

Introdução

Após o estudo das *Relações Hídricas, Absorção e Transporte de Íons, Fotossíntese, Crescimento e Desenvolvimento Vegetal* (os hormônios vegetais e correlatos), onde você teve muitas informações sobre estes temas não podemos deixar de mencionar a importância do **FLORESCIMENTO**, pois o sucesso evolutivo das plantas, com flores, depende em grande parte da capacidade de suas sementes sobreviverem em condições adversas. A floração é, portanto, um ponto essencial para a sobrevivência de muitas plantas. Essas plantas devem crescer em um ambiente que proporcione os estímulos necessários para a floração. Espécies que florescem em dia longo, de regiões temperadas, não florescem nos dias curtos dos trópicos. As exigências de resfriamento de plantas anuais de inverno, bianuais e perenes também não são satisfeitas em ambientes tropicais. Assim, no texto a seguir, resumidamente, está descrita a importância do desenvolvimento vegetal, enfatizando a juvenilidade e o florescimento com detalhes deste processo vegetal de importância fundamental para a produtividade de muitas culturas de interesse econômico. Ressalto que, não se deve esquecer de verificar o capítulo de bibliografia, o qual contém referências muito pertinentes a este tema tão interessante.

Boa leitura e Estudo

FLORESCIMENTO

A mudança da fase vegetativa para a fase reprodutiva é uma alteração crítica no ciclo das plantas, crucial para a produção de frutos e sementes.

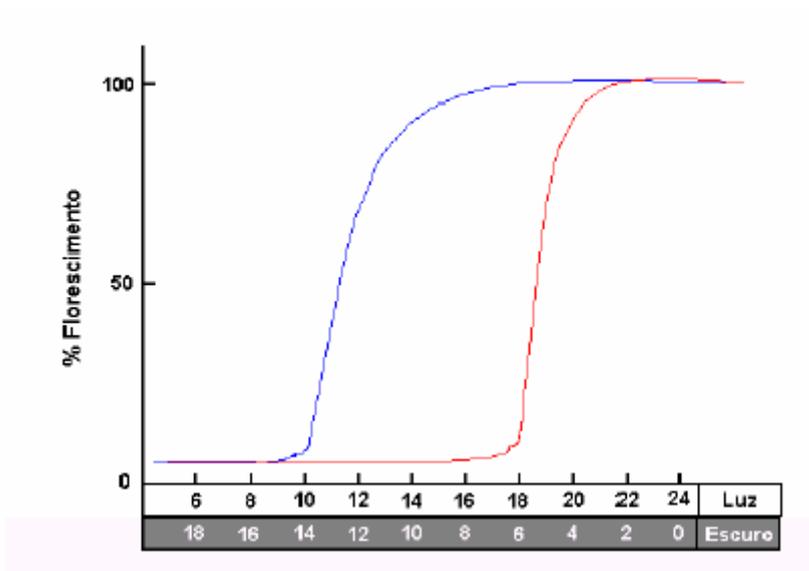
FOTOPERIODISMO E FLORAÇÃO

Fotoperiodismo é a resposta biológica a uma modificação nas proporções de luz e escuridão num ciclo de 24 horas. Na realidade, é um mecanismo desenvolvido pelos organismos para medir o tempo da estação.

1. PLANTAS DE DIAS CURTOS OU PLANTAS PDC: Florescem no início da primavera ou do outono. Devem ter um período de luz mais curto que um determinado comprimento crítico. Como exemplo citaremos as algumas espécies de interesse agrônômico que *florescem apenas durante o outono*: **crisântemos, café, bico de papagaio (*Euphorbia* spp), morangos, primulas.**

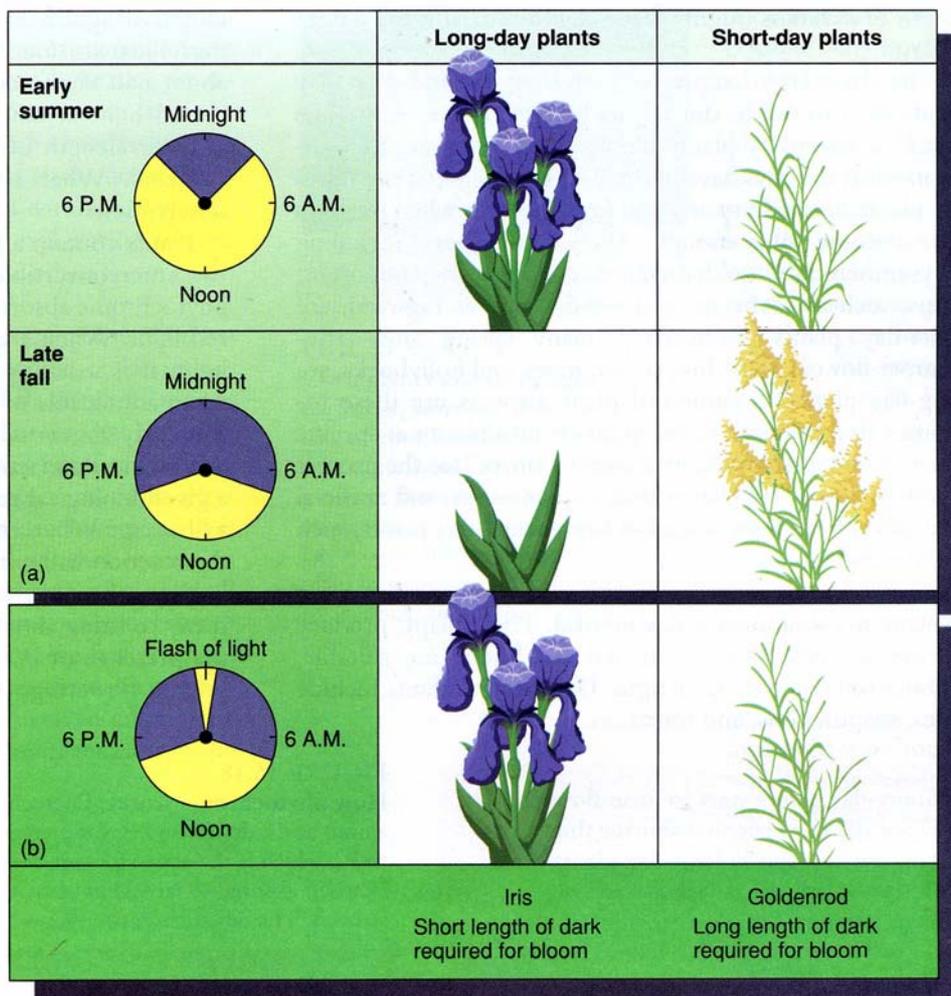
2. PLANTAS DE DIAS LONGOS ou PLANTAS PDL: Florescem principalmente no verão. Devem ter um período de luz mais longo que um determinado comprimento crítico. Como exemplo citaremos as algumas espécies de interesse agrônômico que florescem na primavera – verão: **espinafre, algumas batatas, certas variedades de trigo; alface, aveia, cravo, ervilha .**

O primeiro grupo de plantas florescem quando comprimento do dia for *menor* ou igual ao seu fotoperíodo crítico. PDL somente florescem quando o comprimento do dia for *maior* ou igual ao seu fotoperíodo crítico. Uma consequência dessa definição é que PDL conseguem florescer em luz contínua. **Fotoperíodo crítico** é o valor em horas diária de iluminação capaz de provocar a floração. No entanto, é o período de escuro que induz a floração. Por exemplo, PDL com fotoperíodo crítico igual 18 horas, deve florescer em períodos diários de iluminação superiores a 18 horas ou em períodos diários de escuro iguais ou inferiores a 6 horas (Figura abaixo). A importância da duração do período de escuro na floração pode ser confirmada interrompendo uma noite longa, a qual foi submetida uma **planta de dia longo** com um breve período de luz permitindo que ocorra a floração. Um período de escuro durante um período longo de luz não fará florescer uma **planta de dia curto**.



Florescimento em plantas de dia longo (PDL). Fotoperíodo críticos diferentes são mostrados pelas linhas azul e vermelha. As PDL representadas pela linha azul deverão florescer acima ou igual ao fotoperíodo crítico de 10 horas. PDL representadas pela linha vermelha deverão florescer acima ou igual ao fotoperíodo crítico de 18 horas. Note que, para cada fotoperíodo crítico a duração de escuro completa o período de 24 horas.

3. PLANTAS INDIFERENTES ou NEUTRAS: florescem sem nenhuma relação com o comprimento do dia. Como exemplo: Milho, Tomate



Fonte: RAVEN & JOHNSON (1996), p. 796

FITOCROMO E FOTOMORFOGÊNESE

As plantas crescidas na escuridão têm uma aparência pálida, quase etérea. É o crescimento estiolado¹. Esta forma delgada, “debilitada” de crescimento é dramaticamente diferente da aparência verde mais forte de plantas crescidas na luz, pois os plastídeos não se tomam verdes até que sejam expostos à luz.

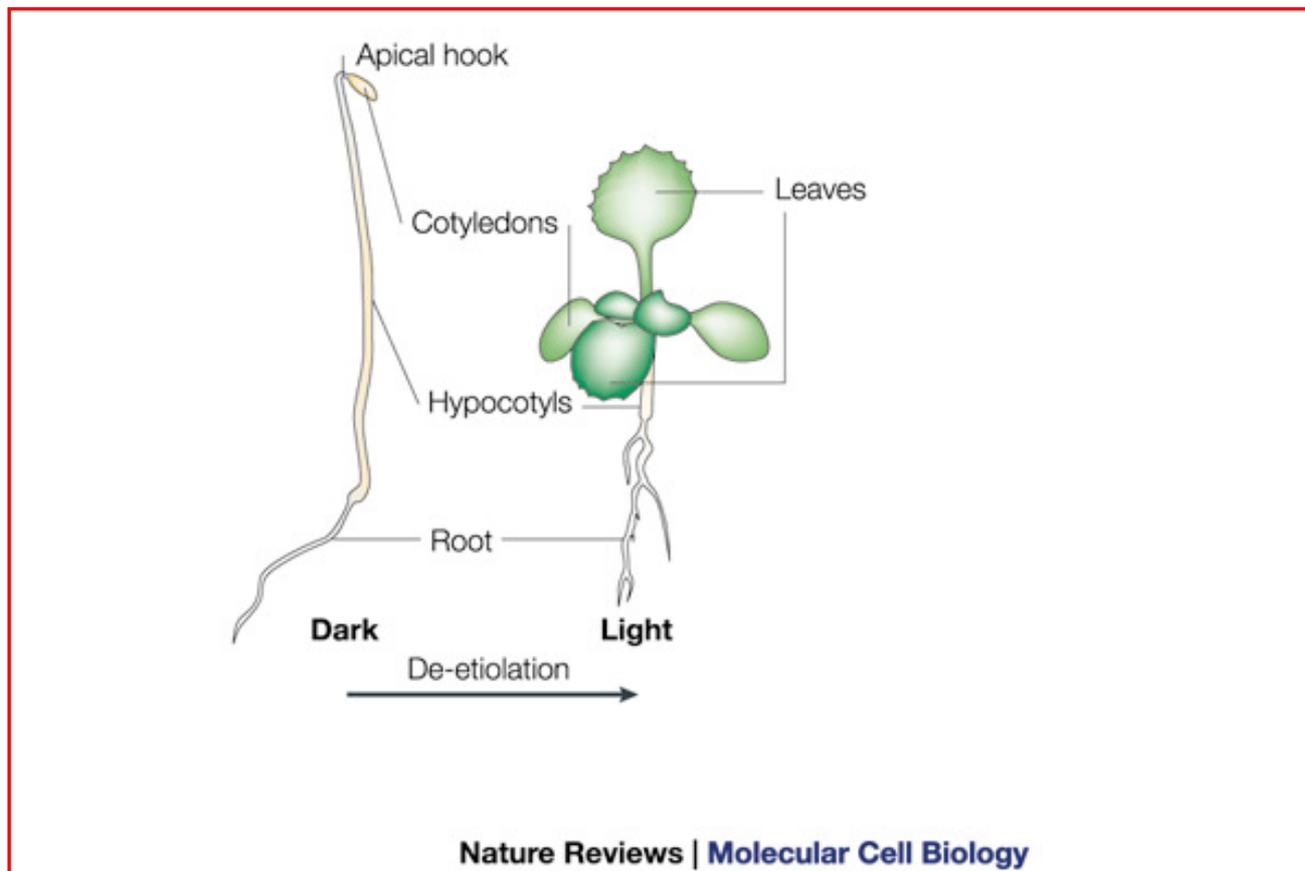


FIGURA 1. A plântula no escuro (Dark) está estiolada e a plântula na luz (light) não está estiolada.

Dado o papel chave da fotossíntese no metabolismo da planta, estaria se tentando atribuir muito deste contraste a diferenças na disponibilidade de energia metabólica derivada da luz. Entretanto, usa-se muito pouca luz ou tempo para iniciar a transformação da aparência etérea para a verde. Dentro de 10 minutos após aplicar um único jato de luz à uma planta de ervilha crescida no escuro, pode-se medir uma diminuição na taxa de extensão do caule, o começo do endireitamento da curva apical, e o início da síntese de pigmentos características de plantas verdes. A luz agiu como um sinal para induzir uma mudança na forma da planta para uma que facilite o crescimento abaixo do solo para um mais adaptativo, para crescer acima do solo na luz. A fotossíntese não pode ser a força motriz desta transformação porque a clorofila não está presente durante este período. O total desestiolamento requer um pouco de fotossíntese, mas as mudanças rápidas iniciais são induzidas por uma resposta de luz distintamente diferente chamada fotomorfogênese.

Entre os pigmentos diferentes que podem promover respostas fotomorfogênicas em plantas, os mais importantes são aqueles que absorvem **luz azul vermelha**. O objetivo deste capítulo será o fotorreceptor de luz vermelha, **FITOCROMO**.

O Fitocromo

¹ Alteração mórbida das plantas que vegetam em lugar escuro ou são privadas da luz, e que se caracteriza pelo descoramento e amolecimento dos tecidos ao atingirem certo grau de crescimento.

O fitocromo é um pigmento comumente presente nos tecidos das plantas, é a molécula fotorreceptora que detecta as transmissões entre a luz e o escuro.

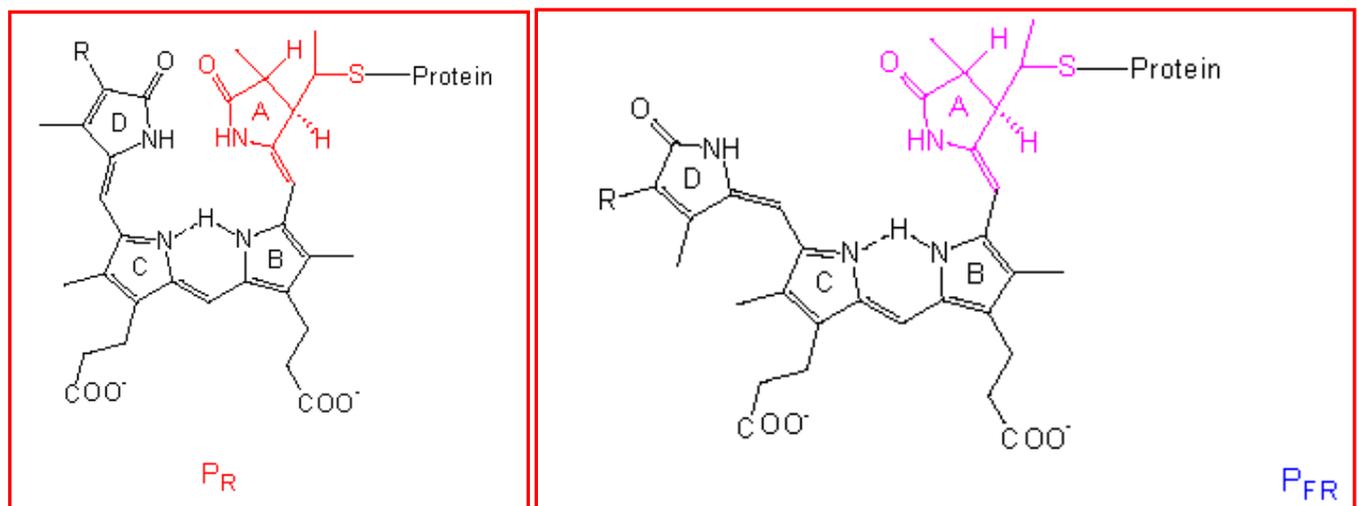
Embora o fitocromo não tenha sido identificado em uma única espécie química e nomeado até 1959, várias respostas morfogênicas induzidas pela luz vermelha em plantas foram bem documentadas desde 1930. A lista de tais respostas é agora enorme e inclui uma ou mais respostas em quase todo estágio na história de vida de uma ampla extensão de diferentes plantas verdes.

O pigmento pode existir sob duas formas, Fv² (660 nm) e Fve³ (730nm). A forma Fv absorve luz **vermelha curta** (660 nm) e é em consequência convertida na forma Fve (730 nm).

A forma Fve (que absorve a **luz vermelho longo**, é a **FORMA ATIVA** do pigmento, promovendo a floração em plantas de dias longos, inibe a floração em plantas de dias curtos, estimula a germinação de sementes de alface (veja o texto no final) e promove o crescimento normal de plântulas.

PIGMENTO QUE EXISTE SOB DUAS FORMAS DIFERENTES

P₆₆₀ (P_R) e P₇₃₀ (P_{FR})



As propriedades fotoquímicas e bioquímicas do Fitocromo

O primeiro evento demonstrando **fotorreversibilidade de luz vermelho/vermelho extremo** foi o processo da germinação de semente de alface (a germinação é promovida pela luz **vermelha**, mas luz **vermelho extremo** dada imediatamente após a luz **vermelha** anulou seus efeitos e inibiu a germinação).

Foi predito que o fotorreceptor por este sistema fotorreversível deve ser ele mesmo fotorreversível: isto é, ele mudaria suas próprias propriedades de absorção (mudar a cor) após tratamentos de luz vermelha e vermelha profunda.

² Fv: fitocromo quando absorve o comprimento de onda **vermelho** (ou **vermelho curto**), também pode ser referido como P_R ou P660.

³ Fve: fitocromo quando absorve o comprimento de onda **vermelho extremo** (ou **vermelho longo**), também pode ser referido como P_{FR} ou P730.

Um instrumento para detectar mudanças fotoreversíveis de cor em plantas foi projetado, e em 1959 este prognóstico foi verificado observando tais mudanças reversíveis tanto em plantas como em extratos de planta (Butler et al., 1959). Usando a fotoreversibilidade como um exame qualitativo e quantitativo deste pigmento, os cientistas logo foram capazes de purificar e caracterizar quimicamente o fitocromo como um pigmento de proteína contendo uma molécula específica absorvendo luz, ou cromóforo (grupo orgânico que absorve luz). Devido ao conhecimento das propriedades fotoquímicas e bioquímicas do fitocromo purificado, que esclareceram como o fitocromo funciona *in vivo*, nós revisaremos estas propriedades logo a seguir.

As duas formas de Fitocromo são interconversíveis⁴

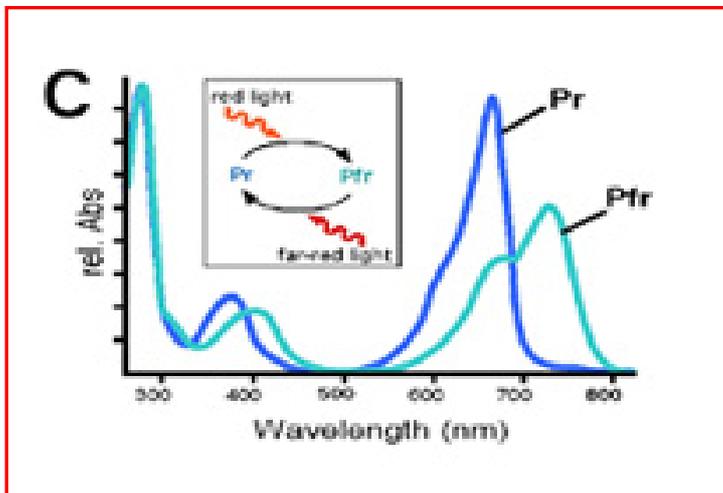
Em plantas não irradiadas, o fitocromo está presente em uma forma absorvendo luz vermelha referida com **P660**. Esta forma, **azul em cor**, é convertida por luz vermelha para uma forma absorvendo luz vermelha extrema chamada **P730**, a qual é **azul-verde em cor**. A forma Pfr, por sua vez, pode ser convertida de volta a Pr pela luz vermelha profunda.

P₆₆₀ absorve a luz vermelha (PR) sendo convertido em P₇₃₀ (PFR)

Esta conversão ocorre em presença de luz solar ou incandescente; em ambos os tipos de luz, os comprimentos de onda vermelha predominam sobre o vermelho-longo. O p₇₃₀ absorve o vermelho longo e converte-o novamente ao p₆₆₀. Na natureza esta conversão ocorre lentamente.

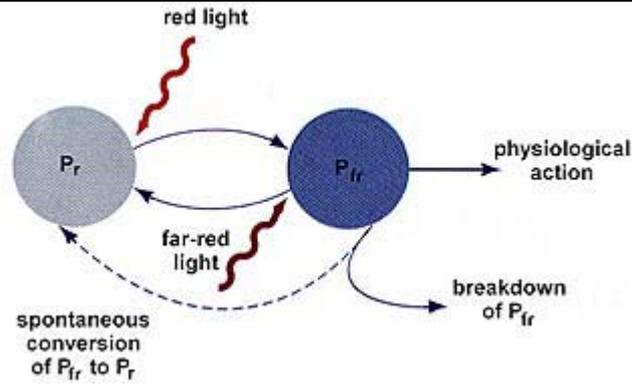
A FORMA DO FITOCROMO CHAMADA P₇₃₀

É A FORMA QUE ATIVA O PROCESSO FISIOLÓGICO.

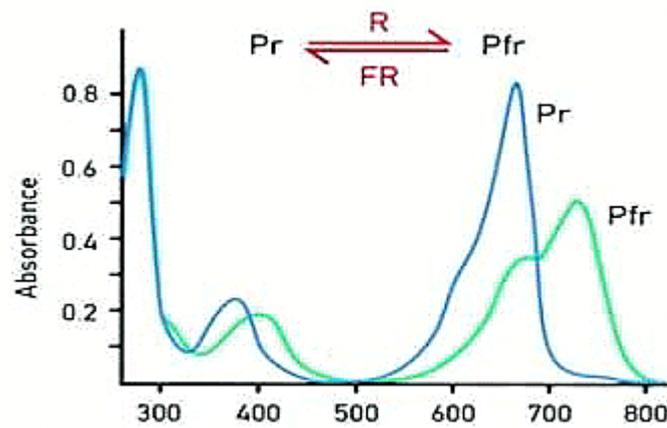


Esta qualidade de FOTORREVERSIBILIDADE é a propriedade mais distinta do fitocromo, e pode ser expressa de uma forma abreviada como segue:

⁴ É bom lembrar que nem todas as fontes de luz branca são equivalentes em fotoperiodismo. A luz fluorescente difere consideravelmente em relação à incandescente em seus efeitos, tanto no crescimento vegetativo, como na floração, quando utilizadas para prolongar o período de luz. A luz incandescente é rica em vermelho-longo e pobre em vermelho, e a luz fluorescente é rica em vermelho e pobre em vermelho-longo.

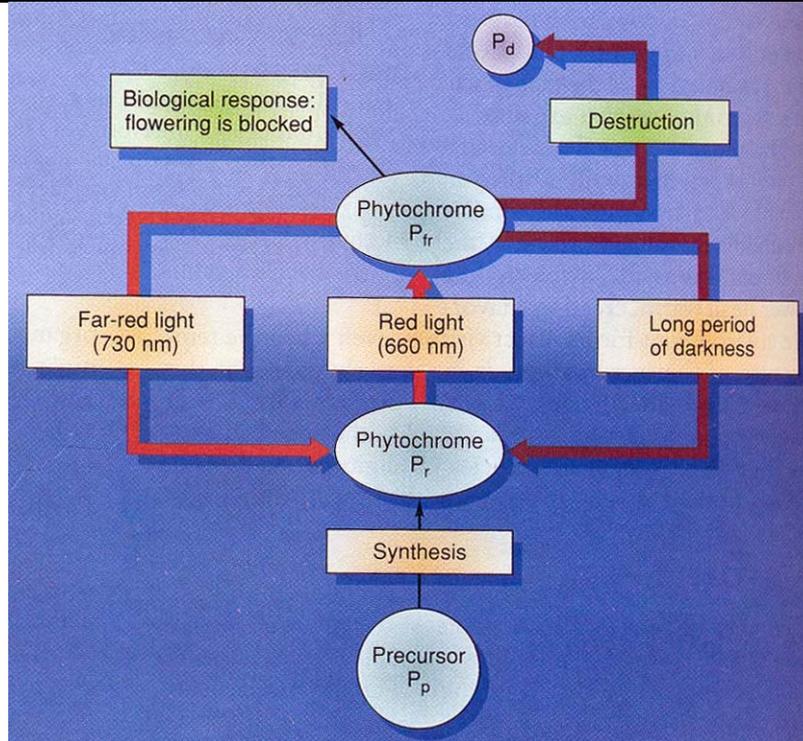


Na maioria dos casos e P_{fr} é a forma fisiologicamente ativa



Respostas de plantas induzidas no total por fitocromo

Os tipos de respostas induzidas pelo fitocromo podem ser agrupados logicamente, para facilidade de discussão, em eventos bioquímicos rápidos e eventos morfológicos mais lentos, incluindo movimento e crescimento. Algumas das respostas bioquímicas iniciais afetam respostas morfológicas posteriores.



IMPORTANTES RESPOSTAS REGULADAS PELO FITOCROMO

- | | |
|--|--------------------------------|
| 1. GERMINAÇÃO DE SEMENTES | 5. ABSCISÃO FOLIAR |
| 2. INDUÇÃO DO FLORESCIMENTO | 6. GANCHO PLUMULAR |
| 3. DESENVOLVIMENTO DO CLOROPLASTO
(<i>não inclui síntese de clorofila</i>) | 7. EXPANSÃO FOLIAR |
| 4. SENESCÊNCIA FOLIAR | 8. ALONGAMENTO CAULINAR |

Após a percepção do estímulo fotoperiódico pelo fitocromo presente nas folhas, estas tem que mandar uma "mensagem" para o ápice, que sofrerá diferenciação de vegetativo para floral. Acredita-se que essa função seja desempenhada pelos HORMÔNIOS VEGETAIS.

Existem evidências experimentais que comprovam a existência de inibidores do florescimento translocáveis, pelo menos em algumas espécies. Estes inibidores são produzidos, aparentemente, em folhas expostas a condições fotoperiódicas desfavoráveis à iniciação floral e agem, presumivelmente, nos meristemas da parte aérea.

Em poucas espécies, tanto substâncias que inibem a floração como substâncias que promovem o florescimento já foram detectadas. A formação de flores nestes casos parece ser controlada por um balanço entre as duas classes de compostos.

GIBERELINAS: Experimentos com aplicação exógena de reguladores de crescimento têm demonstrado que em diversas plantas de dias longos a floração pode ocorrer em condições não indutivas pela aplicação de

CITOCININAS : Podem promover a floração em algumas plantas de dias-curto e em algumas de dias-longos.

ÁCIDO ABCÍSIKO (ABA): Estimula a floração em algumas plantas de dias curtos e inibe a floração em algumas espécies de dias longos, como o cravo.

ETILENO : Comprovadamente estimula a floração em abacaxi.

VERNALIZAÇÃO

Entretanto, não somente o fotoperiodismo é o mecanismo mais importante responsável por essas respostas estacionais. A vernalização, também, constitui-se um dos mecanismos de destaque, pois é a indução ou aceleração da floração por temperatura baixa. Estes dois sistemas de controle permitem a sincronização da reprodução das plantas, sincronização esta que tem vantagens adaptativas, pelo fato de favorecer a polinização cruzada e permitir que o florescimento coincida com ambientes favoráveis, principalmente no que se refere à água e à temperatura.

Vernalização, segundo Lysenko (1928), significa um comportamento correspondente à primavera. É evidente que as temperaturas representam indicadores climáticos importantes para as plantas e que são um sinal das mudanças de estação. Uma grande parte das espécies tem a sua floração induzida por temperaturas baixas, principalmente espécies bianuais e perenes. Existem também espécies que florescem em resposta a altas temperaturas como espinafre, aster chinesa e Rudbeckia.

Entende-se portanto, por VERNALIZAÇÃO os efeitos de baixas temperaturas sobre o florescimento. O termo vernalização inclui:

a) a indução real da floração em espécies que requerem baixas temperaturas, como por exemplo repolho, salsão e beterraba e b) a aceleração da floração em espécies que tem a sua floração apenas quantitativamente promovida pelas baixas temperaturas como por exemplo os grãos de inverno, alface e rabanete.

Em geral, as plantas de inverno anuais são vernalizadas como plântulas, enquanto as plantas bianuais são vernalizadas após a primeira estação de crescimento.

Como exemplos de espécies bianuais que precisam passar por um período de frio antes da ocorrência do florescimento podem ser citadas: beterraba (*Beta vulgaris*), salsão (*Apium graveolens*), repolho e outras formas cultivadas do gênero Brassica. Estas plantas apresentam requerimento obrigatório de vernalização, sendo que em regiões com inverno ameno, o repolho, por exemplo, pode crescer por vários anos e não florescer. Existem outras espécies que apresentam requerimento facultativo de frio, ou seja o florescimento é acelerado pelo frio, mas ocorrerá mesmo em plantas não vernalizadas. Entre estas espécies incluem-se o espinafre (*Spinacea oleracea*), a alface (*Lactuca sativa*) e variedades de ervilha (*Pisum sativum*) que apresentam florescimento tardio.

Muitas espécies perenes também precisam do frio para florescer como o azevém (*Lolium perenne*), e as primulas (*Primula vulgaris*). Plantas com bulbos que florescem na primavera como o narciso (*Narcissus*) não apresentam requerimento de frio para a iniciação floral, já que o primórdio floral se estabelece dentro do bulbo durante o verão anterior, mas o seu crescimento é grandemente afetado pela temperatura. Em espécies que são vernalizadas como plântulas é o embrião que "percebe" a temperatura baixa enquanto em plantas mais crescidas é a região apical da parte aérea que precisa ser resfriada para que a vernalização seja efetiva.

Acredita-se que podem ser vernalizados apenas os tecidos que possuem células em divisão. Quanto às temperaturas para vernalização, as mais efetivas estão entre 1-2°C. Exposições ao frio de curta duração, entre 7 e 11 dias, têm efeito **vernalizador notável**, sendo que este efeito aumenta progressivamente com o prolongamento do tratamento.

O processo de vernalização pode ser revertido pela exposição dos grãos embebidos a temperaturas relativamente altas (25-40°C) por períodos de até quatro dias. Plantas tratadas deste modo apresentam florescimento reduzido e são denominadas de "desvernalizadas".

BIBLIOGRAFIA CONSULTADA

BUCHANAN, B., GRUISSEM, W., JONES, R. (Eds). **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**.^{3ª}

Impressão. **2001**. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, USA. 1367 p.

FRANKLAND, B. **Fitocromo e Crescimento Vegetal**. EPU-EDUSP. Coleção Temas de Biologia. **1981**. v.25. 76 p.

PUROHIT, S.S., RANJAN, R. **Flowering: Physiological, Biochemical and Molecular Aspects**. Jodhpur, Agrobios, 2002, viii, 187 p., figs., tables, \$25. ISBN 81-7754-050-5. [Studies in Plant Physiology Series No. 4]

RANJAN, R. **Molecular Biology of Phytochrome**. Jodhpur, Agrobios (India), **2002**, 120 p., ISBN 81-7754-138-2.

RAVEN, P.H.; JOHNSON, G.B. **Biology**. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, USA., 4ª ed., **1996**. 1310

SALISBURY, F.B., ROSS, C.W. **Plant Physiology**. Wadsworth Publishing Company. 1992. 682 p.

WACHOWICH, C.M. & CARVALHO, R.I.N. (Orgs.) **Fisiologia Vegetal: produção e pós-colheita**. Champagnat Ed.: (Coleção Agrárias), Curitiba, PR. **2002**. 424 p.

ATENÇÃO:

CONSULTAR AS EXCELENTES REFERÊNCIAS DISPONÍVEIS NA INTERNET SOBRE ESTE ASSUNTO, ABAIXO RELACIONADAS:

PERES, L. E. P., CARVALHO, R.F. **Fotomorfogênese**. Apostila. 2003. Disponível em <http://http://orion.cpa.unicamp.br/sbfv/arquivos/aulas/grad01/17__crescimento_e_desenvolvimento__fotomorfogenese/Fotomorfo.pdf> Acesso em 12.08.2004.

WEBSITE IMPORTANTE: <http://ipe.rc.unesp.br/massa.html>

Prof. Dr. Massanori Takaki (Unesp, Rio Claro, SP) **Docente do Departamento de Botânica – UNESP**

Pesquisador 1A do CNPq - Consultar o currículo [Lattes](#)

Linha de Pesquisa Fotomorfogênese de Plantas

Estudo da influência da luz sobre os processos de desenvolvimento de plantas.

Cópias de alguns trabalhos (conforme solicitações feitas para download).

Também para mais informações verificar o texto O FITOCROMO E O CONTROLE DO DESENVOLVIMENTO DAS PLANTAS PELA LUZ, no capítulo 17, p.441-427 e o texto O CONTROLE DO FLORESCIMENTO, no capítulo 24, p.581-611 encontrada na mais recente bibliografia de Fisiologia Vegetal:

TAIZ, L., ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 2004. 3^a ed.. Trad. Eliane Romanato Santarém et al. Porto Alegre: Artmed. 719 p.

[Ainda, muito pertinente a bibliografia abaixo para ampliar seus conhecimentos.](#)

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. Ed. Guanabara Koogan, S.A. 452 p. 2004.

Profa. Dra. Durvalina Maria Mathias dos Santos

Fisiologia Vegetal-FCAV-UNESP, Jaboticabal