

Paredes celulares

Angelo Luiz Cortelazzo

RESUMO

À exceção do Reino Animal, todos os demais reinos apresentam organismos cujas células estão envoltas, via de regra, por uma parede celular. Talvez, nesse grande grupo de organismos, as paredes celulares estejam ausentes porque eles desenvolveram outras estruturas extracelulares, de composição química com algumas semelhanças, mas quantidade e arquitetura moleculares bastante diversas e que merecem um capítulo à parte, "Matriz extracelular". Isso não significa que todos os demais organismos apresentem paredes celulares, mas em geral é o que ocorre.

As paredes celulares desempenham funções muito variadas nas diferentes células, tecidos, órgãos ou organismos em que ocorrem. Sua presença foi normalmente associada à forma e à proteção do conteúdo celular, mas hoje são conhecidas inúmeras outras funções desempenhadas por essas estruturas, efetivamente importantes na manutenção da forma das células em que ocorrem, mas que podem desempenhar papel de reconhecimento, defesa, e até o papel de reserva de nutrientes em alguns tipos de sementes de plantas.

Por sua importância nos diferentes reinos, este capítulo descreverá de forma sucinta as paredes celulares mais representativas dos diferentes grupos de organismos, com ênfase nas paredes celulares de plantas.

PAREDE CELULAR DE BACTÉRIAS

A parede celular dos procariotos é bastante variável, apesar de todos eles apresentarem essa estrutura. Assim, arqueobactérias e eubactérias (que podem ser considerados como os dois reinos que formam os procariotos) apresentam paredes distintas no que se refere à composição e ao arranjo de seus componentes.

A diferença básica entre as paredes de bactérias refere-se à presença de um açúcar ácido, derivado da glicose, chamado *ácido N-acetilmurâmico*. Entre as eubactérias, as Gram-positivas (porque se coram pelo cristal violeta no método de Gram) possuem uma pa-

rede mais espessa e formada exclusivamente por peptidoglicanos. Peptidoglicanos são macromoléculas que contêm um heteropolissacarídeo, formado por unidades repetitivas do dissacarídeo (N-acetilglicosamina [β 1-4] N-acetilmurâmico) $_n$ e, ligado ao resíduo de ácido murâmico, um tetrapeptídeo formando pequenas e constantes ramificações. Para fazer as necessárias ligações cruzadas entre peptidoglicanos adjacentes, pequenos peptídeos se unem ao tetrapeptídeo. Bactérias Gram-positivas possuem várias camadas concêntricas de peptidoglicano ao redor da célula, protegendo assim a sua membrana celular. A espessura da parede nessas bactérias pode variar de 15 a 80

nanômetros conforme a espécie. As bactérias Gram-negativas, que descoram quando submetidas ao mesmo método, têm parede de peptidoglicano bem mais fina (com aproximadamente 10 nm) e essa camada é envolvida por uma camada de lipopolissacarídeos, conforme esquematizado na Figura 28.1.

Nas arqueobactérias, o ácido murâmico não está presente, sendo substituído por outro ácido urônico, normalmente o N-acetilalosaminurônico, derivado da talose. Além disso, os dissacarídeos são ligados por meio de ligações β 1-3 e as ligações cruzadas apresentam oligopeptídeos diversos (para detalhes sobre açúcares, ver Capítulo 3).

Muitas bactérias produzem um grande glicocalice que lhes confere acentuada capacidade de adesão aos mais diferentes substratos. Além disso, em alguns casos é formada uma cápsula polissacarídica gelatinosa, fracamente associada à parede. Em outras, pode haver a formação de endosporos, a partir do desenvolvimento de uma espessa parede ao redor do material genético, conferindo grande resistência térmica, mecânica, e à desidratação quando nessa fase, e a capacidade de manutenção de um estado quiescente que pode durar muitos anos.

PAREDE CELULAR DE PROTISTAS

Reino que congrega os eucariotos mais primitivos que teriam originado os fungos, as plantas e os animais, os protistas são extremamente variáveis em sua composição e classificados em diferentes divisões. Alguns deles apresentam organismos sem paredes celulares ou, em alguns casos, com apenas um envoltório proteico (euglenas). A maioria, entretanto, apresenta paredes celulares com composição química bastante variável, podendo predominar a celulose ou a mistura desse polímero e outros polissacarídeos (algas verdes), em alguns casos bastante específicos, como o alginato (em algas pardas) ou galactonas sulfatadas (em algas vermelhas). Podem apresentar, ainda, paredes contendo carbonato de cálcio, sílica (p.ex., diatomáceas), quitina e outros polímeros.

PAREDE CELULAR DE FUNGOS

Todos os fungos apresentam parede celular e produzem esporos. Elas têm como principal componente a quitina, um homopolissacarídeo fibrilar formado por ligações β 1-4 entre N-acetilglicosaminas, conforme

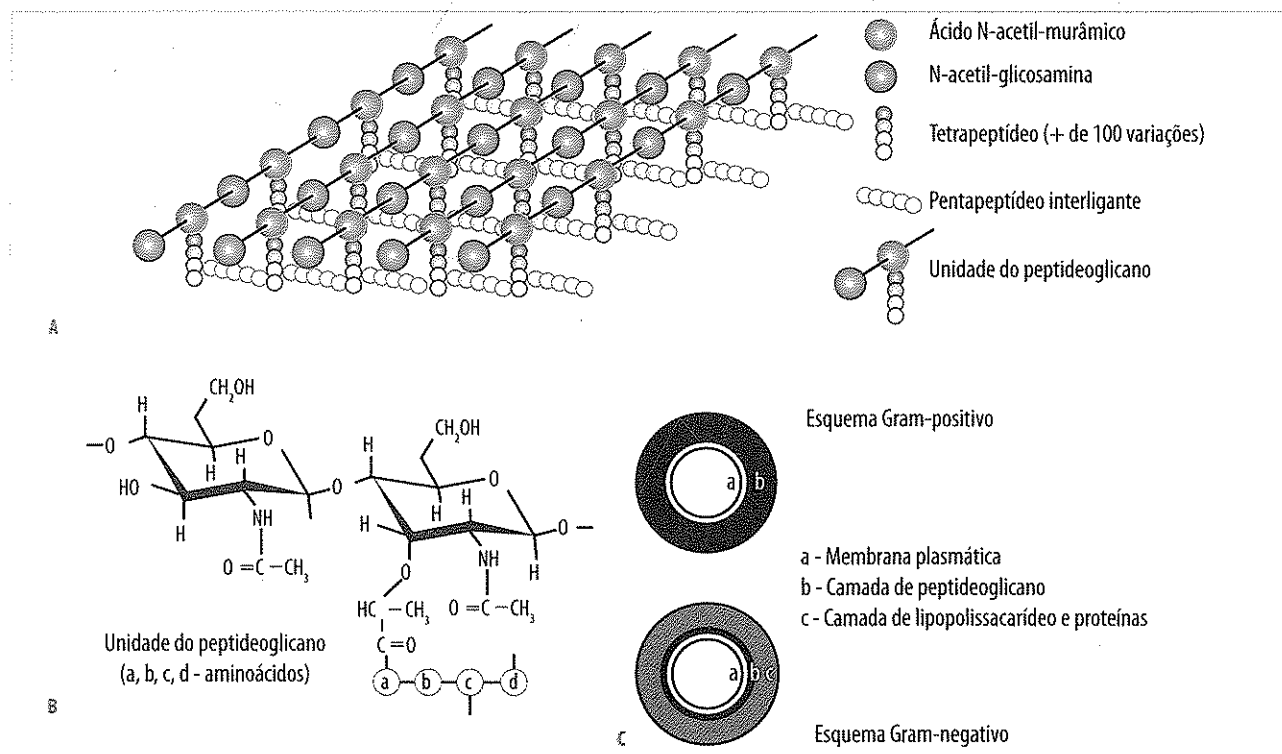


Figura 28.1 Esquema representando a parede celular de bactérias Gram-positivas e Gram-negativas. A. Esquema geral. B. Unidade de peptidoglicano. C. Esquema de bactérias Gram-positivas e Gram-negativas.

mostra a Figura 28.2. Esses polissacarídeos são também encontrados no exoesqueleto de artrópodos em geral.

PAREDE CELULAR DE PLANTAS

As paredes celulares de plantas têm sido consideradas, cada vez mais, estruturas extremamente dinâmicas e que podem exercer inúmeras funções nas células e nos tecidos vegetais. Muitos autores as definem como uma matriz extracelular, a exemplo do que ocorre com as células animais; outros preferem considerá-las parte integrante da célula vegetal, argumentando que os protoplastos (célula vegetal sem a respectiva parede) têm vida efêmera quando obtidos artificialmente e não ocorrem nos tecidos vegetais.

As paredes celulares das plantas também são ricas em polissacarídeos. Elas são responsáveis pela forma das células, pela proteção ao ataque a diferentes patógenos, proteção contra a ruptura das membranas quando da entrada de água nas células e no crescimento, reserva de nutrientes em algumas sementes, impermeabilização de alguns tecidos, etc.

Durante o crescimento, a partir da divisão celular e com a ação do aparelho de Golgi, a parede neoformada começa a ser depositada a partir de uma matriz extracelular rica em polissacarídeos ácidos e que originará a lamela média, que contribui para a junção de células adjacentes. Essa parede, que é formada do lado externo da membrana celular, é denominada *parede primária* e, em muitos tecidos, é a forma como a célula se manterá durante toda a sua existência. Em outros, quando termina a fase de crescimento celular, começa a haver a deposição de uma segunda parede, mais interna à primeira e com composição e proporções diferentes de seus componentes formadores e denominada parede secundária.

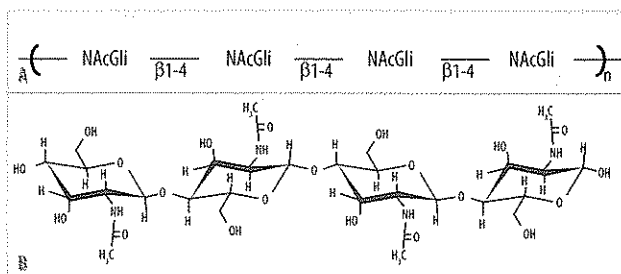


Figura 28.2 Representação da molécula de quitina, formada por resíduos de N-acetilglicosamina (NAGli), ligados β 1-4. A. Aspecto da cadeia. B. Aspecto estrutural.

Parede celular primária

Nas paredes celulares primárias mais típicas, um dos principais componentes é a celulose (~30%), imersa em diferentes hemiceluloses (~30%), substâncias pécticas (~30%) e proteínas (~10%).

Celulose

A celulose, homopolissacarídeo formado por glicoses ligadas β 1-4, forma um polímero fibrilar e cada uma das cadeias $(-4\text{Gli}[\beta 1-4]\text{Gli}\beta 1-)_n$ é atraída por uma outra por meio de ligações de hidrogênio, formando uma microfibrila com três a quatro dezenas de cadeias paralelas entre si e, portanto, com uma extremidade redutora. Em algumas algas, as microfibrilas formadas podem conter mais de 100 cadeias (Figura 28.3) e ter uma espessura bem maior do que alguns nanômetros (5 a 15 nm) que apresentam as microfibrilas das plantas em geral. Em termos de comprimento, as cadeias de celulose apresentam milhares de resíduos, atingindo cerca de 2 a 3 mm cada. Esses resíduos não têm início e fim coincidentes, tornando assim a microfibrila muito maior em comprimento total.

A celulose é sintetizada no espaço pericelular a partir da junção de resíduos de UDP- β glicose excitados em reação catalisada pela celulose sintase, um complexo enzimático com formato em roseta presente nas membranas plasmáticas. A direção da síntese é determinada por microtúbulos do citoesqueleto presentes na parte citoplasmática da célula e associados ao complexo. Desse modo, é possível formar uma estrutura fibrilar que se associa em microfibrilas, o que confere cristalinidade à matriz celulósica, gran-

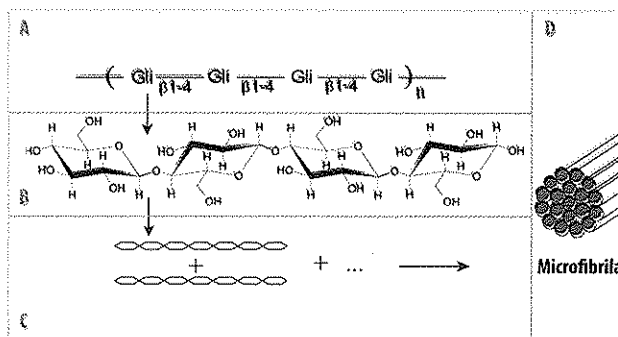


Figura 28.3 Representação da molécula de celulose, formada por resíduos de glicose, ligados β 1-4. A. Aspecto da cadeia. B e C. Aspectos estrutural e espacial. D. Representação esquemática de uma microfibrila.

de responsável pela birrefringência apresentada pelas paredes celulares.

Hemiceluloses

Hemicelulose é o nome genérico dos polissacarídeos que interagem com a celulose formando uma grande rede entrelaçada de moléculas, com espaços intermoleculares e regiões de interação mais íntima, por meio de ligações de hidrogênio. Essa interação determina a distância entre as diferentes microfibrilas de celulose.

Na maioria das plantas, o principal polímero formador das hemiceluloses é o xiloglicano (Figura 28.4), que contém uma cadeia de glicoses ligadas β 1-4, como na celulose, mas com ramificações de xilose ligadas α 1-6, comumente numa proporção média de 3 resíduos de xilose para cada 4 glicoses, que se repetem ao longo da estrutura do polímero. Além disso, a cada 6 xiloses, uma pode estar ligada ao dissacarídeo (fucose[α 1-2]galactose β) por uma ligação β 1-2 da galactose e, com muito menor frequência, ocorre a ligação entre a xilose e uma arabinose (em ligação α 1-2). Apesar dessa estrutura polimérica ser variável (em Solanales, por exemplo, existe maior riqueza de arabinose), há uma relativa manutenção nessas proporções em praticamente todas as dicotiledôneas e a maioria das monocotiledôneas que, em função disso, são ditas portadoras de paredes celulares do tipo 1 (para detalhes, ver Carpita e Gibeaut, 1993).

Outras hemiceluloses estão presentes nas paredes celulares, destacando-se (Figura 28.5):

- **Glicuronoarabinoxilanos:** apresentam cadeia principal de xiloses ligadas β 1-4, com ramificações de arabinose (ligadas em geral α 1-2) e de ácido glicurônico (ligados α 1-2) e são, portanto, polissacarídeos ácidos; algumas ordens de monocotiledôneas (Arecales, Bromeliales, Commelinales, Cyperales, Poales e Zingiberales) apresentam pouca quantidade de xiloglicanos e grande quantidade de glicuronoarabinoxilanos (com arabinose ligada α 1-3). Por causa desta e de outras diferenças que serão salientadas, tais plantas são ditas portadoras de paredes celulares do tipo 2¹ (Figura 28.5 A).

- **Galactomananos:** apresentam cadeia principal de manoses ligadas β 1-4, com ramificações de galactose ligadas α 1-6 (Figura 28.5 B).

- **Galactoglicomananos:** apresentam cadeia principal mista de glicoses (β 1-4) e manoses (β 1-4) li-

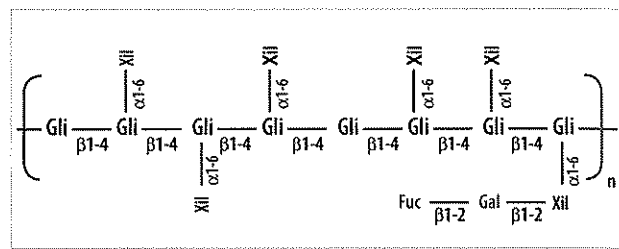


Figura 28.4 Representação da molécula de xiloglicano, principal hemicelulose da maioria das paredes celulares vegetais. Gli = glicose; Xil = xilose; Gal = galactose; Fuc = fucose.

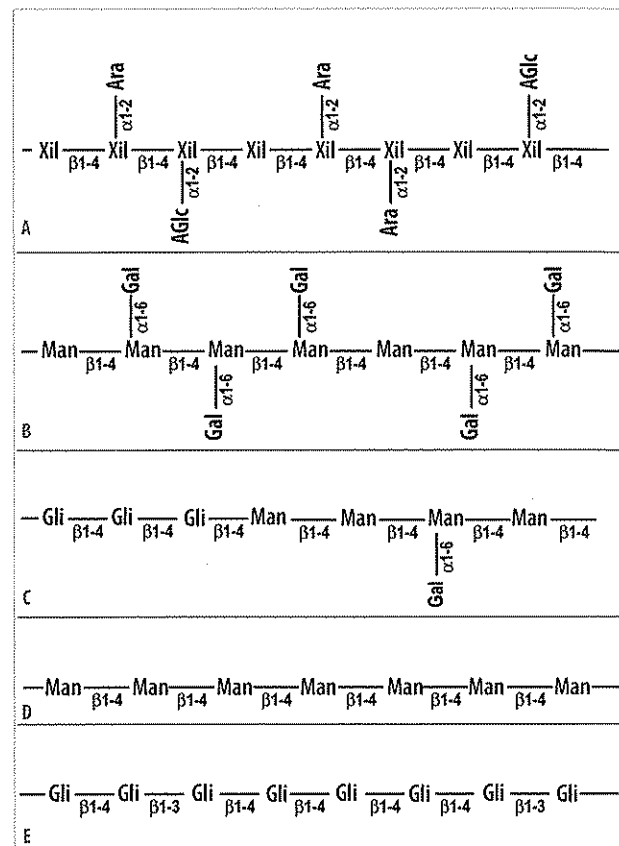


Figura 28.5 Aspecto geral das cadeias de algumas moléculas de hemiceluloses presentes em paredes celulares vegetais. A. Glicuronoarabinoxilanos. B. Galactomananos. C. Galactoglicomananos. D. Mananos. E. β -glicano. Xil = xilose; Ara = arabinose; AGlc = ác. glicurônico; Man = manose; Gal = galactose; Gli = glicose.

gadas, com ramificações de galactose ligadas α 1-6 (Figura 28.5 C).

- **Mananos:** apresentam cadeia linear de manoses ligadas β 1-4 (Figura 28.5 D).

As proporções com que essas hemiceluloses ocorrem pode variar muito entre as diferentes plantas.

Finalmente, em Poales é encontrada grande quantidade de β -glicano, que consiste em cadeia linear de glicose com grande quantidade de ligações β 1-3 entre os resíduos (Figura 28.5 E).

Os xiloglucanos são sintetizados a partir das cisternas trans do complexo de Golgi, quando se inicia a formação de oligossacarídeos que contêm a cadeia principal de glicose e as ramificações de xilose, galactose, fucose e arabinose presentes na estrutura da molécula. A exocitose se dá a partir de vesículas de secreção e a montagem definitiva do polímero ocorre a partir da ação de enzimas presentes na parede celular.

Substâncias pécticas

O terceiro grupo de polissacarídeos formadores das paredes celulares primárias tem como característica principal o seu caráter ácido, normalmente decorrente da riqueza em ácido galacturônico. Por isso, as substâncias pécticas apresentam carga elétrica negativa quando em pH maior que 2 a 3 e podem se associar a íons cálcio. Essa característica lhes confere um importante papel na composição da parede celular que, se rica em cálcio, será menos porosa, pois fará com que os resíduos de ácido galacturônico aproximem cadeias adjacentes dos polímeros. Para garantir uma variação nessa porosidade, há enzimas que promovem a metilação dos grupamentos negativos, eliminando, assim, a possibilidade de associação desses grupamentos com o Ca^{+2} . Desse modo, as pectinas estão muito associadas à expansão celular, além de contribuírem para a adesão entre células (a lamela média é rica em substâncias pécticas) e reconhecimento de moléculas eliciadoras de respostas celulares.

As principais substâncias pécticas podem ser classificadas em dois grandes grupos (Figura 28.6):

- Homogalacturonanos: homopolissacarídeos formados por ácidos galacturônicos ligados $\alpha 1-4$.
- Ramnogalacturonanos I: heteropolissacarídeos que apresentam repetições do dissacarídeo (2ramnose[$\alpha 1-4$]galactose $\alpha 1$) $_n$ em sua estrutura. Os resíduos de ramnose podem estar associados a cadeias de arabinanos, galactanos, ou de arabinogalactanos, que tornam a molécula ramificada.

Além desses dois grupos principais, há dois outros, cada um derivado dos anteriores: os xilogalacturonanos, que são derivados dos homogalacturonanos com xiloses ligadas $\alpha 1-2$ à cadeia principal, e os ramnogalacturonanos II, derivados com muitos resíduos

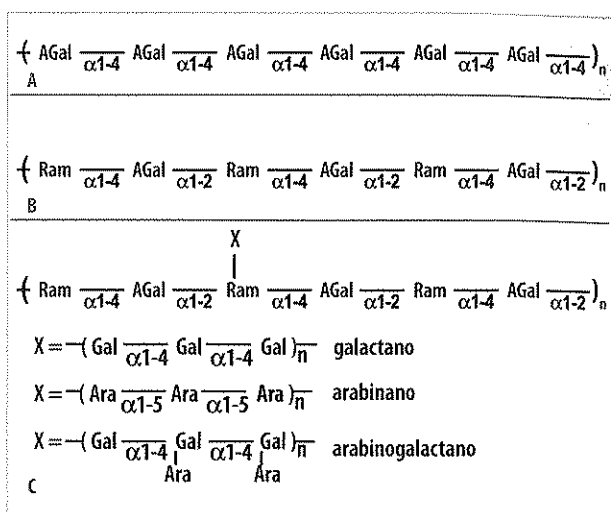


Figura 28.6 Aspecto geral das cadeias de algumas moléculas de substâncias pécticas. A. Homogalacturonanos. B e C. Ramnogalacturonanos I. AGal = ácido galacturônico; Ram = ramnose; Gal = galactose; Ara = arabinose.

diferentes de açúcares em sua composição, incluindo alguns pouco comuns, como apiose, ácido acérico, metil-xilose, etc.

As ordens de monocotiledôneas mais ricas em glicuronoarabinoxilanos têm, em contrapartida, uma pequena quantidade de substâncias pécticas, caracterizando outra importante diferença entre as paredes celulares do tipo 1 e do tipo 2.

As substâncias pécticas são sintetizadas nas cisternas da porção mediana do complexo de Golgi e exocitadas por meio de vesículas de secreção, sendo incorporadas à parede celular pela ligação com resíduos preexistentes a partir de reações catalisadas por enzimas presentes na própria parede celular.

Proteínas

As paredes celulares contêm várias classes de proteínas estruturais, além de diferentes enzimas, todas elas sintetizadas a partir do retículo endoplasmático rugoso e com trânsito nessa organela e no complexo de Golgi, onde recebem, via de regra, resíduos de açúcares e sofrem outras alterações pós-traducionais.

Os principais grupos de proteínas de parede são (Tabela 28.1):

- Extensinas: glicoproteínas ricas no aminoácido hidroxiprolina, com estrutura fibrilar e quantidades apreciáveis de serina, tirosina e lisina.

Tabela 28.1 Principais características dos grupos de proteínas da parede.

Tipo		Proteínas (%)	Acúcares (%)	Aminoácidos abundantes
Extensinas	Dicotiledôneas	45	55	Hpro, Ser, Lys, Val, His
	Monocotiledôneas	70	30	Hpro, Thr, Ser, Pro, Lys
GRP	Dicotiledôneas	~100		Gly
	Monocotiledôneas	~100		Gly
PRP				Pro, Val, Tyr, His, Lys
AGP		~5	~95	Hpro, Ser, Ala, Thr, Gly

GRP = proteínas ricas em glicina; PRP = proteínas ricas em prolina; AGP = proteínas ricas em hidroxiprolina, com abundância em arabinose. Os aminoácidos estão expressos em seu código de três letras.

■ **PRP** (proteínas ricas em prolina): conforme o próprio nome, caracteristicamente ricas no aminoácido prolina.

■ **GRP** (proteínas ricas em glicina): ricas no aminoácido glicina.

■ **AGP**: proteínas combinadas a grandes quantidades de arabinose, também ricas em hidroxiprolina.

Além desses grupos de proteínas estruturais, as paredes apresentam inúmeras enzimas, destacando-se diferentes hidrolases, peroxidases, proteases, pectina metilesterase, etc.

Finalmente, pode ser notado que a estrutura química das moléculas proteicas formadoras das paredes celulares vegetais tem inúmeras semelhanças com as estruturas do material proteico formador da matriz extracelular dos animais (presença marcante de hidroxiprolina e de glicina). Essa semelhança, também presente na composição ácida das substâncias pécticas e dos proteoglicanos da matriz animal, pode sugerir a alta eficiência desse tipo de estrutura química evolutivamente selecionado para o desempenho de algumas funções similares dessas matrizes.

Outras substâncias

Além das macromoléculas citadas, várias outras substâncias fazem parte integrante da parede celular primária, com destaque para compostos aromáticos (particularmente presentes em paredes celulares de monocotiledôneas comelinoides) e, nestes, os ácidos hidroxicinâmicos.

Arranjo tridimensional da parede celular primária

A matriz formada por celulose e hemiceluloses pode ser considerada uma primeira estrutura em rede

formando sucessivos emaranhados de moléculas entrelaçadas e ligadas umas às outras por meio de ligações de hidrogênio entre essas duas classes de polímeros.

Essa primeira matriz está embebida de uma segunda, formada pelas substâncias pécticas, constituindo uma segunda malha emaranhada de moléculas, tipo “cerca de galinheiro” ou “caixa de ovos”, cuja porosidade fica condicionada a uma maior ou menor quantidade de zonas de junção decorrentes da atração de cadeias adjacentes por íons cálcio. Essa quantidade é controlada pela ação da pectina metilesterase, que desmetila as carboxilas dos ésteres de ácidos galacturônicos, aumentando a quantidade de cargas negativas e, conseqüentemente, diminuindo a porosidade da malha péctica a partir da interação com o Ca^{+2} .

Finalmente, e embebidas nas duas matrizes precedentes, estão as proteínas estruturais formadoras da parede celular primária (Figura 28.7).

Em paredes celulares do tipo 2, a menor presença de xiloglicanos na primeira matriz é compensada pela presença dos β glicanos e de glicuronoarabinosilanos, com conseqüente diminuição da matriz péctica. Além disso, nessas paredes, há uma maior presença de compostos aromáticos em relação às paredes celulares do tipo 1.

A parede celular primária é normalmente homogênea e envolve todo o protoplasto. Entretanto, em algumas regiões pode ocorrer um menor acúmulo de polissacarídeos, formando os plasmodesmos. Nessas regiões, as pequenas depressões da parede são denominadas *pontuações* ou *campos primários de pontuação*. Tais campos de pontuação permitem a comunicação entre células adjacentes, tendo em vista que são contíguos entre essas células, com ausência de lamela média no local e a continuidade das membranas plasmáticas visualizadas em microscopia eletrônica. Cada um desses canais formados apresenta projeções do retículo endoplasmático liso cujo lúmen, nessa região, é

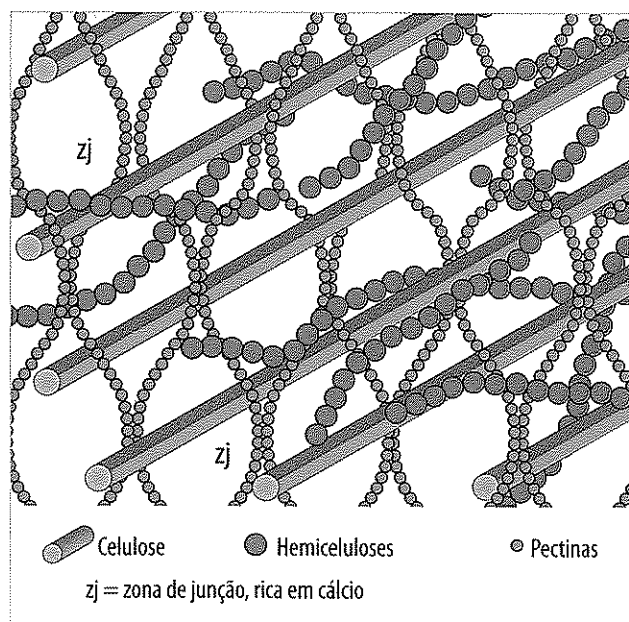


Figura 28.7 Esquema da estrutura de uma parede primária mostrando a matriz de celulose/hemicelulose e a matriz péctica. Notar que as duas matrizes se superpõem ortogonalmente. As proteínas estruturais e as enzimas não foram representadas para facilitar a visualização.

chamado desmotúbulo. É o total desse conjunto que recebe o nome de plasmodesmo, que pode ser visualizado ao microscópio de luz (Figura 28.8).

Expansão das paredes e crescimento celular

As paredes celulares primárias permitem a expansão celular, pois podem ter sua estrutura tridimensional remodelada a partir da ação de várias enzimas que, num primeiro momento, fragilizam as matrizes polissacarídicas e possibilitam que a pressão de turgor da água atue no sentido da expansão celular. Tais enzimas, como a xiloglicano-endotransferase (XET), quebrariam a malha de moléculas de xiloglicano em alguns pontos e fariam a ligação em outros pontos, aumentando as

dimensões dessa malha de moléculas entrecruzadas. Outras enzimas, denominadas *expansinas*, auxiliariam na quebra das ligações de hidrogênio entre celulose e hemiceluloses, criando condições para a expansão.

A ativação dessas enzimas, segundo a teoria ácida de crescimento, seria consequência da ação de auxinas que, por sua vez, ativariam bombas de prótons que acidificariam o espaço periplasmático, possibilitando que o pH ótimo de diversas hidrolases fosse atingido e, com isso, a fragilização das ligações dos diferentes componentes da parede.

Simultaneamente, a grande quantidade de pectinas metil-esterificadas conferiria um maior distanciamento entre moléculas pécticas, tornando a porosidade dessa matriz maior. Em regiões meristemáticas, efetivamente, a quantidade de material esterificado é maior, e apenas após o término da expansão as quantidades de cálcio aumentam, com aumento das zonas de junção e enrijecimento da matriz péctica.

PAREDE CELULAR SECUNDÁRIA

Em muitas células vegetais, a parede celular primária é a única a ser sintetizada, mesmo após o término do crescimento. Entretanto, em muitas outras ocorre a deposição de sucessivas camadas entre a parede primária e a membrana plasmática, constituindo a parede celular secundária. Normalmente, as paredes secundárias são mais ricas em celulose e desprovidas de material péctico. O depósito de novas camadas polissacarídicas pode ter diferentes orientações e, por esse motivo, são normalmente designadas por S1, S2 e S3, segundo essa orientação (Figura 28.9). Entretanto, nem sempre quando ocorre aumento na espessura da parede, ele é decorrente de alteração na composição química da parede. O exemplo mais co-

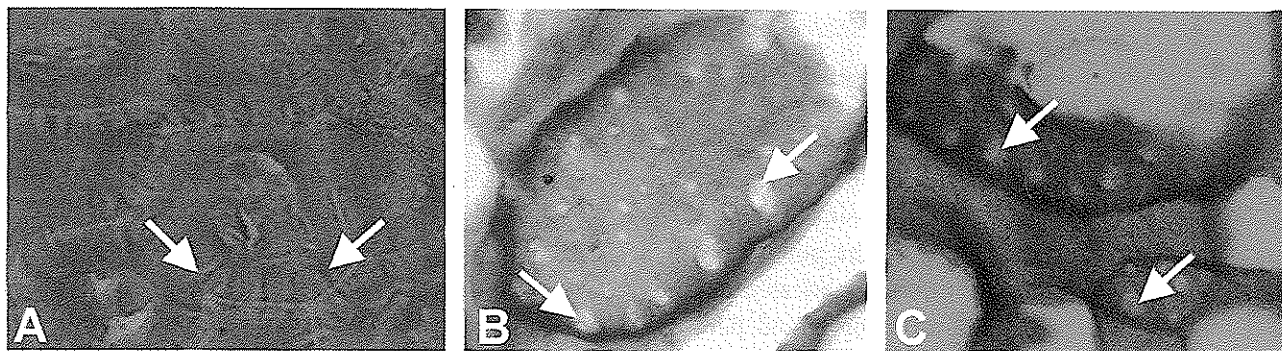


Figura 28.8 Plasmodesmos vistos ao microscópio de luz. A. Sementes de *Peltophorum dubium* (faveiro). B e C. Sementes de *Canavalia gladiata* (feijão espada).

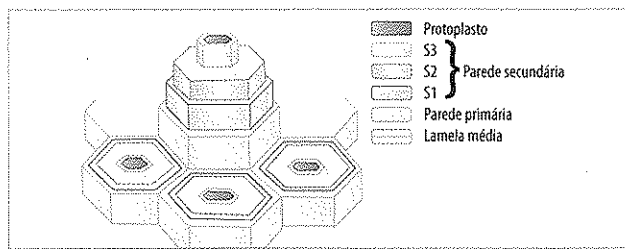


Figura 28.9 Esquema de uma parede celular secundária com suas diferentes regiões S1, S2 e S3.

Para confirmar isso é aquele das células-guarda, cujo espessamento da parede se deve ao aumento nas matrizes que fazem parte da parede celular primária.

Em alguns casos, pode ocorrer a deposição de material hidrofóbico na superfície da parede celular, tornando impermeável a célula ou tecido em que ela se encontra. Exemplos mais comuns dessas deposições ocorrem na epiderme de folhas, com a deposição de cutina, polímero resultante da reação de esterificação entre grupamentos dos ácidos graxos e resíduos hidroxila de carbonos secundários de outros hidroxiácidos graxos, normalmente associada com outras ceras (ésteres de ácidos graxos e álcoois graxos). Em outras estruturas, como as estrias de Caspary, epiderme de raízes e caules, ocorre a deposição de suberina (polímero misto, formado por diferentes esterificações entre ácidos graxos, ácidos graxos dicarboxílicos e hidroxiácidos graxos, além de derivados de ácidos e álcoois aromáticos).

As paredes celulares secundárias podem apresentar, além da matriz celulósica/hemicelulósica, proteínas específicas, ainda que pertencentes aos mesmos grupos de proteínas já definidos quando da análise da parede celular primária.

Em muitos tipos celulares com desenvolvimento de parede secundária, a lignina é predominante. Lignina é um composto originado da polimerização de derivados da fenilalanina e tirosina. Entre esses compostos, predominam os alcoóis sinapílico e coniferílico, este último mais abundante em gimnospermas (Figura 28.10).

Pela riqueza de possibilidades de polimerização, as ligninas apresentam grande diversidade de composição e, por esse mesmo motivo, há poucos organismos que sintetizam enzimas lignolíticas. Assim, a decomposição de ligninas é um problema para a reciclagem mais rápida de esqueletos carbônicos na

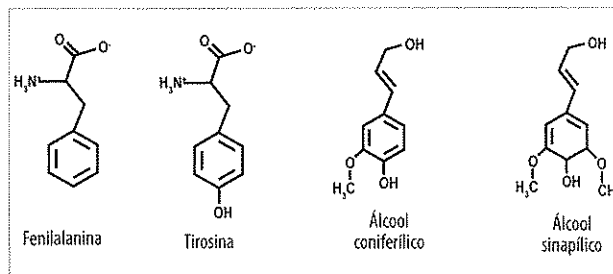


Figura 28.10 Aminoácidos precursores (fenilalanina e tirosina) dos fenilpropenoides que originam os álcoois formadores das diferentes ligninas (álcoois coniferílico e sinapílico).

natureza e representa grande problema para a fabricação do papel.

A destacar, finalmente, que em muitas sementes ocorre a deposição específica de uma parede celular como fonte de reserva de carbono. Assim, cotilédones de muitas leguminosas, como o jatobá (*Hymenaea courbaril* L.), por exemplo, acumulam xiloglicanos, enquanto endospermas de outras espécies podem acumular galactomananos, como o flamboyant (*Delonix regia* L.), guapuruvu [*Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake] e café (*Coffea arabica* L.), por exemplo (Figura 28.11). Essa variação funcional das paredes pode ter representado excelente estratégia adaptativa contra a predação das reservas de carbono, normalmente disponibilizadas na forma de grãos de amido ou de triglicérides na maior parte das sementes, representando um tipo de molécula mais facilmente metabolizável do que as estruturas fibrilares das hemiceluloses.

ANÁLISE MICROSCÓPICA

Em razão de sua composição química, as paredes celulares podem ser visualizadas em microscopia de luz a partir de métodos para polissacarídeos, como o do PAS (ácido periódico seguido de reativo de Schiff). O ácido periódico oxida hidroxilas vicinais das moléculas de celulose, hemiceluloses e pectinas, produzindo aldeído que interage com o reativo de Schiff (Figuras 28.12 A e B). No caso da análise ser realizada em microscopia eletrônica, além do processamento usual (Figuras 28.12 C e D), o uso do método do PATAg (análogo ao PAS, mas utilizando proteínato de prata no lugar do reativo de Schiff) apresenta bons resultados (Figura 28.12 E).

Corantes catiônicos podem também ser utilizados por causa da presença das substâncias pécticas.

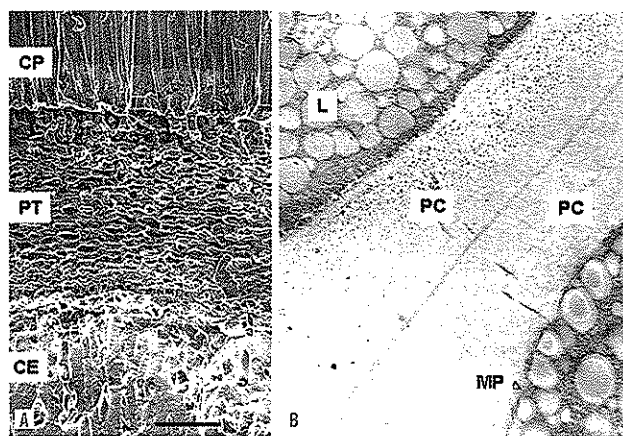


Figura 28.11 Paredes espessadas do endosperma de sementes. A. Semente de *Delonix regia* (*flamboyant*) vista ao microscópio eletrônico de varredura. Barra = 100 μm . B. Semente de *Coffea arabica* (café) vista ao microscópio eletrônico de transmissão. CP = células paliçádicas; PT = parênquima tegumentar; CE = células do endosperma; L = lipídios; PC = parede celular; MP = membrana plasmática.

Assim, as paredes se coram pelo azul de metileno, de alcian, ou de toluidina e, no caso deste último, pode ser observada basofilia metacromática, com diferentes graus de metacromasia conforme a disponibilidade de radicais aniônicos (Figuras 28.12 F a H). Com esse tipo de método, a lamela média pode ficar mais evidenciada do que as paredes em geral, dada a sua maior riqueza em compostos pécnicos (Figuras 28.12 F e H [setas]).

Como as paredes celulares apresentam pouco material proteico proporcionalmente aos carboidratos, o uso de corantes aniônicos em pH baixo também pode identificá-las (Figura 28.12 I). Podem, assim, ser visualizadas após coloração pelo *fast green*, azul de astra, *Xylidine Ponceau*, etc. (Figuras 28.12 I e J)

Cutina, suberina e outras deposições de lipídios podem ser visualizadas pelos “corantes Sudão”, tipo

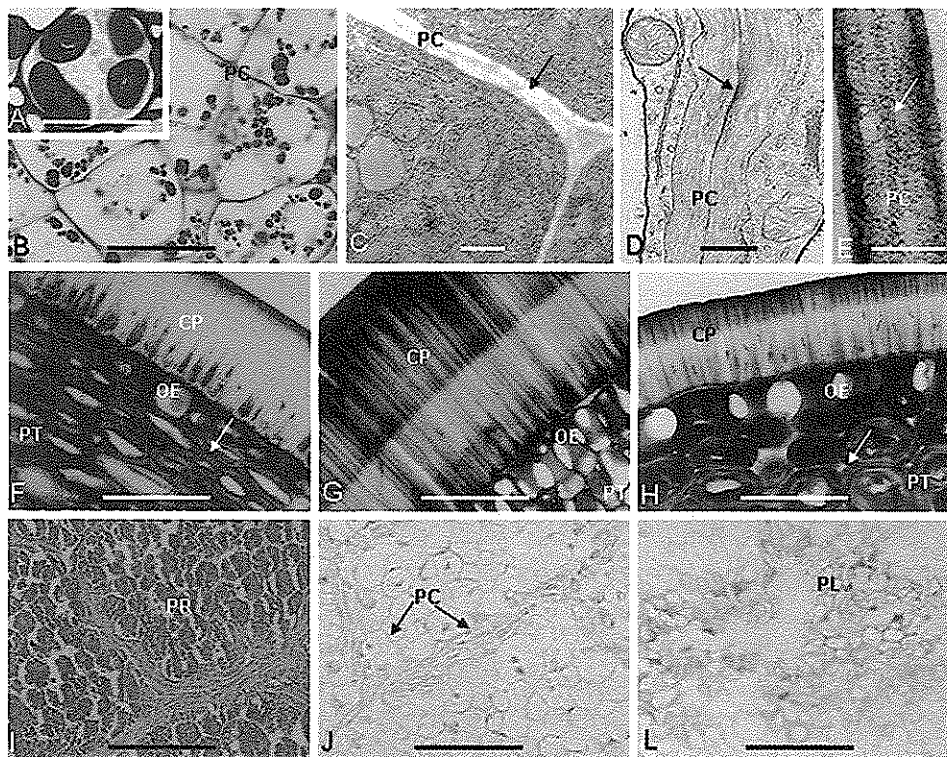


Figura 28.12 Micrografias de diferentes paredes celulares visualizadas ao microscópio de luz ou eletrônico. A e B. PAS. A. Célula cotiledonar de *Canavalia ensiformis*. B. Cultura de células de *Saccharum officinarum*. C a E. Microscopia eletrônica de transmissão. C. Célula meristemática de raiz de *Solanum melongena*. D. Célula da raiz de *Schyzolobium parahyba*. E. Célula de *Rubus fruticosus*, método PATAg. F a H. Cascas de sementes coradas pelo azul de Toluidina a pH 4. F. *Leucaena leucocephala*. G. *Delonix regia*. H. *Peltophorum dubium*. I a L. Cotilédones de *Glycine max* corados pelo *Xylidine Ponceau* a pH 2,5. I. Aspecto geral. J. Após remoção das proteínas de reserva com pepsina, para melhor visualização da parede. L. Floroglucina. Cultura de células de *Saccharum officinarum* em processo de lignificação decorrente de estresse. Flechas = lamela média; PL = parede lignificada; PR = proteínas; PC = parede celular; CP = células paliçádicas; OE = osteoesclerídios; PT = parênquima tegumentar. Barra = 50 μm . C, D, E = 2 μm .

Sudan *black* ou Sudan IV. Lignina é visualizada a partir do uso do reativo de Schiff ou da coloração pela floroglucina (Figura 28.12 L).

Decorrente da sua estrutura cristalina, o uso da microscopia de polarização pode revelar diferenças organizacionais na estrutura da parede celular, a partir da análise do retardo óptico provocado pelo material celulósico e demais biopolímeros formadores da parede (Figuras 28.13 A e B).

Além desses métodos, muitos outros mais específicos podem ser utilizados, destacando-se a microscopia de fluorescência e os métodos imunocitoquímicos, que têm contribuído para a análise tanto em microscopia de luz quanto em microscopia eletrônica (Figura 28.13 C).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Carpita N, McCann M. The cell wall. In: Buchanan BB, Gruissem W, Jones RL (eds.). *Biochemistry & molecular biology of plants*. Maryland: Am Soc Plant Physiologists; 2000. p.52-108.
2. Carpita N, Gibeaut DM. Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure

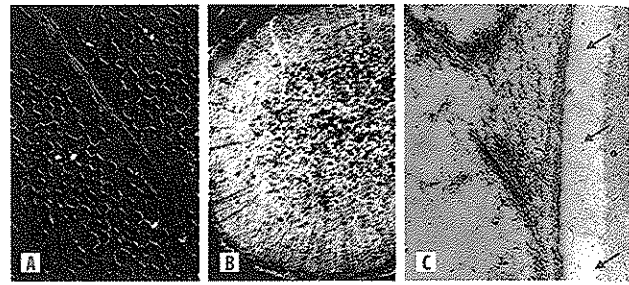


Figura 28.13 A e B. Microscopia de polarização. A. Células de cotilédones de soja (*Glycine max*). B. Corte transversal de caule de plântula de ingá (*Inga affinis*). Notar a birrefringência das paredes celulares (A e B) e dos grãos de amido (B). C. Microscopia eletrônica – imunocitoquímica com ouro coloidal. Paredes celulares de amora silvestre (*Rubus fruticosus*) tratada com anticorpos antixiloglicanos marcados com ouro coloidal (setas).

with the physical properties of the walls during growth. *Plant Journal*. 1993;3:1-30.

3. Kraus JE, Louro RP, Estelita MEM, Arduin MA. Célula vegetal. In: Apazzato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM (eds.). *Anatomia vegetal*. Viçosa: Editora da UFV; 2003. p.31-85.
4. Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. *Biologia vegetal*. Tradução. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan; 2001.
5. Taiz L, Zeiger E. *Cell wall*. *Plant physiology*. Massachusetts: Sinauer Associates; 2002.