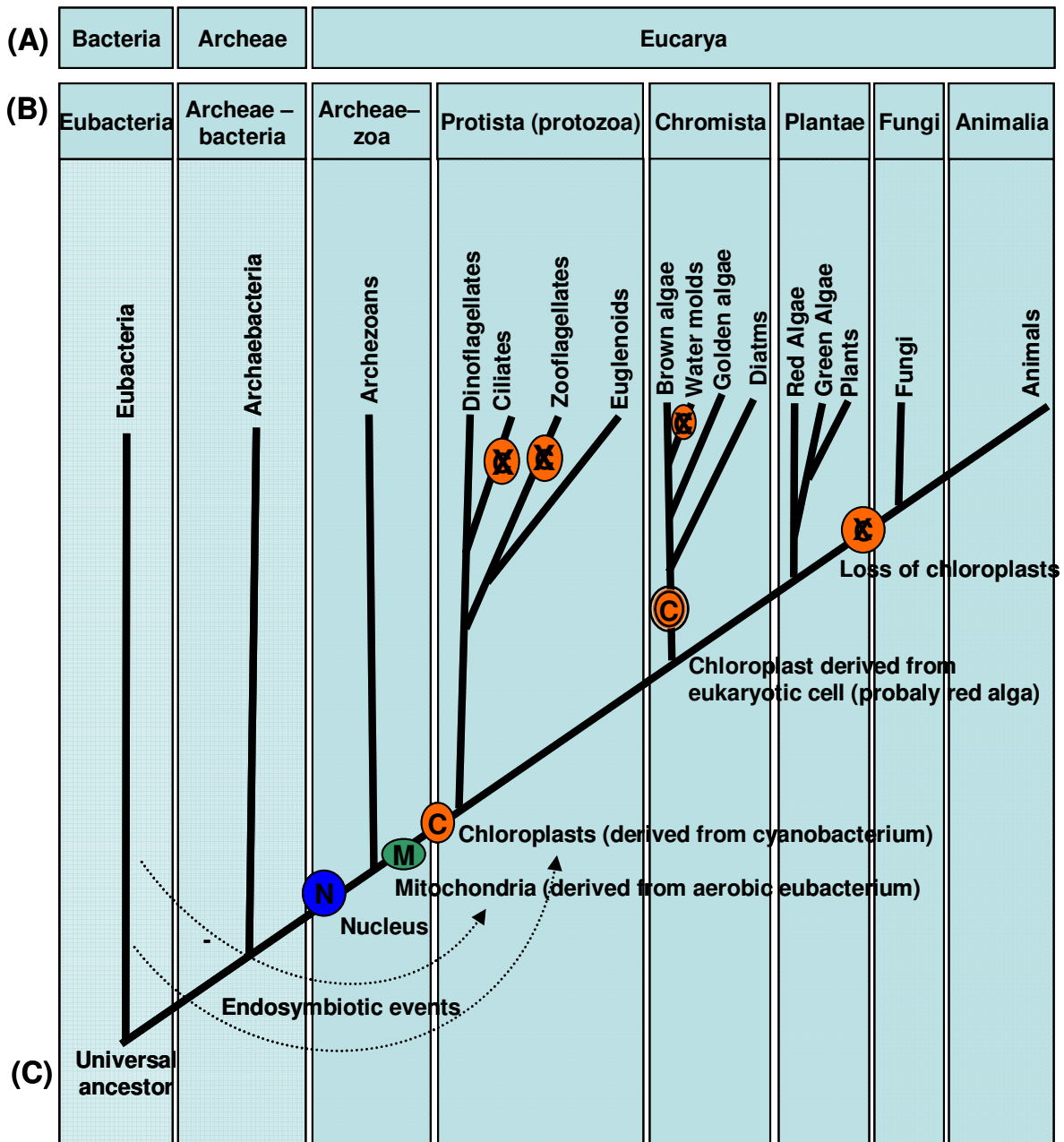


Figura 1 – Esquema de classificação natural e filogenia dos organismos vivos. (A) os três domínios de vida; (B) divisão dos organismos em dois reinos procarióticos e seis reinos eucarióticos; (C) Filogenias hipotéticas, mostrando a origem dos principais grupos de eucariotos. O aparecimento do núcleo, mitocôndria e cloroplasto e a perda do cloroplasto, são indicados (Campbell, 1996, citado por Taiz & Zeiger, 1998).

O reino Plantae, que nos interessa mais diretamente, inclui as algas vermelhas e verdes, bem como as como plantas. Dentro da perspectiva da fisiologia vegetal esta classificação é interessante, visto que as algas verdes têm sido amplamente utilizadas como modelos no estudo de processos fisiológicos, como fotossíntese, nutrição mineral, fotomorfogênese, etc.

As plantas terrestres, por sua vez, incluem as briatas (musgos, hepáticas e anterófitas), pteridófitas (plantas vasculares, como as samambaias) e as plantas produtoras de sementes (gimnospermas e angiospermas).

OBS: O termo “**Planta Superior**” é aplicado para as plantas vasculares (pteridófitas) e para as plantas produtoras de sementes (angiospermas e gimnospermas)

As **Briatas** são pouco abundantes em número de espécies. Os principais exemplos são os musgos e as hepáticas. Elas não possuem raízes ou folhas verdadeiras e também não produzem sistema vascular e tecidos de sustentação. A ausência dessas estruturas limita o tamanho destas plantas, as quais raramente são maiores que 4 cm de altura. São plantas terrestres que, no entanto, dependem da água para a reprodução, a qual é feita principalmente por esporos.

As **Pteridófitas** possuem raízes e folhas verdadeiras e produzem tecidos vasculares e de sustentação. Isto permite que elas cresçam com tamanho de pequenas árvores. Apesar destas plantas serem mais adaptadas às condições de falta de água do que as briófitas, elas ainda dependem da água para a reprodução (movimento do esperma para o ovo). Estas plantas, portanto, vivem em ambientes relativamente úmidos. São as samambaias.

O principal grupo, dentre as plantas terrestres, é constituído pelas **plantas com sementes**. Existem duas categorias de plantas com sementes: as **Gimnospermas**, com sementes nuas, e as **Angiospermas**, com sementes protegidas pelo fruto. A principal inovação das angiospermas foi a flor, por isso elas são referidas como plantas que florescem.

As **gimnospermas** são tipos menos avançados, sendo conhecidas cerca de 700 espécies. O principal grupo é o das coníferas, incluindo pinheiros e sequóia. As **angiospermas** são tipos mais avançados e tornaram-se abundantes no período Cretáceo, cerca de 100 milhões de anos atrás. Cerca de 250 mil espécies de angiospermas são conhecidas, porém muitas ainda permanecem sem ser caracterizada. As angiospermas podem ser divididas em dois grupos: **monocotiledôneas** (um cotilédone) e **dicotiledôneas** (dois cotilédones). Além da distinção baseada no número de cotilédones no embrião da semente, os dois grupos também apresentam diferentes aspectos anatômicos, como o arranjo dos tecidos vasculares, a morfologia do sistema radicular e a estrutura da flor. Abaixo mostramos alguns exemplos de famílias de mono e dicotiledôneas.

Monocotiledôneas – Gramineae, Palmae, Liliaceae, Agavaceae, Bromeliaceae, Musaceae, Orchidaceae, etc.

Dicotiledôneas – Cactaceae, Cruciferae, Rosaceae, Rutaceae, Leguminosae, Malvaceae, Myrtaceae, Cucurbitaceae, Umbeliferae, Rubiaceae, Compositae, Euforbiaceae, etc.

Como o grupo de plantas dominante sobre a terra e por causa da sua importância econômica e ecológica, as **Angiospermas** têm sido estudadas muito mais intensivamente do que outros tipos de plantas, portanto este curso de Fisiologia Vegetal será direcionado para elas.

3. OS PRINCÍPIOS BÁSICOS QUE NORTEIAM A VIDA VEGETAL

A diversidade de tamanho de plantas é algo do conhecimento de todos, observando-se plantas com altura menor que 1 cm até árvores com mais de 100 m. A morfologia das plantas, ou seja, a sua forma, é, também, bastante diversa. Baseado nessa diversidade de formas, nós poderíamos sugerir, por exemplo, que os “mandacarus” teriam pouco em comum com as coníferas ou mesmo com as leguminosas. No entanto, a despeito de suas adaptações específicas, todas as plantas têm a mesma morfologia externa e realizam fundamentalmente processos similares e possuem um esboço de arquitetura semelhante. Nós poderíamos resumir essas semelhanças nos seguintes itens:

- Como produtoras primárias, as plantas verdes são as coletoras da energia solar. Elas convertem a energia da luz solar em energia química, a qual é estocada nas ligações químicas formadas quando os carboidratos são sintetizados a partir de CO₂ e H₂O (Fotossíntese);
- Diferente de outras células reprodutivas, as plantas não são móveis. Em substituição à mobilidade, as plantas evoluíram a capacidade para crescer na busca dos recursos essenciais, como luz, água e nutrientes minerais;
- As plantas terrestres são estruturalmente reforçadas para suportar a sua massa, visto que elas crescem em direção à luz, contra a força da gravidade;
- As plantas terrestres perdem água continuamente pela evaporação (transpiração) e, para conviver com esse problema, evoluíram mecanismos para evitar a dessecação;
- As plantas terrestres possuem mecanismos para transportar água e nutrientes minerais do solo até os locais fotossintetizantes (principalmente as folhas) e de crescimento (meristemas), e mecanismos para transportar os produtos da fotossíntese para os órgãos ou tecidos não fotossintéticos (como as raízes) e também para as regiões de crescimento (meristemas);
- As plantas crescem, se desenvolvem e interagem com o ambiente. Por exemplo, o desenvolvimento da planta é influenciado pela temperatura, luz, gravidade, ventos, umidade do solo e do ar, etc.
- Finalmente, nas plantas verdes, como em outras máquinas, as estruturas e funções são intimamente relacionadas (já comentado anteriormente).

4. A CÉLULA VEGETAL

Podemos dividir uma célula vegetal da seguinte forma (Figura 2):

Célula Vegetal = Parede Celular + Protoplasto (unidade do protoplasma)

PAREDE CELULAR

PROTOPLASMA ⇒ Membrana Celular + Citoplasma + Núcleo + Vacúolo

Citoplasma ⇒ Citosol + Organelas + Citoesqueleto

O Citoplasma é a solução dentro da célula, incluindo as organelas, com exceção do Núcleo;

Citosol – é a solução hidrofílica dentro da célula, onde estão mergulhadas as organelas, rico em moléculas orgânicas;

Organelas – Mitocôndrias, Plastídios, Retículo endoplasmático, complexo de Golgi, Vacúolos, Peroxissomos (Glioxissomos), Oleossomos;

Citoesqueleto – rede tridimensional de filamentos protéicos que organiza o citosol.

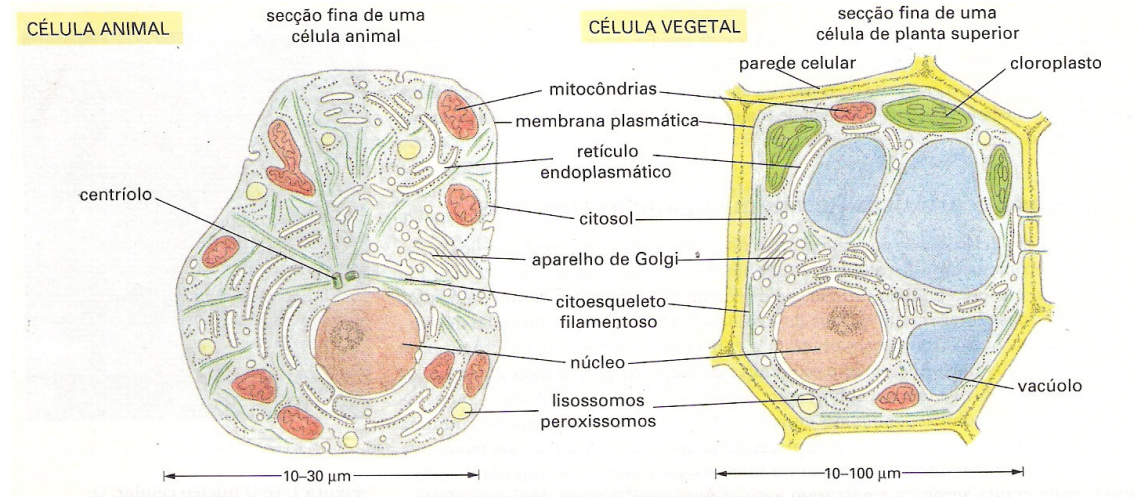


Figura 2 – Representação diagramática de células típicas, animal e vegetal. Note que o maior tamanho, e as presenças de parede celular, cloroplastos e grandes vacúolos diferenciam as células vegetais das células animais (Alberts, 1994)

4.1 Parede Celular

As células são caracterizadas não somente pelo seu conteúdo e organização interna, mas também por uma complexa mistura de materiais extracelulares que, nas plantas é referida como parede celular (a parede celular diferencia as células vegetais das células animais). Esta parede é constituída, principalmente, de carboidratos, proteínas e de algumas substâncias complexas (Tabela 1). Estes componentes são sintetizados dentro da célula e transportados através da membrana plasmática para o local onde eles se organizam.

A parede celular possui diversas funções:

- Atua como um exoesqueleto celular, possibilitando a formação de uma pressão positiva dentro da célula (turgescência) e, conseqüentemente, a manutenção da forma da célula;
- Por resistir à pressão de turgescência, ela se torna importante para as relações hídricas da planta;
- A parede celular permite a junção de células adjacentes;
- Determina a resistência mecânica das estruturas do vegetal, permitindo que muitas plantas cresçam e se tornem árvores de grandes alturas;
- A resistência mecânica das paredes do xilema também permite que as células resistam às fortes tensões criadas dentro dos vasos, o que é fundamental para o transporte de água e minerais do solo até as folhas;

- Em sementes, os polissacarídeos da parede das células do endosperma ou dos cotilédones funcionam como reservas metabólicas. Na maioria das paredes celulares, isso não ocorre;
- Alguns oligossacarídeos presentes na parede celular podem atuar como moléculas de sinalização, durante a diferenciação celular e durante o reconhecimento de patógenos e simbioses.
- Embora a parede celular seja permeável para pequenas moléculas, ela atua como uma barreira à difusão de macromoléculas, sendo a principal barreira à invasão de patógenos.

Tabela 1 – Componentes estruturais da parede celular

Componente	Exemplos
Polissacarídeos	
Celulose	Microfibrilas de β -(1,4) glucano
Calose	β -(1,3) glucano
Hemicelulose	Xiloglicano Xilano Glucomanano Arabinoxilano β -(1,3; 1,4) glucano
Pectinas	Homogalacturonano Ramnogalacturonano Arabinano Galactano
Proteínas estruturais	Glicoproteínas ricas em hidroxiprolina, conhecidas como extensinas
Lignina	Macromolécula fenólica altamente complexa

Estruturalmente, pode-se dividir a parede celular, de fora para dentro, em: **Lamela Média, Parede Primária e Parede Secundária.**

A **Lamela Média** é uma fina camada de material, considerada o cimento que promove a junção de paredes primárias de células adjacentes. É constituída de substâncias pécticas (ácido péctico, pectato de cálcio e de magnésio) e de proteínas (não são as mesmas encontradas no restante da parede celular). A lamela média juntamente com a parede primária origina-se da placa celular que é formada durante a divisão celular (telófase).

As **Paredes Primárias** são formadas em células jovens em crescimento. Algumas paredes primárias, tais como aquelas do parênquima de bulbos de cebola, são muito finas (100 nm) e possuem arquitetura simples. Outras paredes primárias, tais como aquelas encontradas em colênquima ou em epidermes, podem ser bem mais espessas e conter múltiplas camadas.

A parede primária é constituída de celulose, hemiceluloses, pectinas, proteínas e compostos fenólicos (Tabela 2). A celulose é uma molécula longa, não ramificada, formada

de resíduos de glicose unidos por ligação β -1,4, sendo sintetizada na membrana plasmática pelo complexo enzimático contendo a celulose sintase. Uma única molécula de celulose, sintetizada por esse complexo enzimático, pode conter acima de 3.000 unidades de glicose. A junção, através de pontes de hidrogênio, de 20 a 40 cadeias individuais de celulose formam as **Microfibrilas** (Figura 3), as quais possuem espessura de 5 a 12 nm.

Tabela 2 – Composição média de paredes primária e secundária

Componentes	Parede Primária	%	
		Parede Primária	Parede Secundária
Polissacarídeos	90		75
Celulose	25		45
Hemicelulose	25		30
Pectinas	35		-
Proteínas	1-8		-
Lignina	-		25

As microfibrilas de celulose e as hemiceluloses, que formam uma matriz semicristalina, estão embebidas em uma matriz de natureza de gel de substâncias pécticas (Figura 3). A hemicelulose é uma mistura complexa de açúcares e derivados de açúcares, que formam uma rede altamente ramificada. As hemiceluloses e pectinas são sintetizadas no Complexo de Golgi, em reações catalisadas por enzimas provenientes do retículo endoplasmático, e transportadas em vesículas que se fundem com a membrana celular, liberando o conteúdo na parede em crescimento (ver Figura 7). A orientação das microfibrilas de celulose, dentro da matriz semicristalina, é feita pelos microtúbulos, e nas células que se alongam (como em caules e raízes) elas tendem a ser orientadas perpendicularmente ao crescimento.

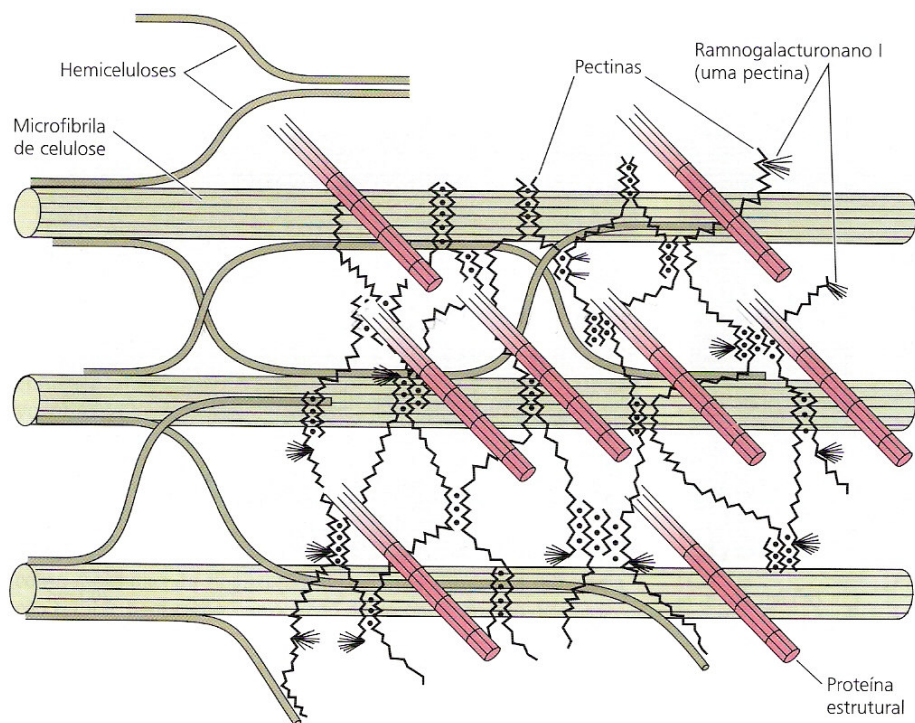


Figura 3 – Diagrama mostrando o arranjo dos principais componentes da parede celular primária (Taiz & Zeiger, 1998).

A parede primária da célula também contém aproximadamente 10% de glicoproteínas (proteínas contendo açúcares ligados), as quais são ricas no aminoácido hidroxiprolina. Estas glicoproteínas são conhecidas como **Extensinas**. Embora não se conheça a precisa função das extensinas, acredita-se que elas contribuem para a rigidez da parede celular, ou seja, elas são proteínas estruturais (Figura 3).

As **paredes secundárias** são formadas após a célula parar de crescer. Elas são ricas em celulose e lignina (Tabela 2). No entanto, elas podem conter polissacarídeos não celulósicos (principalmente aqueles classificados como hemiceluloses) e proteínas. A parede secundária pode tornar-se altamente especializada em estrutura e função, refletindo o estado de especialização celular. As células do xilema de árvores, por exemplo, apresentam paredes secundárias bastante espessas, que são reforçadas pela presença de lignina. Isto é fundamental para o transporte de água a longa distância.

Depois da celulose, a lignina é a substância orgânica mais abundante nas plantas. Trata-se de um composto fenólico, formado a partir de três álcoois: coniferil, cumaril e sinapil, os quais são sintetizados, dentro da célula, a partir do aminoácido fenilalanina. As moléculas dos três álcoois, uma vez na parede celular, sofrem a ação de enzimas que os convertem para a forma de radicais livres. Estes radicais livres são altamente reativos e se unem ao acaso, produzindo a lignina (Figura 4). Esta é a grande diferença entre a lignina e outros biopolímeros, como amido e celulose, ou seja, nestes últimos as ligações não são ao acaso.

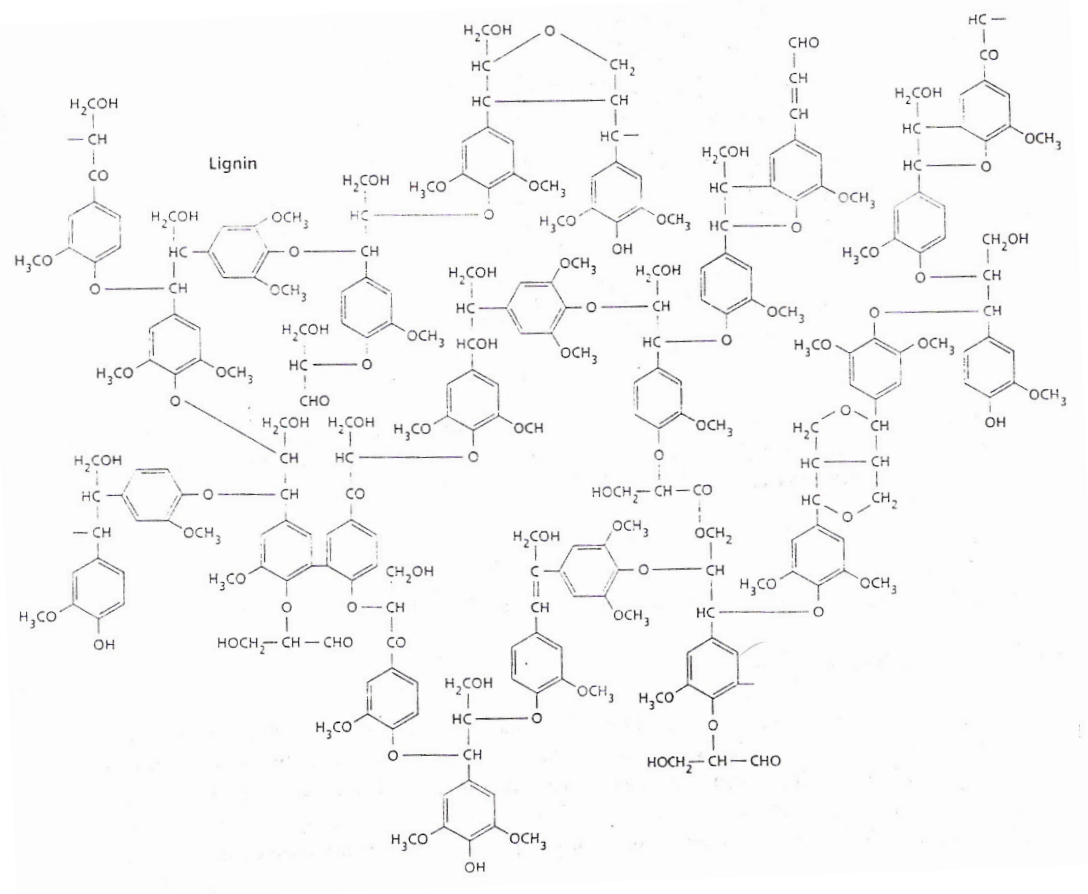


Figura 4 – estrutura parcial de uma molécula de lignina (Taiz & Zeiger, 1998)

Do exposto acima, vê-se que a estrutura da parede celular varia consideravelmente, dependendo da função exercida pela célula (Figura 5). Células que têm a função de sustentação, como fibras e esclereides, possuem parede secundária altamente lignificada. Este também é o caso dos vasos do xilema. Por outro lado, células com elevada atividade metabólica e células em crescimento possuem apenas parede primária. Outras células podem possuir espessamento da parede primária, como é o caso de células epidérmicas de caules. Nas folhas, as células-guarda (que são células epidérmicas diferenciadas) possuem espessamento diferencial da parede celular, o que está relacionado a sua função (mudanças no volume destas células permite a abertura ou fechamento do estômato e, conseqüentemente, as trocas gasosas).

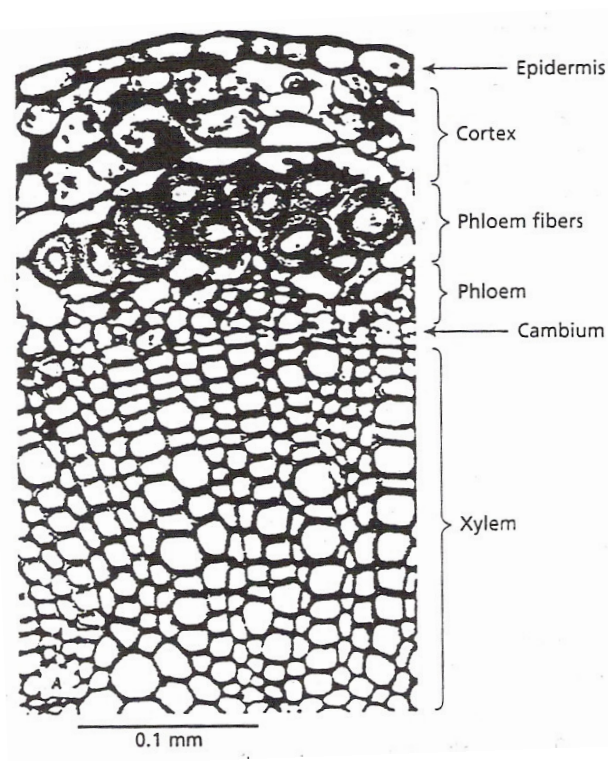


Figura 5 – Seção transversal de um caule de linho, mostrando células com diferente morfologia da parede celular. Note as fibras do floema com parede bastante espessa (Taiz & Zeiger, 1998)

4.2 Protoplasma – é formado pela Membrana Plasmática, pelo Citoplasma e pelo Núcleo.

O protoplasma define o conteúdo celular, sendo o protoplasto a unidade do protoplasma.

4.2.1 Membrana plasmática

O sistema de membranas celulares é crucial para a vida da célula (Figura 2). A membrana plasmática (plasmalema ou membrana celular) e as demais membranas que circundam os diversos compartimentos celulares, mantêm as diferenças eletroquímicas essenciais entre o citosol e o meio externo e, entre o citosol e o interior de cada compartimento, respectivamente. Todas estas membranas biológicas têm organização molecular semelhante, consistindo de uma bicamada lipídica contendo proteínas embebidas, formando uma estrutura conhecida como “mosaico fluido” (Figura 6).

Os lipídios constituintes das membranas são moléculas insolúveis em água de natureza anfipática (possuem uma região hidrofílica e outra hidrofóbica), arranjadas em uma dupla camada de cerca de 8 a 10 nm de espessura. Essa bicamada lipídica, forma a estrutura básica das membranas e, em face de sua relativa impermeabilidade, funciona como barreira ao movimento de íons e de moléculas polares.

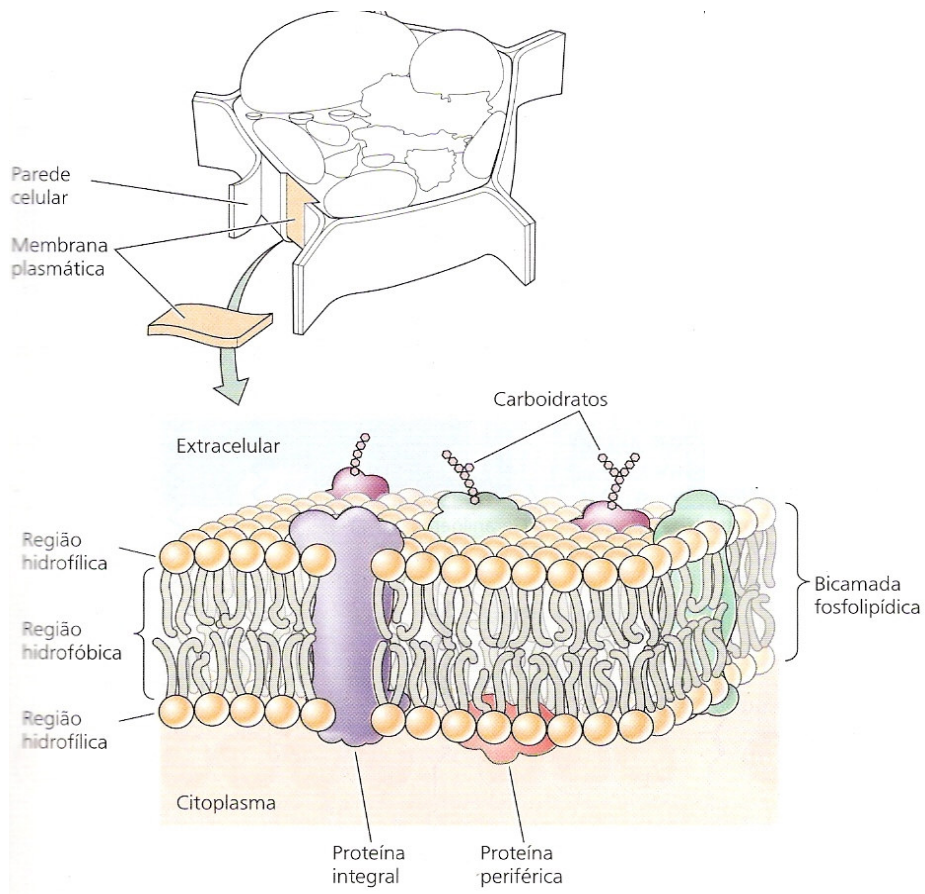


Figura 6 – A estrutura da membrana plasmática. Note a bicamada lipídica e as proteínas integrais e periféricas (Taiz & Zeiger, 1998)

Dentre as principais classes de lipídios encontradas em membranas vegetais (Tabela 3), a mais abundante é a dos fosfolipídios, os quais são formados por uma molécula de

glicerol que se liga de um lado a um grupo fosfato e do outro a dois ácidos graxos. Ligados ao grupo fosfato pode aparecer colina, serina, etanolamina ou inositol, constituindo os diversos tipos de fosfolipídios. Os ácidos graxos contêm entre 14 e 24 átomos de carbono, sendo geralmente, um saturado e outro insaturado. Diferenças no comprimento da cadeia e no grau de saturação dos ácidos graxos influenciam diretamente a estrutura da membrana. A presença de duplas ligações provoca dobras na cadeia de carbono acarretando, um aumento na permeabilidade da membrana.

Tabela 3 - Principais lipídios da membrana plasmática de folha de espinafre (Rochester et al., *Physiol. Plant.*, **71**: 257-263, 1987)

Componente	% do Lipídio Total
Fosfolipídios	63,8
Esfingolipídios	13,6
Glicolipídios	2,7
Esteróis	19,9

Os esteróis e os glicolipídios, embora sejam menos abundantes do que os fosfolipídios podem desempenhar importantes funções nas membranas biológicas. Os esteróis são triterpenos sintetizados pela rota do ácido mevalônico, que atuam na estabilização, principalmente, da membrana plasmática e do tonoplasto (membrana do vacúolo), pelas interações com os fosfolipídios destas membranas. Já os glicolipídios, são moléculas de lipídios contendo um ou mais resíduos de carboidratos.

As proteínas associadas com a bicamada lipídica são de três tipos: as **integrals ou intrínsecas**, as **periféricas** e as **ancoradas em lipídios, prenil, fosfatidilinositol** (Figura 6). Visto que as bicamadas de fosfolipídios são praticamente impermeáveis a maioria das substâncias polares, os fluxos de íons através das membranas biológicas ocorrem quase que exclusivamente através de **proteínas integrals** (proteínas transmembranares, isto é, que têm acesso aos dois lados da membrana). Estas proteínas podem ter um ou mais domínios através da membrana e estão envolvidas também na síntese de ATP, na transdução de sinais e na formação de gradiente eletroquímico.

4.2.2 Citoplasma – é formado pelo citosol e as organelas, delimitado pela plasmalema.

4.2.2.1 Citosol

O citosol é a porção líquida hidrofílica do citoplasma na qual ficam mergulhadas as organelas, e que ocupa pequeno volume da célula, principalmente nas células altamente vacuoladas. O citosol é o local de muitos e importantes processos celulares, destacando-se: a glicólise (primeira etapa da respiração aeróbica), a via das pentoses-fosfato, a síntese de sacarose, a síntese de proteínas, etc.

4.2.2.2 Organelas

- **Plastídios**

Os plastídios supõem-se, se originaram a partir de cianobactérias por endossimbiose. Eles constituem uma família de organelas circundadas por dupla membrana, característicos das células de plantas. Os plastídios surgem dos proplastídios, pequenos corpos vesiculares produzidos nas células meristemáticas. Podem-se destacar cinco tipos de plastídios: cloroplastos, amiloplastos, leucoplastos, cromoplastos e etioplastos.

Os plastídios sem coloração, ou seja, sem pigmentos, são os **amiloplastos** e os **leucoplastos**. Os leucoplastos, encontrados nas folhas e caules verdes, estão envolvidos na síntese de monoterpenos (compostos voláteis encontrados nos óleos essenciais) e na síntese de lipídios. Os amiloplastos estão envolvidos na síntese e acúmulo de amido em tecidos não fotossintéticos. Nas folhas, o amido é sintetizado nos **cloroplastos** que são os mais proeminentes dos plastídios, sendo que eles realizam a fotossíntese e contêm os pigmentos fotossintéticos (principalmente clorofilas) que são responsáveis pela coloração verde das folhas (e também de caules). Os **cromoplastos** sintetizam outros pigmentos diferentes da clorofila. As cores características de frutos de tomate e laranja, de raiz de cenoura e batata-doce e de flores de mal – me – quer e botão de ouro é devido à presença de cromoplastos contendo pigmentos carotenóides. Os etioplastos são formados quando a planta está na obscuridade, neste caso vai ocorrer síntese de carotenóides e protoclorofilídio a, não ocorrendo, porém, síntese de proteínas e de clorofila.

- **Mitocôndrias**

As mitocôndrias supõem-se se originaram a partir de eubactérias aeróbicas por endossimbiose. Elas possuem duas membranas: uma externa, sem invaginação, e outra interna que se apresenta completamente invaginada, formando as conhecidas cristas mitocondriais. A fase aquosa contida dentro da membrana interna é conhecida como matriz e a região entre as duas membranas é conhecida como espaço intermembranar. Estes compartimentos possuem composição diferente, o que se deve aos diferentes graus de permeabilidade das membranas externa e interna. A membrana externa permite a passagem de íons e moléculas com tamanho até 10.000 Da. A membrana interna restringe-se à entrada de íons e pequenas moléculas e possui carreadores específicos, que promovem a troca de íons e moléculas entre a matriz mitocondrial e o espaço intermembranar.

As mitocôndrias são os sítios da respiração celular, um processo no qual a energia liberada durante a oxidação de açúcares é usada para a síntese de ATP. Neste processo, a degradação de piruvato (gerado na glicólise), liberando CO₂ e produzindo NADH e FADH₂ (ciclo de Krebs), ocorre na matriz mitocondrial, enquanto que a formação de ATP e o consumo de O₂ ocorrem nas cristas mitocondriais (cadeia transportadora de elétrons).

- **Retículo Endoplasmático e Complexo de Golgi**

O envelope nuclear, o retículo endoplasmático (RE) e o complexo de Golgi formam, em conjunto, um elaborado sistema de endomembranas envolvido na biossíntese, processamento e secreção de lipídios, proteínas e polissacarídeos.

Parte do retículo endoplasmático é associada com ribossomos, formando o retículo endoplasmático rugoso. O RE rugoso é associado, principalmente, com a síntese de proteínas, muitas delas sendo proteínas de membranas. A região do retículo endoplasmático não

associada aos ribossomos é conhecida como RE liso. O RE liso é o principal local de biossíntese de lipídios para a formação de membranas (Figura 7).

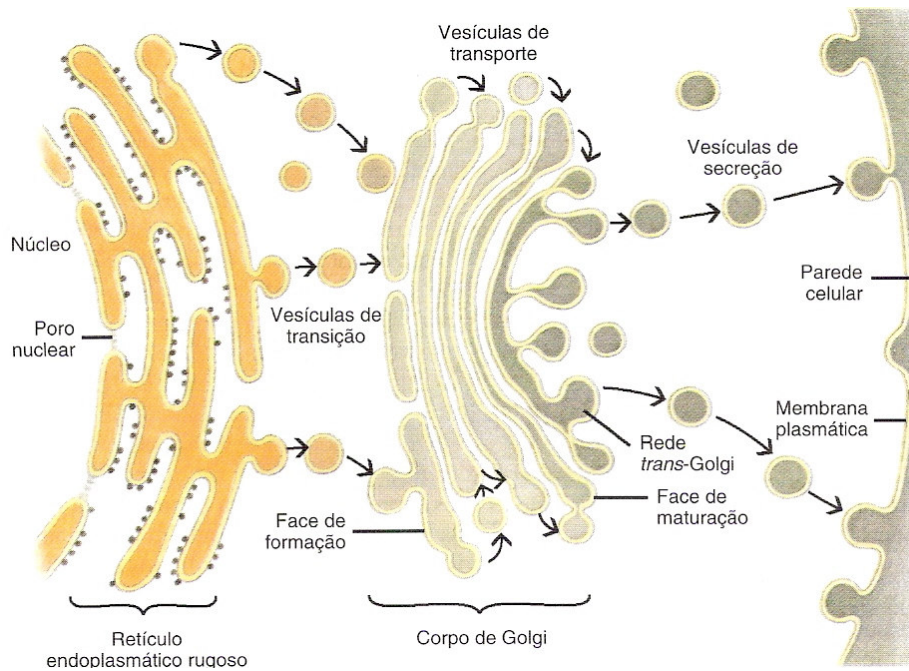


Figura 7 – Esquema mostrando a síntese, transporte e deposição de polissacarídeos da matriz da parede celular. As vesículas se fundem com a membrana plasmática, aumentando a sua extensão, e liberam o conteúdo na matriz da parede em crescimento (Raven, 2001)

O complexo de Golgi é constituído de sacos membranosos achatados, conhecidos como cisternas, que são separados do retículo endoplasmático. O complexo de Golgi serve para organizar e processar cadeias de oligossacarídeos de glicoproteínas que são transferidas para ele, via vesículas provenientes do retículo endoplasmático. Estas vesículas fundem-se com a membrana do complexo de Golgi, descarregando seus conteúdos nas cisternas de Golgi. Neste complexo, os oligossacarídeos são modificados e outras moléculas de açúcares podem ser adicionadas. As glicoproteínas modificadas deixam o complexo de Golgi em vesículas secretoras, as quais descarregam seus conteúdos em locais dentro da célula ou se fundem com a membrana plasmática, descarregando seus conteúdos fora da célula. Outra importante função do complexo de Golgi em células de plantas, é a síntese de polissacarídeos complexos (como as hemiceluloses e pectinas), os quais são descarregados por vesículas na matriz da parede celular em crescimento (Figura 7).

- **Oleossomos**

Em adição ao acúmulo de amido (nos amiloplastos) e de proteínas (nos corpos protéicos), muitas plantas sintetizam e acumulam grandes quantidades de triacilgliceróis (uma

molécula de glicerol esterificada com três ácidos graxos) durante o desenvolvimento da semente. Estes óleos são estocados em organelas conhecidas como **oleossomos** (também chamadas de corpos lipídicos ou esferossomos). Estas organelas são as únicas que são circundadas por uma meia membrana.

Os triacilgliceróis contidos nos oleossomos de sementes, não são móveis na planta e, portanto, precisam ser degradados para uma forma orgânica móvel (sacarose), durante a germinação. Neste processo, os triacilgliceróis são inicialmente degradados pela enzima **Lipase**, liberando o glicerol e os três ácidos graxos. Os ácidos graxos vão para o glioxissomo, onde é dada continuidade no processo de conversão de lipídio para sacarose. A sacarose é em seguida transportada para o eixo embrionário, servindo como fonte de energia para o crescimento da plântula.

- **Vacúolos**

Os vacúolos são organelas circundadas por uma única membrana conhecida como **tonoplasto**. As células meristemáticas têm numerosos vacúolos pequenos. Já nas células maduras, o vacúolo é um compartimento único que pode ocupar de 80 a 90% do volume celular.

OBS: alguns autores consideram o vacúolo como um compartimento à parte, não fazendo parte do citoplasma.

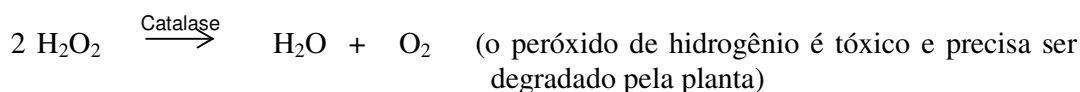
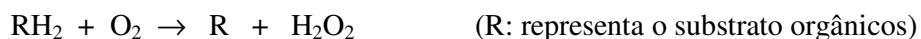
Os vacúolos são responsáveis pelo balanço hídrico celular, além de ter outras diferentes funções e propriedades, dependendo do tipo de célula em que ele ocorre:

- Em células em crescimento, muitos compostos orgânicos e inorgânicos acumulam nos vacúolos. Estes solutos criam a pressão osmótica que é responsável pela pressão de turgescência necessária para o crescimento e manutenção da forma dos tecidos.
- Em plantas suculentas, a flutuação diária no conteúdo de ácidos orgânicos nos vacúolos é conhecida como Metabolismo Ácido das Crassuláceas (plantas CAM, como cactáceas e crassuláceas). Isto está diretamente associado à fixação de CO₂ (Fotossíntese).
- Vacúolos são também ricos em enzimas hidrolíticas (proteases, glicosidases, etc.) que participam da degradação das macromoléculas celulares durante o processo de senescência. Neste aspecto, eles se assemelham aos lisossomos de células animais, que funcionam na digestão intracelular.
- Um tipo especializado de vacúolo, conhecido como **vacúolo protéico neutro**, é abundante em sementes, servindo como o local de estoque de proteínas.
- Muitas células de plantas sintetizam pigmentos, tais como antocianina e betacianina, os quais são armazenados nos vacúolos. Outros produtos secundários, incluindo alcalóides, saponinas, glicosídeos cianogênicos, etc., também se acumulam nos vacúolos.
- Estoque de cristais de oxalato de cálcio (como em plantas de Araceae).
- Acúmulo de sais potencialmente tóxicos (Na⁺, Cl⁻, etc.) em halófitas (plantas nativas de ambientes salinos).
- Os vacúolos têm importante papel na homeostase de íons, mantendo as concentrações de alguns íons (Ca²⁺, PO₄²⁻, NO₃⁻, etc.) constantes e em níveis adequados no citosol.

- **Microcorpos**

As células de plantas também possuem peroxissomos, uma classe de organelas esféricas de alta densidade ($1,25 \text{ g/cm}^3$) circundadas por uma única membrana e especializada para realizar determinadas funções. Os dois principais microcorpos são os **peroxissomos** e os **glioxissomos**, além dos **peroxissomos não especializados**.

Os peroxissomos são estruturas de alta densidade ($1,25 \text{ mg/cm}^2$) encontradas em todas as células eucarióticas e, nas plantas, eles são encontrados nos tecidos fotossintéticos. Os peroxissomos atuam na remoção de hidrogênio de substratos orgânicos, consumindo O_2 no processo, de acordo com as seguintes reações:



Os peroxissomos contêm grande quantidade da enzima **catalase** (serve como marcador para identificação de peroxissomos), a qual catalisa a última reação, ou seja, a degradação do peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Algumas reações do processo de **fotorrespiração** ocorrem nos peroxissomos (**veremos em fotossíntese**). Uma destas reações produz o H_2O_2 , o que justifica a participação desta organela no processo.

Os glioxissomos, por sua vez, são encontrados principalmente em sementes oleaginosas (soja, algodão, mamona, etc.). Os glioxissomos contêm as enzimas do ciclo do glioxilato, o qual participa do processo de conversão lipídios em açúcares durante o processo de germinação destas sementes (**veremos quando estudarmos Dormência e Germinação**).

OBS: Nas células animais, as reações da β -Oxidação, associadas à degradação de ácidos graxos, ocorre nas mitocôndrias. Em plantas, este processo ocorre nos peroxissomos ou nos glioxissomos.

4.2.3. Núcleo

O núcleo é um compartimento encontrado nas células eucarióticas, o qual armazena a informação genética da espécie. Ele contém o material genético, na forma de **ácido desoxiribonucléico (DNA)**. O DNA contém os **genes**, os quais possui a informação para a síntese do **ácido ribonucléico (RNA)**, um processo conhecido como **transcrição** (Figura 8). Cada gene contém a informação para sintetizar uma molécula específica de RNA (RNA mensageiro ou mRNA). As moléculas de mRNA são exportadas para o citosol onde irão dar origem às proteínas, no processo conhecido como **tradução**. A síntese de proteínas pode ocorrer em ribossomos livres no citosol ou nos ribossomos associados ao retículo endoplasmático (RE rugoso).

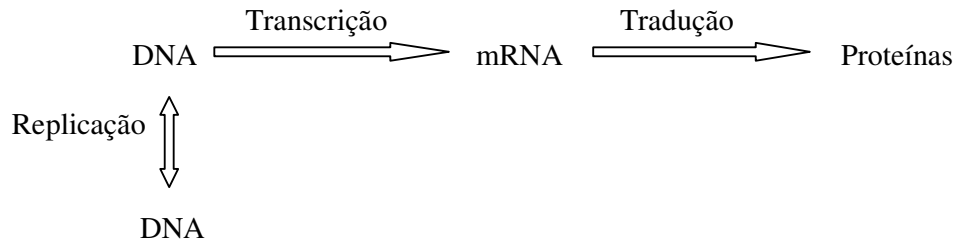


Figura 8 – **Os processos genéticos básicos.** Os processos de replicação do DNA, que ocorre antes da divisão celular, e de transcrição, ocorrem no núcleo; o processo de tradução ou síntese de proteínas ocorre no citoplasma (Alberts, 1994)

O núcleo é um compartimento relativamente grande, com diâmetro de 5 a 30 μm , sendo circundado por uma dupla membrana, conhecida como **envelope nuclear**. As membranas interna e externa se fundem em alguns locais, para formar os **complexos poros nucleares**, os quais interrompem a integridade do envelope nuclear e permitem a exportação de RNA e de ribossomos do núcleo para o citosol e a importação de proteínas do citosol. O núcleo contém ainda, uma densa região granular conhecida como **nucléolo**, o qual é o sítio da síntese de ribossomos. Os nucléolos e o envelope nuclear desaparecem durante a divisão celular.

4.3 O Citoesqueleto

O citosol de células eucarióticas (incluindo plantas e animais) é organizado por uma rede tridimensional de filamentos protéicos, conhecidos como **citoesqueleto**. Esta rede de filamentos protéicos garante o movimento e a organização espacial das organelas no citoplasma. Ela também executa papéis fundamentais em diversos outros aspectos, como: manutenção da forma da célula, mitose, meiose, citocinese, deposição de parede celular e diferenciação celular.

O citoesqueleto de células é composto de três tipos de proteínas: os **microtúbulos**, os **filamentos intermediários** (formados por queratina) e os **microfilamentos**. Os microtúbulos são cilíndricos com diâmetro de 25 nm, formados por polímeros de uma proteína globular, a **tubulina**. Os microfilamentos são fibras sólidas, com cerca de 7 nm de diâmetro, formados pela proteína **actina**.

4.4 Plasmodesmas e as definições de simplasto e apoplasto

Os plasmodesmas são extensões tubulares da membrana plasmática, de 40 a 50 nm de diâmetro, que atravessam a parede celular e conectam os citoplasmas de células adjacentes (Figura 9). Cada plasmodesma contém um estreito tubo de retículo endoplasmático, conhecido como desmotúbulo. Assim, os plasmodesmas permitem não somente a junção dos conteúdos das regiões citosólicas de células adjacentes, mas, também, o conteúdo do retículo endoplasmático. No entanto, o pequeno diâmetro dos plasmodesmas evita que ocorra transferência de organelas e muitas macromoléculas entre as células, permitindo apenas a difusão de pequenas moléculas (como sacarose) e de íons (K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , etc.).

A conexão de células vizinhas através dos plasmodesmas, cria uma rede contínua de citoplasmas em toda a planta, conhecida como **Simplasto**. De maneira similar, estas células produzem uma rede de espaços extracelulares, conhecida como **Apoplasto**. O apoplasto

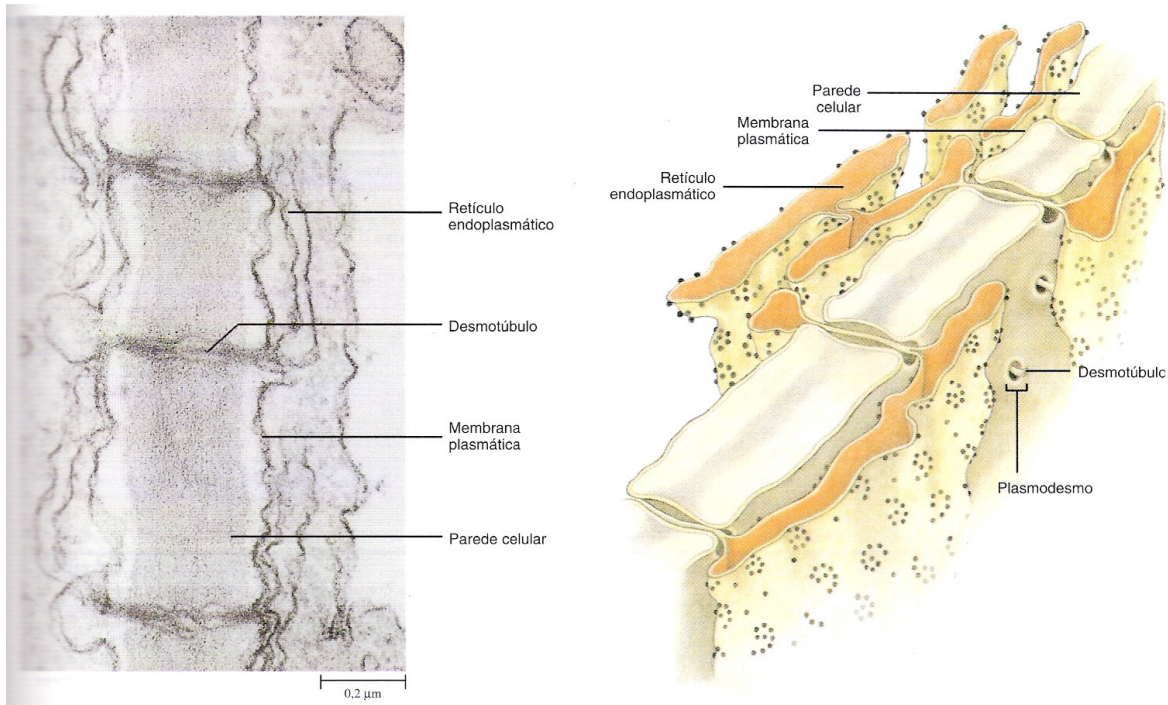


Figura 9 – Plasmodesma. (A) micrografia eletrônica mostrando os plasmodesmas conectando células adjacentes; (B) diagrama mostrando o relacionamento entre a membrana plasmática, retículo endoplasmático e o desmotúbulo (Raven, 2001)

compreende o espaço formado pelas paredes de células interconectadas, pelos espaços intercelulares e pelo tecidos vasculares não vivos (vasos do xilema). Os conceitos de simplasto e apoplasto são especialmente úteis quando estudamos o transporte de água e de solutos dissolvidos (sacarose, nutrientes minerais, etc.) na planta.

5. A PLANTA COMO UM ORGANISMO

5.1 Meristemas e Tecidos

O crescimento das plantas é concentrado em regiões de divisão celular conhecidas como MERISTEMAS. Estes meristemas podem ser classificados como:

- ✓ **Meristemas Primários** – Se desenvolvem de células embrionárias (meristemas apicais do caule e da raiz). Estes meristemas são responsáveis pelo crescimento em extensão e eles produzem o corpo primário da planta (protoderme, tecido fundamental e procâmbio).
- ✓ **Meristemas Secundários** – Se desenvolvem de células maduras diferenciadas (Meristemas Laterais – Câmbio vascular e felogênio). Estes meristemas permitem o crescimento secundário ou em diâmetro de caules e raízes, e são encontrados em

dicotiledôneas e gimnospermas. No corpo secundário destes órgãos encontramos, de fora para dentro, periderme, floema secundário, xilema secundário.

OBS 1: em caules em crescimento primário e secundário pode-se encontrar, no centro, uma medula.

OBS 2: os meristemas axilares, intercalares e de raízes laterais promovem o crescimento primário

Os três principais sistemas de tecidos encontrados nos órgãos do vegetal e originados a partir dos meristemas são:

a) **Tecido Dérmico** - corresponde à “pele” da planta

A **epiderme** é o tecido dérmico de plantas jovens que apresentam crescimento primário. Deve-se destacar que sua função depende da função do órgão. Por exemplo, a superfície da parte aérea é coberta com cutícula cerosa para reduzir as perdas de água, além de pêlos e tricomas que são extensões das células epidérmicas. Nas superfícies de raízes as células são adaptadas para absorção de água e nutrientes minerais. Extensões destas células epidérmicas, os pêlos radiculares, aumentam a superfície de absorção. Como se vê, as adaptações aparentemente semelhantes nas folhas e raízes, produzem funções que atendem a necessidade do vegetal.

Nas plantas que apresentam crescimento secundário, a epiderme é destruída e a **Periderme** (composta pelo felema (súber), felogênio e feloderma) passa a funcionar como tecido de proteção. Isso ocorre em caules e raízes de dicotiledôneas e de gimnospermas.

b) **Tecido Fundamental** - compõe ou preenche o corpo da planta.

Os tecidos fundamentais apresentam diferentes tipos de células com diferentes funções:

- **Parênquima** – constituído de células metabolicamente ativas com parede primária fina. Está presente em todos os órgãos da planta.
Funções: fotossíntese, respiração, assimilação, armazenamento, secreção, etc.
- **Colênquima** – Células alongadas com parede primária espessa. Contribui como suporte estrutural para plantas em crescimento, particularmente a parte aérea.
- **Esclerênquima** – São células com parede secundária e são frequentemente mortas na maturidade. Sua principal função é dar suporte mecânico, principalmente, nas partes maduras da planta. Os principais tipos são as fibras e os esclereides.

c) **Tecido vascular**

Os tecidos vasculares são compostos de dois principais sistemas de condução: o xilema e o floema. O **xilema** transporta água e minerais das raízes para o resto da planta. O **floema** distribui os produtos da fotossíntese e uma variedade de outros solutos por toda a planta.

Os **traqueídeos** e os **elementos de vaso** são as células condutoras do xilema. Estes dois tipos de células possuem paredes secundárias espessas e perdem seu citoplasma na maturidade; isto é, elas são mortas quando funcionais. Os **elementos crivados**, nas angiospermas, e as **células crivadas**, nas gimnospermas, são responsáveis pela translocação

de açúcares e outras substâncias no floema. Diferente das células condutoras do xilema, as células condutoras do floema são vivas quando funcionais. No entanto, elas não possuem núcleo e vacúolos centrais, e possuem relativamente poucas organelas citoplasmáticas.

5.2 Anatomia dos Órgãos Vegetais

No corpo vegetativo de uma planta podemos distinguir três órgãos: folha, caule e raiz (Figura 10).

Estudos da anatomia desses órgãos, em cortes transversais, permitem as seguintes observações:

a) Folhas

As folhas são estruturas tipicamente laminares, presas aos caules através do pecíolo, sendo o principal órgão fotossintetizante. Os locais de inserção de folhas no caule são conhecidas como **nó** e a região entre dois **nós** é conhecida como **entrenó**. A lâmina foliar, também conhecida como **limbo**, possui uma **epiderme superior (adaxial)** e uma **epiderme inferior (abaxial)**. Entre as duas epidermes é onde se localizam os tecidos fotossintéticos, conhecidos como **mesofilo**, que significa meio da folha (Figura 10A). Uma cutícula cerosa cobrindo as duas epidermes, principalmente a adaxial, também é observada.

O mesofilo é constituído de células de parênquima, podendo ser distinguido, na maioria das dicotiledôneas, o parênquima paliçádico, uma a três camadas de células alongadas localizadas abaixo da epiderme adaxial, e o parênquima esponjoso, células com formatos irregulares e que permitem a formação de grandes espaços intercelulares (Figura 10A). Nas folhas de monocotiledôneas, não se observa essa distinção.

As folhas também possuem uma rede de feixes vasculares (Figura 10A), contendo xilema e floema, que são contínuos, através do pecíolo, com o tecido vascular do caule. Em folhas de dicotiledôneas, observa-se um sistema de feixes (conhecidos como nervuras) interconectados e de diâmetro decrescente, que asseguram o transporte de água e minerais para cada célula fotossintética e a remoção dos produtos da fotossíntese. Em folhas de monocotiledôneas, as nervuras são distribuídas paralelamente ao longo do limbo foliar.

OBS: O conjunto de folhas e de caules é conhecido como **parte aérea**.

b) Caules

O caule funciona principalmente como suporte e via de transporte, podendo realizar fotossíntese em muitas espécies.

Em caules jovens de dicotiledôneas, os feixes vasculares são bem organizados, formando um anel concêntrico em torno de uma medula parenquimática (Figuras 10B e Figura 11). Na maioria das dicotiledôneas, o xilema fica para dentro e o floema para fora. O córtex, também constituído de células parenquimática, se localiza externamente aos feixes vasculares e a epiderme é a camada mais externa.

No entanto, o arranjo dos tecidos em caules pode variar consideravelmente, dependendo da idade do órgão e se a espécie é monocotiledônea ou dicotiledônea. Diferentemente dos caules de dicotiledôneas, os caules da maioria das monocotiledôneas, apresentam os tecidos vasculares arranjados em feixes mais ou menos dispersos entre os tecidos de preenchimento (Figura 11). Nestas plantas, torna-se difícil distinguir claramente os limites entre o córtex, os

cilindros vasculares e a medula (no centro). Os feixes usualmente contêm fibras (esclerênquima), as quais contribuem para a resistência mecânica destes caules. Por outro lado, em caules mais velhos de dicotiledôneas, que apresentam crescimento secundário, ocorre formação de floema secundário para fora e xilema secundário para dentro, a partir do câmbio vascular. Nestes caules, a epiderme é substituída pela periderme.

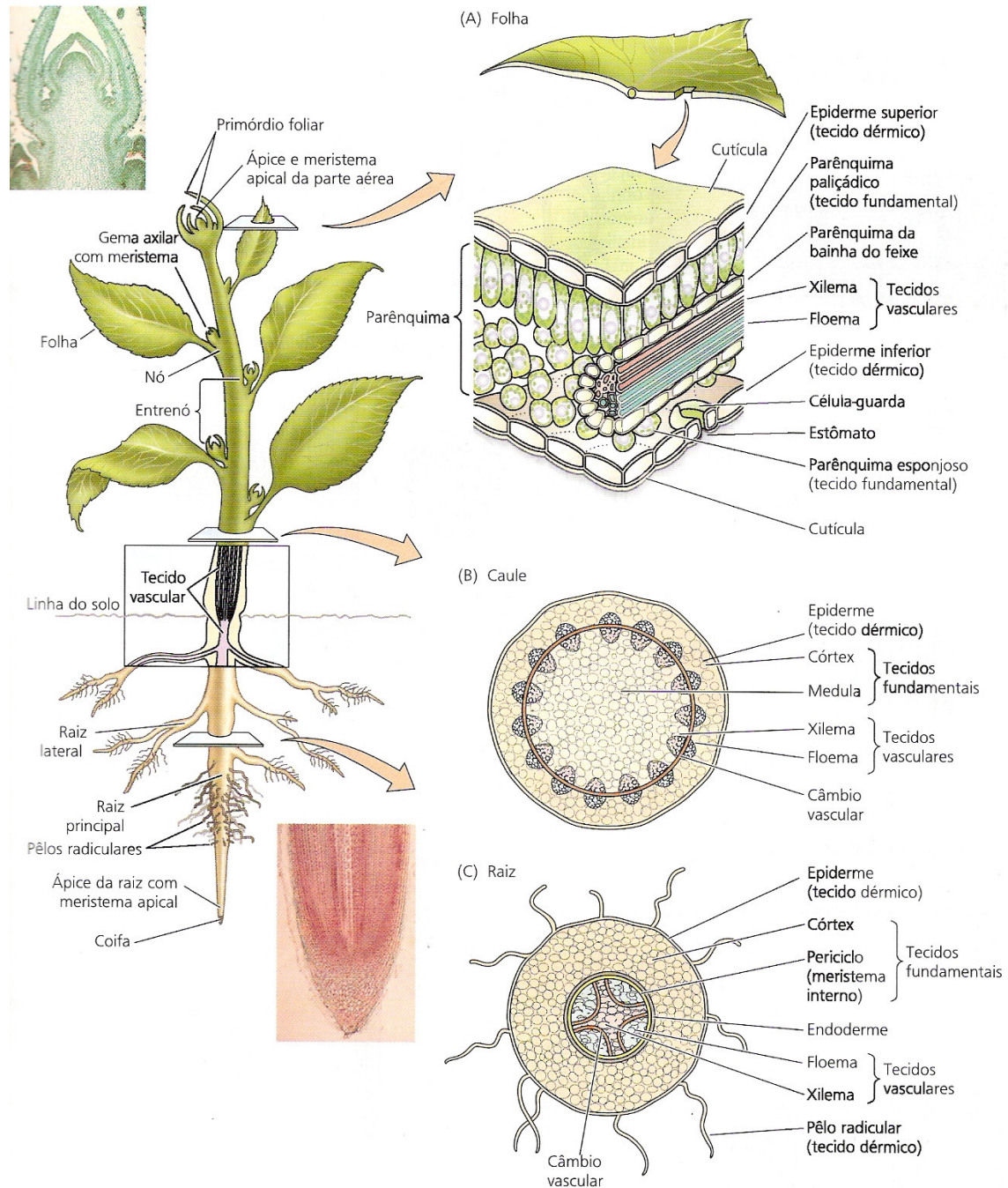


Figura 10 – Representação do corpo vegetativo primário de uma dicotiledônea. Cortes transversais de uma folha (A), de um caule (B) e de uma raiz (C). (Taiz & Zeiger, 1998)

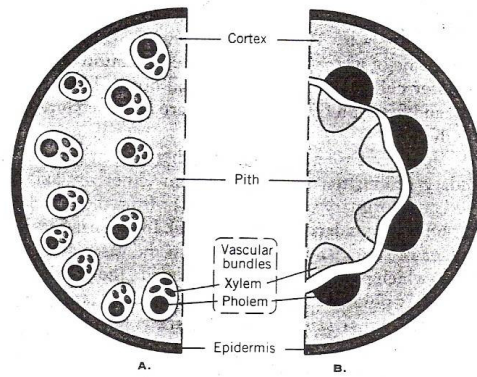


Figura 11 – Diagrama mostrando uma seção transversal de um caule de monocotiledônea (A) e de caule jovem de uma dicotiledônea (B) (Hopkins, 2000)

c) Raízes

As raízes fixam a planta no solo, absorvem e transportam água e minerais do solo, além de armazenar reservas. Nas raízes de dicotiledôneas podemos distinguir a raiz principal e inúmeras raízes laterais.

Um diagrama de uma seção transversal de uma raiz primária (raiz que apresenta crescimento primário) mostra uma disposição bem diferente daquela observada em caules (Figura 10C e Figura 12). Neste diagrama podemos distinguir, de fora para dentro, as seguintes camadas de células: epiderme, córtex, endoderme e cilindro central (estelo). No cilindro central é que são encontrados os feixes vasculares, sendo que o xilema se localiza mais internamente e o floema mais externamente. Também se observa uma camada de células abaixo da endoderme, conhecida como periciclo, a partir da qual se desenvolvem as raízes laterais.

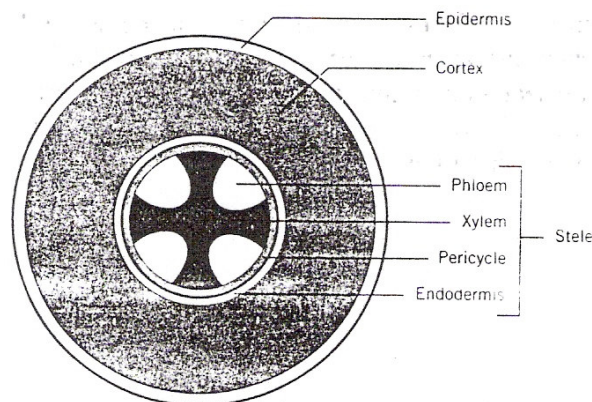


Figura 12 – Diagrama de um corte transversal de uma raiz típica (Hopkins, 2000)

Além da atividade do meristema apical, os desenvolvimentos dos caules e do sistema radicular de gimnospermas e de dicotiledôneas dependem, também, da atividade de meristemas laterais (ou secundários). Estes meristemas são o câmbio vascular e o felogênio, os quais vão produzir o crescimento em diâmetro destes órgãos (Figura 13). Muitas monocotiledôneas não formam câmbio vascular, e o pequeno crescimento radial deve-se ao aumento em diâmetro de células não meristemáticas.

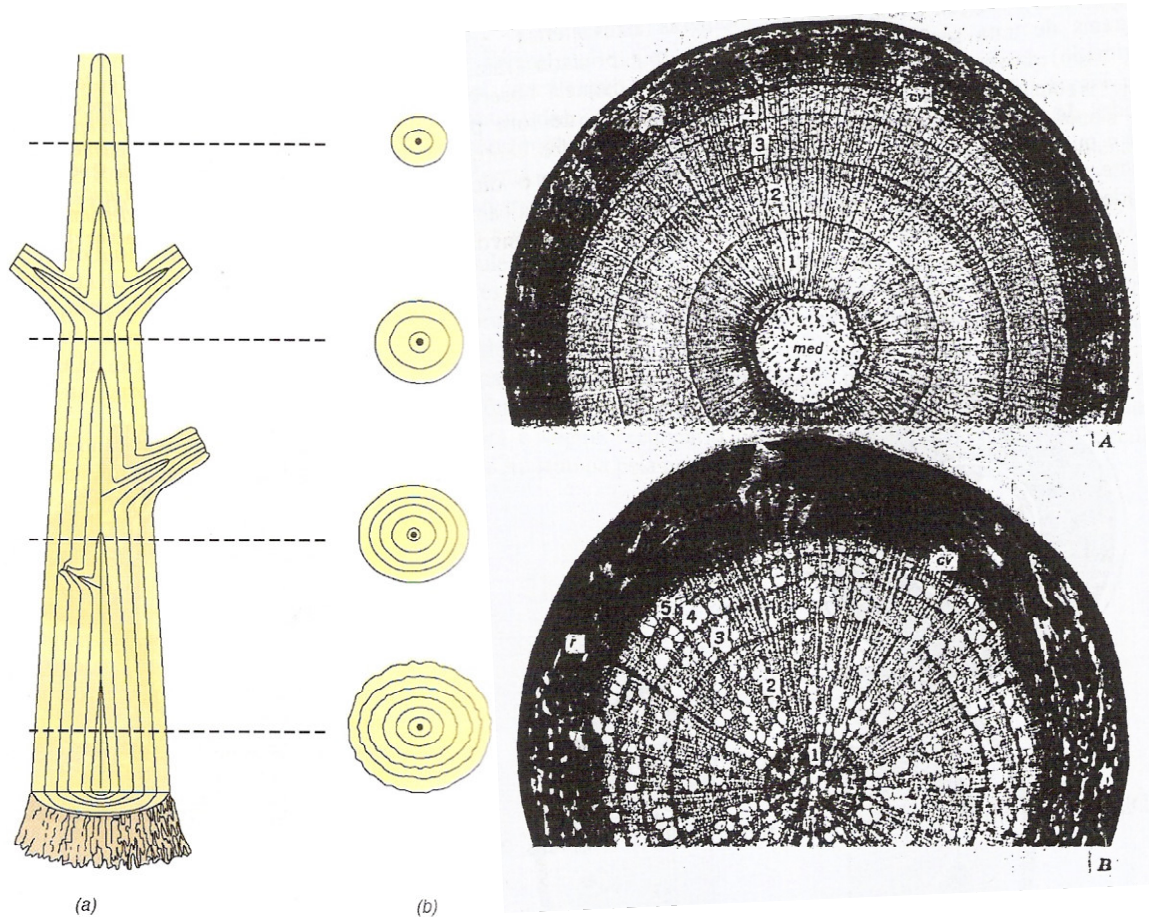


Figura 13 – Cada anel de crescimento do lenho representa um ano de crescimento. O número de anéis varia de acordo com a distância do solo. (a) Diagrama de uma seção longitudinal mediana do tronco de uma árvore e (b) seções transversais retiradas em diferentes níveis. Uma vez iniciado o crescimento secundário numa dada porção do caule (ou da raiz), esta não mais aumenta em comprimento. (Raven, 2001). Seções transversais de caule (A) e de raiz (B) de *Tília* (Esaú, 1972). Os números indicam os anéis de crescimento de xilema secundário. No centro da figura A (caule), se observa uma medula rodeada por resquícios de xilema primário. O número 1 na figura B (raiz) representa o xilema primário da raiz. cv = câmbio vascular; r = floema com fibras e raios; Note que o câmbio vascular fica entre o xilema secundário (para dentro) e o floema secundário (para fora). A parte mais externa constitui a periderme.

BIBLIOGRAFIA

BUCHANAM, B. B., GRUISSEM, W., JONES, R. L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 2000, 1367p.

ESAU, K. **Anatomia Vegetal**. Barcelona, Espanha, Edicions Omega, 1972. 779p.

FAHN, A. **Plant Anatomy**. 4th ed. Oxford: Pergamon Press, Inc., 1990, 588p.

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

RAVEN, P. H. *Biologia Vegetal*. 6^a edição. Editora Guanabara Koogan S.A. 2001, 905p.

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

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3^a edição. Editora Artmed, 2004.719p.

ESTUDO DIRIGIDO Nº 01

ASSUNTO: ESTRUTURA E FUNÇÃO DE CÉLULAS, TECIDOS E ÓRGÃOS.

1 – Indique as principais diferenças entre uma célula animal e uma célula vegetal.

2 - Descreva a estrutura da célula vegetal.

3 – Faça uma descrição detalhada sobre a parede celular. Quais as suas funções?

4 – O que você entende por protoplasto?

5 – Indique as funções das seguintes estruturas subcelulares:

Plasmalema	Núcleo
Retículo Endoplasmático	Vacúolo
Aparelho de Golgi	Glioxissomos
Mitocôndria	Peroxissomos
Cloroplasto	Oleossomos

6 – Defina simplasto e apoplasto.

7 – Classifique os sistemas de tecidos existentes nas plantas superiores.

8 – Enumere as funções dos órgãos existentes em uma planta.