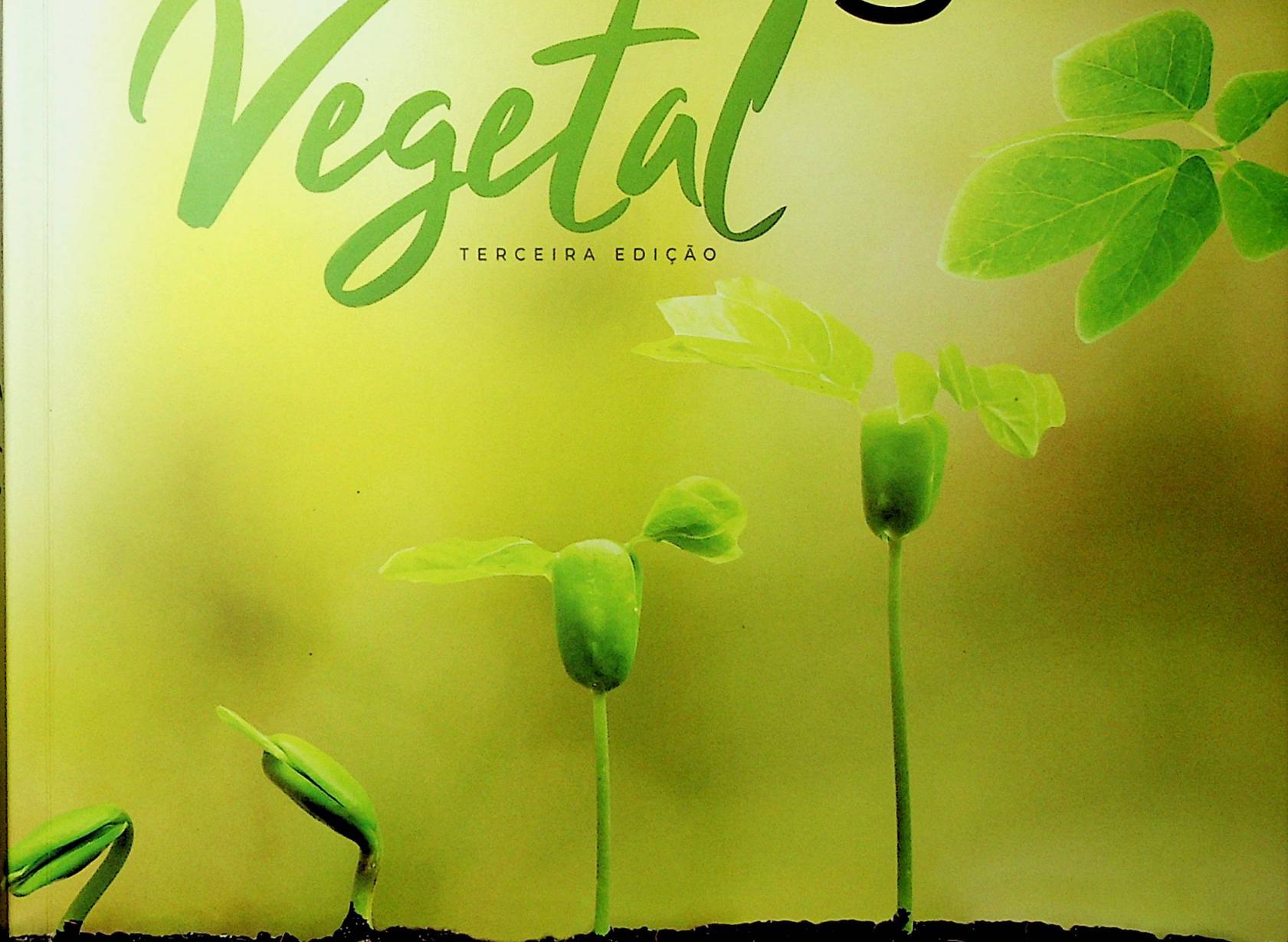


GILBERTO BARBANTE KERBAUY

Fisiologia *Vegetal*

TERCEIRA EDIÇÃO



ATENÇÃO

Devido à pandemia em que o país se encontra e seguindo Diretrizes adotadas pela Universidade de São Paulo, as Bibliotecas da USP estão fechadas por tempo indeterminado, não sendo possível a utilização dos exemplares físicos disponíveis no acervo da Biblioteca do IB/USP.

Para atender demandas específicas e não prejudicar as atividades em sala de aula, este material foi digitalizado com autorização do autor da obra, para uso exclusivamente na disciplina “Forma e Função do Desenvolvimento Vegetal”.

De acordo com a lei de Direitos Autorais (Lei 9.610, de 1998), não é permitida a reprodução deste material.

Serviço de Biblioteca do IB/USP

Julho, 2020



Floração

Ana Paula Artimonte Vaz • Henrique Pessoa dos Santos •
Lilian Beatriz Penteadó Zaidan

Introdução

Em razão de sua importância econômica, a floração tem sido bastante estudada em todo o mundo e constituindo objeto de inúmeras revisões que, de tempos em tempos, mostram os avanços do conhecimento científico sobre o tema. Certamente, a conversão do meristema caulinar vegetativo em estruturas reprodutivas representa um dos mais dramáticos e ainda enigmáticos eventos na vida das plantas vasculares. Enquanto a floração representa o término do ciclo de vida nas plantas anuais ou bianuais, nas plantas perenes marca o final de mais um ciclo de crescimento.

Apesar de se conhecer há longo tempo a estreita relação entre a floração e as estações do ano, esse processo ainda não é bem entendido pelos pesquisadores. Uma melhor compreensão de como as plantas respondem aos fatores ambientais, principalmente luz, temperatura, disponibilidade de nutrientes e água, trouxe benefícios incalculáveis para a horticultura e a agricultura em geral, permitindo a escolha das épocas e dos locais de plantio mais adequados às culturas, otimizando as coletas e disponibilizando produtos em razão das necessidades e demandas do mercado.

Estudos sobre a indução e o desenvolvimento floral, assim como abordagens científicas da qualidade e longevidade das flores, são indispensáveis para o aprimoramento das técnicas de cultivo e comercialização. Mesmo assim, grande parte do que se conhece sobre floração baseia-se em um número relativamente pequeno de espécies, geralmente herbáceas e de regiões temperadas, sendo o entendimento sobre as plantas tropicais ainda mais modesto e nem sempre conclusivo.

Fases de desenvolvimento

Durante o ciclo de vida das plantas, as células meristemáticas alteram suas vias de desenvolvimento, resultando na produção de novas estruturas. As plantas vasculares apresentam três fases de desenvolvimento relativamente bem definidas e que ocorrem em uma sequência obrigatória: a fase juvenil, a fase adulta vegetativa e a fase adulta reprodutiva.

Diferentemente dos animais, as mudanças de fase de desenvolvimento nas plantas são centralizadas nos meristemas caulinares, apical e axilares. Os meristemas caulinares podem ser vegetativos ou florais, estes últimos formados apenas quando a planta é induzida à floração.

A principal distinção entre a fase juvenil e a fase adulta vegetativa reside na possibilidade de que, nesta última, sejam

formadas estruturas reprodutivas, como as flores, nas angiospermas, ou os cones, nas gimnospermas. Essas estruturas reprodutivas, na verdade, são folhas modificadas, ideia inicialmente registrada nos textos Johann Wolfgang von Goethe, em 1790, e posteriormente corroborada com estudos morfológicos, fisiológicos e genéticos.

A transição da fase juvenil para a fase adulta vegetativa compreende geralmente um processo gradual e pode ser acompanhada por alterações em algumas características vegetativas, como a morfologia e a disposição (filotaxia) das folhas ou a modificação na capacidade de enraizamento de ramos ou mesmo de folhas. Por sua vez, a transição da fase adulta vegetativa para a fase adulta reprodutiva, caracterizando a primeira etapa da reprodução sexuada, está associada a várias mudanças fisiológicas nas plantas.

A transição floral envolve uma sequência de etapas associadas a intensas mudanças nos padrões de morfogênese e diferenciação celular do ápice meristemático caulinar, apical ou axilar, resultando em meristemas reprodutivos, suficientemente aptos a produzir flores ou inflorescências.

As plantas exibem um gradiente espacial de juvenilidade no eixo caulinar. Enquanto as células e estruturas que caracterizam a fase adulta e reprodutiva se encontram na região superior e periférica do ápice meristemático, os tecidos e órgãos juvenis estão localizados nas regiões inferiores do caule.

Por conveniência, subdivide-se o processo de floração em três fases: indução, evocação e desenvolvimento floral.

Indução

Refere-se aos eventos que sinalizam à planta a alteração do seu programa de desenvolvimento. Como consequência, o meristema caulinar se reestrutura para produzir um primórdio floral, em vez de um primórdio foliar. A indução floral ocorre principalmente nas folhas, mas também pode dar-se em outros órgãos. É importante salientar que a aquisição de identidade floral por um meristema representa apenas um subprograma no desenvolvimento reprodutivo.

O estímulo indutor resulta tanto de fatores endógenos, como o estado nutricional, os teores hormonais e os ritmos circadianos, quanto de fatores ambientais, portanto externos à planta, entre eles o comprimento relativo dos dias (fotoperíodo), a irradiância, a temperatura e a disponibilidade de água.

A evolução de sistemas de controle interno (regulação autônoma, como observado em cultivares de floração precoce

ou tardia da ervilha, *Pisum sativum*) e externo (regulação ambiental) permite a sincronização do desenvolvimento reprodutivo das plantas com o ambiente e, portanto, uma regulação bastante específica da época de florescimento.

Assim, para que haja sucesso reprodutivo, a floração deve ocorrer quando houver disponibilidade de polinizadores e condições favoráveis para a dispersão de frutos e sementes, além de temperatura, luminosidade e umidade adequadas para a germinação das sementes e para o crescimento e estabelecimento da nova planta (ver Capítulo 20).

Fatores ambientais

A sucessão das estações do ano – primavera, verão, outono e inverno – é o fator ambiental mais constante do planeta, uma vez que depende substancialmente da forma e inclinação da Terra e de seus movimentos de rotação e de translação ao redor do sol.

A habilidade das plantas e animais de detectar as variações do ambiente, como o comprimento relativo dos dias e das noites e as variações de temperatura, possibilita que determinado evento ocorra em uma época particular do ano, constituindo, portanto, uma resposta sazonal. Como exemplo, podem ser citadas a queda de folhas em muitas arbóreas, a formação e a brotação de gemas, a alteração na plumagem e a migração de aves, as fases de desenvolvimento dos insetos, a hibernação de mamíferos etc. Sincronizando os ciclos vegetativo e reprodutivo entre indivíduos da mesma espécie, o controle sazonal da reprodução favorece a fecundação cruzada e, portanto, a recombinação gênica, além de permitir que a progênie se desenvolva em condições ambientais favoráveis.

Já é bem conhecido que a floração de muitas espécies herbáceas e mesmo arbóreas está substancialmente associada às estações do ano, porém ainda não se compreende totalmente como ocorrem a percepção e a tradução dos sinais ambientais pelas plantas. Aparentemente, a percepção dos fatores ambientais se dá de maneira integrada entre as diferentes partes da planta, de tal sorte que o controle da floração consistiria em um conjunto de sinais de natureza química que seriam transportados pelo floema com os assimilados.

As plantas podem apresentar respostas qualitativas ou obrigatórias, isto é, quando há necessidade absoluta de um ou mais fatores ambientais para que a floração ocorra; e respostas quantitativas ou facultativas, quando a floração é promovida pelo fator ambiental, podendo ainda ocorrer na ausência deste.

Apesar de as regiões tropicais não terem como característica variações substanciais de temperatura e fotoperíodo durante o ano, são encontradas plantas suficientemente sensíveis às pequenas mudanças no comprimento relativo do dia, na irradiância (quantidade) e na composição espectral da luz (qualidade), ou na temperatura.

Luz

O efeito do comprimento dos dias como fator determinante para a sazonalidade da floração foi originalmente proposto por Wightman Garner e Harry Allard, em 1920, trabalhando com plantas de soja e com o mutante *Maryland Mammoth* de tabaco. Foram esses autores que introduziram os termos

fotoperíodo – comprimento relativo do dia e da noite – e fotoperiodismo – palavra grega que associa luz e duração do dia, representando a habilidade de um organismo, planta ou animal em detectar e responder às variações do comprimento dos dias. Atualmente, é bastante aceita a hipótese do envolvimento do ritmo circadiano nas respostas fotoperiódicas, como mecanismo controlador do tempo necessário para determinar os ritmos diários de expressão gênica e comportamento (ver Capítulo 17).

Entre os processos do desenvolvimento vegetal regulados pelo comprimento do dia, encontram-se a tuberização, a dormência e brotação de gemas, a senescência, o enraizamento de estacas e a floração, sendo a última a mais estudada.

A resposta fotoperiódica de uma planta é determinada geneticamente, e a sua classificação se baseia na transição floral. Dessa maneira, distinguem-se as plantas de dias curtos (PDC) ou de noites longas, que florescem quando mantidas em fotoperíodos inferiores a determinado valor crítico (fotoperíodo crítico); e as plantas de dias longos (PDL) ou de noites curtas, as quais têm sua floração promovida quando o comprimento do dia excede certa duração (fotoperíodo crítico; Figura 18.1). Assim, o fotoperíodo crítico pode ser definido como o comprimento do dia em horas de luz, em um ciclo de 24 h, abaixo do qual na PDC ou acima do qual na PDL a floração é induzida. Existem também espécies que não têm a floração regulada pelo fotoperíodo, as quais florescem aproximadamente ao mesmo tempo sob vários comprimentos do dia. São denominadas plantas neutras, indiferentes ou autônomas (PDN). Outras espécies são chamadas plantas de dia intermediário (PDI), pois apenas florescem em determinado intervalo de horas de luz, por exemplo em fotoperíodos entre 12 e 16 h (Figura 18.2).

É necessário um estudo amplo para estabelecer a classificação correta de uma planta, pois o valor do fotoperíodo crítico é bastante variável entre as espécies e, muitas vezes, extremamente preciso, como na PDC *Xanthium strumarium*, em que a ocorrência ou não da floração pode ser definida em um intervalo de apenas 15 min. Essa sensibilidade ao fotoperíodo tende a ser mais aguçada em algumas plantas da região equatorial, nas quais as oscilações no comprimento dos dias são pequenas entre as estações do ano.

Podem ser citados como exemplos de PDC o *Kalanchoe blossfeldiana*, o crisântemo e o bico-de-papagaio, plantas induzidas à floração escurecendo-se as estufas de produção comercial, visando a atender à demanda de mercado em datas específicas.

A cana-de-açúcar é uma PDL, cuja floração deve ser evitada nos cultivos comerciais, uma vez que a sacarose é mobilizada para as inflorescências, diminuindo a concentração de carboidratos nos colmos.

Exemplos de PDN são a cebola (*Allium cepa*), o amendoim (*Arachis hypogea*), o melão (*Cucumis melo*), o pepino (*Cucumis sativus*), assim como *Pinus* spp. e a videira (*Vitis vinifera*).

Já o picão-do-cerrado (*Bidens gardneri*) se comporta como uma PDI, florescendo em períodos de luz bastante específicos, entre 12 e 16 h de luz diária. Outros exemplos de PDI são o manjeriço (*Ocimum basilicum*) e a pimenta (*Capsicum annum*).

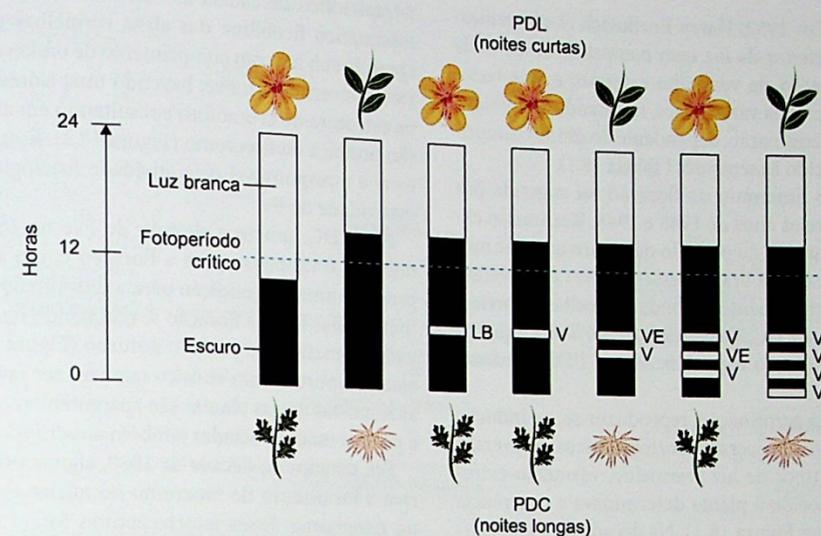


Figura 18.1 Controle fotoperiódico da floração. PDC (plantas de dias curtos e noites longas) florescem quando submetidas a períodos de luz inferiores ao fotoperíodo crítico. PDL (plantas de dias longos e noites curtas) florescem quando cultivadas sob períodos de luz superiores ao fotoperíodo crítico. Os tratamentos fotoperiódicos evidenciam a importância da duração do período de escuro na determinação da floração, assim como do tipo de luz fornecida às plantas. A interrupção do período de escuro por um pulso de luz branca (LB) promove a floração nas PDL, enquanto esse processo é inibido nas PDC. Um pulso de luz de comprimento de onda vermelho (V) durante o período de escuro induz a floração nas PDL, e seu efeito é revertido pela luz de comprimento de onda vermelho-extremo (VE), indicando o envolvimento do fitocromo. Nas PDC, um pulso de luz vermelha inibe a floração, enquanto o oposto é observado na presença de luz de comprimento de onda vermelho-extremo.

Experimentos detalhados, modificando-se a duração dos períodos relativos de luz e escuro, assim como a interrupção da noite por uma breve exposição à luz (tornando ineficiente o período de escuro), ou a interrupção do dia com um período curto de escuro, evidenciaram a importância do período escuro como fator central na indução floral. Dessa maneira, plantas de dia curto necessitam de noites longas para florescer, enquanto as de dia longo florescem quando oferecidos períodos de noites curtas (ver Figura 18.1). Para as últimas, o período mais prolongado de luz pode estar associado à necessidade de acúmulo dos produtos fotossintéticos para continuação dos processos bioquímicos iniciados no escuro. No entanto, em condições experimentais, a luz fornecida para prolongar o número de horas diárias de luz é de baixa intensidade e, portanto, ineficiente para a fotossíntese.

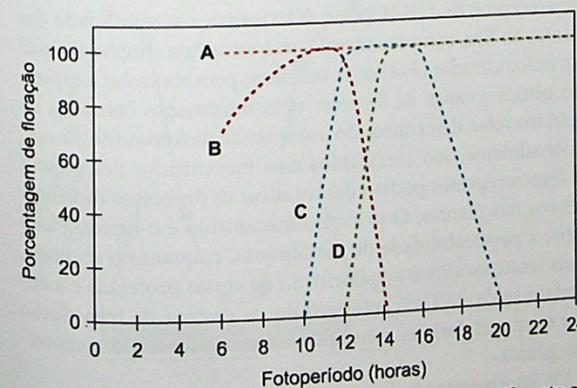


Figura 18.2 Tipos de respostas de floração. A. Planta indiferente ao fotoperíodo. B. Planta de dia curto qualitativa. C. Planta de dia intermediário. D. Planta de dia longo qualitativa.

O controle do desenvolvimento da planta pela luz é dependente da detecção e da absorção do estímulo luminoso. Entretanto, a luz, por si só, não constitui uma informação morfogenética, e o mesmo pode ser dito em relação aos receptores de luz na planta. A resposta morfogenética resulta dos efeitos da luz captada pelos fotorreceptores quando em células sensíveis ou competentes para seguir uma nova via de desenvolvimento.

Essas respostas morfogenéticas nas plantas estão associadas à detecção de cinco regiões do espectro visível, por no mínimo três classes de fotorreceptores:

- Fotorreceptor UV-B, formado por uma ou mais substâncias ainda desconhecidas e que absorve a luz na faixa do ultravioleta-B (entre 280 e 320 nm)
- Criptocromo, cuja denominação advém de sua importância nas respostas morfogenéticas das criptógamas; constitui-se por um conjunto de pigmentos ainda não completamente caracterizados, os quais absorvem a luz na faixa do azul e do ultravioleta-A (entre 320 e 400 nm, ultravioleta longo)
- Fitocromo, um conjunto de pigmentos cuja absorção se dá principalmente no comprimento de onda vermelho (660 nm) e vermelho-extremo (730 nm).

Os fotorreceptores controlam vários processos morfogenéticos nas plantas, desde a germinação e o desenvolvimento da plântula até a formação de novas flores e sementes. Neste capítulo, será enfatizado o fitocromo, o fotorreceptor mais bem conhecido nas plantas vasculares.

Entre as décadas de 1930 e 1940, Lewis Flint e Edward McAlister observaram a promoção da germinação de sementes de alface sob luz com comprimento de onda vermelho, enquanto a inibição desse processo se dava na presença de

vermelho-extremo. Em 1952, Harry Borthwick *et al.* verificaram a reversão dos efeitos da luz com comprimento de onda vermelho após aplicação de vermelho-extremo, e vice-versa. Essa reversão foi observada várias vezes, resultando na inibição ou na promoção da germinação, dependente do último comprimento de onda oferecido às sementes (Tabela 18.1).

A participação do fitocromo na floração foi sugerida por Borthwick *et al.*, entre os anos de 1945 e 1948. Realizando experimentos de interrupção do período de escuro com luz monocromática, em vez de luz branca, esses autores observaram que, sob luz com comprimento de onda vermelho, ocorria a inibição da floração na PDC *Xanthium strumarium*, enquanto a promoção desse processo era verificada na PDL *Hordeum vulgare*.

Semelhantemente à germinação, reproduziu-se, na indução da floração e em outros processos morfogênicos, a reversão dos efeitos dos dois tipos de luz (vermelho, vermelho-extremo), e o último fornecido à planta determinava a ocorrência ou não da floração (ver Figura 18.1). Na década de 1950, Harry Borthwick e Sterling Hendricks elaboraram a hipótese da existência de um pigmento fotorreversível, cuja absorção se dava nos comprimentos de onda do vermelho e do vermelho-extremo, hoje conhecido como fitocromo.

São encontradas duas formas de fitocromo: fitocromo vermelho (Fv) e fitocromo vermelho-extremo (Fve; Figura 18.3). O Fv é a forma fisiologicamente inativa, representando a única produzida no escuro. Na presença de luz, principalmente sob comprimento de onda vermelho, o Fv é convertido em Fve, sendo a última a forma fisiologicamente ativa. Essa fotoconversão $Fv \leftrightarrow Fve$ é reversível e tem a mesma cinética em ambas as direções. O Fve formado a partir do estímulo luminoso é o tradutor do sinal de luz para a célula sensível ou competente em responder a esse estímulo. A luz ou o Fve não têm influência sobre o desenvolvimento dessa competência.

Ambas as formas, Fv e Fve, absorvem a luz no comprimento de onda do violeta e do azul, porém os resultados são fisiologicamente menos efetivos quando comparados ao vermelho e ao vermelho-extremo. A luz verde, por sua vez, é pouco absorvida pelo fitocromo, sendo utilizada para visualização no acompanhamento dos experimentos com esses fotorreceptores.

Quimicamente, o fitocromo é uma cromoproteína formada por dois polipeptídios de 120 kDa idênticos, e dois cromóforos ligados ao resíduo de cisteína de cada polipeptídio por meio de um átomo de enxofre. O cromóforo corresponde ao sítio de absorção da luz no fitocromo, sendo um composto

Tabela 18.1 Efeitos da luz com comprimento de onda vermelho (V) e vermelho-extremo (VE) sobre a germinação de sementes de alfaca.

Tratamento de luz	Germinação (%)
Escuro	8,8
V	98
V:VE	54
V:VE:V	100
V:VE:V:VE	43
V:VE:V:VE:V	99

Fonte: Borthwick *et al.* (1952).

tetrapirrólico de cadeia aberta, semelhante ao pigmento fotossintético ficobilina das algas vermelhas e cianobactérias. Quando sob luz com comprimento de onda vermelho, a forma Fv é convertida em Fve, havendo uma isomerização *cis-trans* na estrutura do cromóforo e resultando em alterações na porção proteica do fitocromo (Figura 18.3). Essa mudança estrutural é a responsável pela atividade fisiológica do Fve e pela inatividade do Fv.

Nas PDC, um teor elevado de Fve no início do período noturno é vantajoso para a floração e, em alguns casos, representa uma precondição para a indução floral. Contudo, na maioria das PDL, a floração se dá quando o teor de Fve é elevado na metade do período noturno (Figura 18.4). Apesar de esse comportamento rítmico também ser favorável nas PDL, as respostas dessas plantas são aparentemente mais complexas e podem estar associadas também aos criptocromos.

Em meados da década de 1980, alguns estudos evidenciaram a localização do fitocromo no núcleo e, principalmente, no citoplasma. Esses fotorreceptores foram classificados em dois grandes grupos: os fitocromos do tipo I, encontrados predominantemente nas raízes e plântulas estioladas; e os fitocromos do tipo II, presentes nas sementes e nas plantas crescidas sob luz. A maior proporção do fitocromo do tipo I em plantas estioladas está possivelmente associada à sua maior capacidade de detectar baixos estímulos de luz, além de sua degradação na presença de luz.

Os dois tipos de fitocromo apresentam propriedades espectrais distintas. Por exemplo, em aveia, a forma Fv do tipo I tem uma absorção máxima em 666 nm, enquanto, para a forma Fv do tipo II, esse valor se dá em 654 nm. As proteínas e os genes codificadores de ambos os tipos de fitocromo também se diferenciam. Contudo, as diferenças restringem-se apenas à porção proteica, não tendo sido evidenciadas diferenças no grupo cromóforo dos dois tipos de fitocromo.

Uma vez que a luz é absorvida pelos fotorreceptores, há a interpretação morfogênica do estímulo luminoso pela planta. Conforme apresentado na Figura 18.5, o fitocromo é o fator-chave na cadeia de reação e atua em cooperação com os demais fotorreceptores. Considerando suas propriedades físicas, o fitocromo seria insuficiente para avaliar e absorver com eficácia todo o espectro visível da radiação solar. A luz absorvida pelos outros fotorreceptores, o criptocromo e o fotorreceptor de UV-B, pode determinar a sensibilidade das plantas ao Fve, compreendendo uma estratégia simples na qual um único ativador (Fve) seria suficiente para controlar a expressão gênica e capaz de fornecer uma informação completa do espectro solar, determinando a amplitude da fotomorfogênese.

Atualmente, são conhecidos dois mecanismos pelos quais os fotorreceptores podem desencadear os processos morfogênicos nas plantas. O primeiro mecanismo é o rápido efeito sobre a permeabilidade de membranas, enquanto o segundo, mais lento, modifica a fosforilação de certas proteínas e a entrada e saída de Ca^{2+} , interferindo na cascata de transdução dos sinais celulares e, conseqüentemente, alterando a expressão gênica.

Os fotorreceptores desencadeiam uma cascata de sinais que interagem com o ritmo circadiano, permitindo, de uma forma ainda não conhecida, a mensuração do comprimento do dia (ver

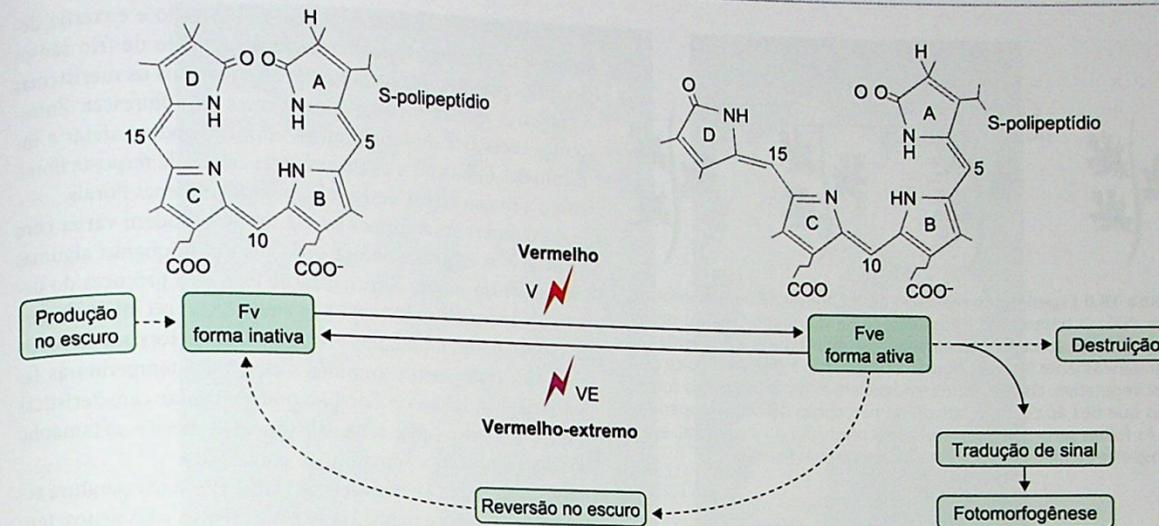


Figura 18.3 Representação esquemática da fotorreversão entre as duas formas do fitocromo, Fv e Fve, provocada pela presença de luz com comprimento de onda vermelho (V) ou vermelho-extremo (VE). As linhas pontilhadas salientam a produção, a destruição e a reversão no escuro que ocorrem, principalmente, com os fitocromos do tipo I. As estruturas químicas representam as formas estruturais do grupo cromóforo do fitocromo quando este se encontra na forma Fv (esquerda) ou na forma Fve (direita).

Capítulo 17). Possivelmente, todas as respostas fotoperiódicas nas plantas utilizam os mesmos fotorreceptores, diferenciando-se, posteriormente, por vias específicas de transdução de sinais.

Além dos fotorreceptores mencionados, nas crucíferas – um grupo de plantas no qual se inserem as diversas variedades e mutantes de *Arabidopsis* bastante utilizados em estudos moleculares, como será visto adiante neste capítulo –, foram identificados outros pigmentos que absorvem, na faixa azul do espectro, entre 455 e 500 nm. Entretanto, seus efeitos são difíceis de explicar e ainda não são totalmente conhecidos, pois o fitocromo também apresenta pequena absorção nesse comprimento de onda.

É fato bem estabelecido, na literatura, que a percepção do comprimento dos dias se dá predominantemente nas folhas, e, em alguns casos, como nas PDC *Chenopodium rubrum* e *Pharbitis nil*, já nos próprios cotilédones. Em resposta ao

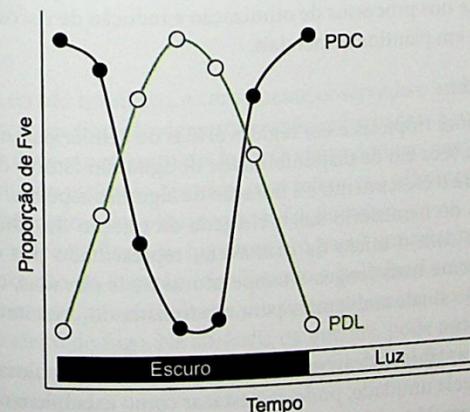


Figura 18.4 Variações na proporção de fitocromo Fve em plantas de dias longos (PDL) e plantas de dias curtos (PDC). Uma maior proporção de Fve no início do período de escuro promove a floração nas PDC.

estímulo fotoperiódico, as folhas sofrem mudanças metabólicas, resultando na produção independente de uma ou mais substâncias químicas transmissíveis, coletivamente denominadas sinal floral. Este seria então transmitido ao meristema caulinar que, quando receptivo (competente), inicia a transição floral (Figura 18.6). Entretanto, curiosamente, em plantas neutras – portanto, não sensíveis ao fotoperíodo –, as folhas também são fundamentais para a floração, pois, quando desfolhadas, não conseguem produzir flores.

O fato de a percepção fotoperiódica ocorrer nas folhas enquanto a floração se dá no meristema caulinar sugere a necessidade de transmissão de um sinal floral químico entre esses dois órgãos distantes na planta, possivelmente transportado pelo floema.

A idade e o desenvolvimento da planta interferem na sensibilidade ao comprimento do dia. Assim, há um número mínimo de folhas para que algumas plantas herbáceas respondam ao estímulo fotoperiódico. As respostas fotoperiódicas também podem ser profundamente modificadas por outros fatores ambientais, como a temperatura e a irradiância, a última envolvendo alterações na capacidade fotossintética.

A floração induzida fotoperiódicamente parece estar associada à modificação nos teores de citocininas, giberelinas ou nas concentrações de açúcares. Entretanto, em geral,

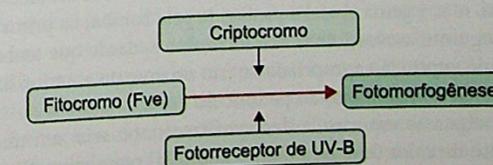


Figura 18.5 Esquema da ação cooperativa dos fotorreceptores. A luz absorvida pelo criptocromo e pelo fotorreceptor de UV-B atua na sensibilidade da célula ao efeito promovido pelo fitocromo na forma Fve.

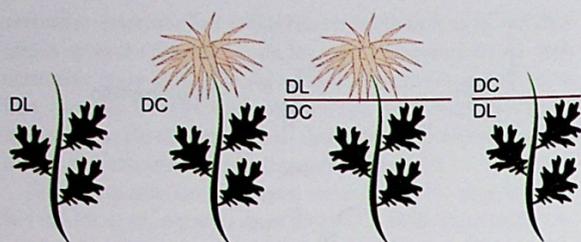


Figura 18.6 Experimento realizado com *Chrysanthemum morifolium*, uma PDC. O tratamento fotoperiódico de dia longo (DL) ou de dia curto (DC) foi aplicado isoladamente (as duas figuras à esquerda) ou simultaneamente (as duas figuras à direita) nas folhas e no ápice caulinar vegetativo. Os resultados evidenciam a importância das folhas, mais que dos ápices vegetativos, na percepção do sinal fotoperiódico. As folhas seriam responsáveis pela produção do sinal floral, e seu transporte ao meristema caulinar ocorreria pelo floema.

aplicações hormonais ou de carboidratos não substituem totalmente o tratamento fotoperiódico na indução floral. Em algumas espécies, como a PDC *Kalanchoe blossfeldiana*, a floração ocorre sob períodos bem curtos de luz, da ordem de alguns segundos, não envolvendo, portanto, a fotossíntese.

Essas evidências indicam a existência de uma ou mais substâncias móveis, entre as partes da planta, capazes de induzir a floração. O conhecimento da influência da luz e do controle fotoperiódico da floração tem possibilitado grandes avanços na comercialização de algumas espécies ornamentais, como *Chrysanthemum* (PDC) e *Euphorbia pulcherrima* (bico-de-pagaio, PDC).

Temperatura

Nas plantas, a temperatura do ambiente também é um fator determinante de algumas respostas sazonais. No início do século 20, J. Gustav Gassner observou a necessidade de temperatura abaixo de determinado valor para a formação de flores em certas espécies de regiões temperadas. Nestas, a floração ocorre na primavera ou no início do verão, após exposição da planta, durante certo número de dias, às baixas temperaturas do inverno (1 a 7°C, acima, portanto, do ponto de congelamento). Esse processo é denominado vernalização e, muitas vezes, está associado à necessidade posterior de dias longos, como verificado em algumas bulbosas como a tulipa, no centeio (*Secale cereale*) e em diversas cultivares de plantas bianuais, como beterraba, repolho, couve e aipo. As bianuais são plantas em roseta que necessitam completar dois períodos de crescimento antes da floração. Nessas plantas, a germinação ocorre na primavera, seguindo-se o período de crescimento da parte aérea durante o verão; no outono, as folhas senescem e caem, mas a gema apical é protegida pela bainha; na primavera seguinte, novas folhas são formadas e, desde que tenha ocorrido exposição apropriada ao frio no inverno anterior, há um rápido alongamento do pedúnculo floral.

Em algumas espécies, a desvernalização, ou seja, um tratamento de calor (em geral entre 30 e 40°C por alguns dias), pode eliminar, parcial ou totalmente, o efeito promotor de temperaturas baixas sobre a floração. Para ser eficaz, esse tratamento deve ser dado logo após o período de frio.

Experimentos com resfriamento localizado e enxertia demonstraram que os receptores do tratamento de frio são os tecidos com atividade mitótica, entre os quais os meristemas caulinares que se tornam competentes para florescer. Entretanto, variações de temperatura também podem afetar a indução das folhas ou modificar outras etapas da resposta floral, como a iniciação e o desenvolvimento das gemas florais.

As temperaturas ótimas para a floração podem variar com a idade e o estado fisiológico da planta. Enquanto algumas espécies respondem à vernalização em fases precoces do desenvolvimento, ainda na fase de embrião ou no início da germinação, como em alguns cereais, outras se tornam sensíveis após um crescimento mínimo. Entretanto, temperaturas favoráveis à indução de floração podem causar características menos atrativas, como uma redução no número e no tamanho das flores.

Postula-se que as respostas às variações de temperatura seriam parcialmente reguladas por hormônios endógenos, tendo inclusive sido sugerida pelo alemão Georg Melchers, em 1937, a existência de uma substância específica, a vernalina; esta, todavia, até hoje não foi identificada. Na cenoura, a aplicação de giberelina mimetiza o efeito da vernalização, enquanto em plantas orquídeas como *Phalaenopsis* e *Dendrobium*, aumentos nos teores endógenos de citocininas (ver Capítulo 10) e açúcares foram associados à diminuição da temperatura. Aumentos substanciais de citocininas em plantas de outras famílias, quando mantidas em temperaturas baixas, têm sido observados.

Do ponto de vista comercial, é bastante conhecida a indução floral por meio de choques térmicos de baixas temperaturas em orquídeas como *Phalaenopsis*, *Cymbidium* e *Dendrobium* (Figura 18.7) e também em algumas variedades de *Chrysanthemum*, quando satisfeitas suas necessidades de dia curto.

Em milho, por exemplo, observa-se de maneira incisiva o efeito da temperatura do ar no ciclo e nas fases fenológicas das plantas. A temperatura do ar é percebida e acumulada na planta como uma soma térmica, expressando a quantidade de energia necessária para atingir certo estágio de maturidade. O conhecimento das exigências térmicas em algumas culturas contribui para a previsão da duração do ciclo da planta em função dos fatores ambientais, tornando-se um parâmetro relevante nos processos de otimização e redução de riscos climáticos em plantios comerciais.

Umidade

Nas regiões tropicais e em regiões áridas ou semiáridas, o período de seca e o de disponibilidade de água são fatores decisivos para o crescimento e a floração de algumas espécies. Nos trópicos do hemisfério sul, a chegada da estação das chuvas coincide com o início da primavera, representado por dias ligeiramente mais longos e temperaturas mais elevadas, configurando sinais ambientais para a retomada do crescimento das plantas.

Entre as plantas de interesse comercial que têm sua floração afetada pela umidade, pode-se destacar como exemplo o citro e o café. No caso das plantas cítricas cultivadas em regiões tropicais, o déficit hídrico pode substituir o efeito de temperaturas baixas na promoção da floração. Já as plantas de café



Figura 18.7 Floração de *Dendrobium Stardust* (A) e *Dendrobium Second Love* (B), após tratamento de frio (10°C no período de escuro e 25°C no período luminoso). A quantificação dos hormônios endógenos evidenciou níveis elevados de citocininas durante a indução floral. Imagens cedidas por Kátia O. Campos (IB-USP, 2000).

devem ser submetidas a certo estresse hídrico para quebrar a dormência das gemas florais já formadas, as quais se desenvolverão apenas após o fornecimento de água, por irrigação ou chuva. Esses déficits hídricos internos podem variar de -0,8 MPa a -2,65 MPa em cafeeiros no Havai, mas, para o Brasil, foi registrado um limiar de potencial de água nas folhas de -1,2 MPa para a ocorrência da floração em resposta à irrigação. A sincronização da floração em cafeeiros pela imposição de um déficit hídrico, seguido de irrigação, além de sincronizar a produção, reflete-se na qualidade da bebida.

Em algumas espécies, o fato de a remoção das raízes promover a floração sugere que, além dos estresses hídrico e nutricional, esses órgãos poderiam ser responsáveis pela produção de um ou mais inibidores florais. Porém, as raízes também podem produzir promotores florais, como citocininas e giberelinas.

Fogo

No cerrado brasileiro, é comumente observado o estímulo ou indução da floração de muitas espécies herbáceas e subarbus-tivas após a passagem do fogo. O efeito do fogo nem sempre resulta do estímulo térmico, mas refere-se à eliminação total da parte aérea das plantas que as faz florescer.

A resposta floral ao fogo tem um papel importante na sincronização da floração, viabilizando a polinização cruzada. É o chamado pioperiodismo, ou a sincronização do processo pelo efeito do fogo. Na ausência da queima, pode não ocorrer o florescimento ou este se dá de maneira esporádica e em baixa intensidade.

Lantana montevidensis e *Calea cuneifolia* são exemplos de espécies de cerrado que florescem após a queimada (Figura 18.8). Plantas de sapé (*Imperata brasiliensis*) florescem apenas

após sofrerem queima de seus órgãos aéreos, em um processo ainda não completamente elucidado.

Fatores endógenos

Acredita-se que a passagem para a fase reprodutiva viria acompanhada por modificações profundas nas relações fonte-dreno das plantas, representadas pela canalização de assimilados para os meristemas. Esses eventos ocorreriam anteriormente à morfogênese e dependeriam ainda da habilidade dos tecidos meristemáticos de importar assimilados essenciais às divisões celulares e à manutenção da atividade metabólica.

Sacarose, citocininas e nutrientes têm sido considerados componentes importantes do estímulo floral ou sinalizadores da floração, e sua presença em concentrações ótimas seria necessária à atividade gênica específica junto ao meristema vegetativo.

Nutrição

Os mecanismos de controle da floração por meio da nutrição mineral são bastante variáveis entre as espécies ou gêneros e ainda pouco compreendidos, podendo intermediar alterações nos teores endógenos dos hormônios vegetais ou dos fotoassimilados. A partição de carboidratos e nitrogênio nos órgãos de uma planta é intensamente controlada e integrada durante o seu crescimento e desenvolvimento, podendo ser modificada em determinados momentos, como o da floração, associada a um estado metabólico e energético capaz de manter a formação e o desenvolvimento de flores, frutos e sementes.

Para algumas espécies, a duração do período juvenil é mais longa sob condições promotoras de crescimento vigoroso. A floração na mangueira, por exemplo, está associada à diminuição do crescimento vegetativo, induzida pelo frio em condições



Figura 18.8 Efeito do fogo na floração. **A.** Aspecto de uma queimada no cerrado. **B.** Planta de *Calea cuneifolia* florescendo após a passagem do fogo. **C.** Floração pós-fogo em *Lantana montevidensis*. Imagens cedidas por Leopoldo Coutinho.

de clima subtropical, pelo estresse hídrico em clima tropical e pela aplicação de paclobutrazol, um inibidor da síntese de giberelinas, nos cultivos comerciais no semiárido brasileiro.

A hipótese de que os processos de desenvolvimento vegetativo e reprodutivo poderiam ser antagonísticos em virtude da competição pela partição de assimilados é bastante antiga, com base nas observações de redução na taxa de crescimento em algumas plantas induzidas à floração.

Tanto a deficiência quanto o excesso de nutrientes minerais fornecidos em certos períodos críticos do desenvolvimento

podem refletir em limitações na capacidade dos drenos. Para algumas espécies, a transição floral, assim como as demais etapas do desenvolvimento reprodutivo, é favorecida por um balanço carbono/nitrogênio (C/N) quantitativamente favorável ao primeiro, implicando, portanto, uma diminuição da adubação nitrogenada. Em algumas plantas, a utilização de nitrato foi associada à inibição da floração, porém, para outras espécies, observou-se o favorecimento desse processo. Na produção de sementes híbridas de sorgo, a sincronização da floração entre os parentais macho e fêmea pode ser controlada por meio da aplicação de adubação nitrogenada, uma vez que esta resulta em uma aceleração do crescimento vegetativo e da emissão da panícula, com a antecipação do florescimento.

De modo geral, a adubação rica em fósforo favorece a floração. A limitação desse nutriente pode interferir na formação dos órgãos reprodutivos, ocasionando um atraso na iniciação floral, um decréscimo no número de flores e, particularmente, uma restrição na formação de sementes.

Plantas de mostarda (*Sinapis alba*) induzidas à floração apresentaram teores elevados de cálcio no xilema e nas gemas florais. Atribui-se ao Ca^{2+} uma função de segundo mensageiro na regulação de numerosos processos celulares importantes, como a mitose, e na transdução de sinais entre o ambiente e as plantas, muitos deles intermediados pelo fitocromo. Na floração de *Sinapis alba*, esse cátion estaria associado à divisão celular induzida por citocinina, ou atuaria como substância sinalizadora do transporte da sacarose entre o caule e a raiz.

Açúcares

A participação dos carboidratos no controle da floração tem sido sugerida há várias décadas, porém sua exata contribuição nesse processo ainda não está bem estabelecida. Enquanto, para muitos pesquisadores, os açúcares atuam apenas como fonte energética durante a iniciação floral, outros sugerem um papel regulador no metabolismo celular, possivelmente em nível de expressão gênica ou como molécula mensageira. Essas substâncias estariam envolvidas em mecanismos específicos de sinalização entre células, porém ainda são pouco conhecidos os processos de percepção e de transdução desses sinais.

Teores elevados de açúcares estariam envolvidos na transição do meristema vegetativo para o reprodutivo, desempenhando, portanto, um papel estratégico nesse processo. Resultados consistentes na literatura sugerem que concentrações ótimas de açúcares devem ser fornecidas ao meristema em intervalos de tempo bastante definidos, anteriores aos eventos bioquímicos e celulares que ocorrem durante a diferenciação do meristema floral.

Alguns trabalhos têm apontado a sacarose como um dos componentes essenciais do sinal floral. Aumentos pronunciados nos teores desse açúcar foram observados nos meristemas apicais de plantas de *Sinapis alba*, *Lolium temulentum*, *Xanthium* e *Arabidopsis thaliana* induzidas à floração, previamente à atividade mitótica, sugerindo um papel sinalizador da sacarose. Durante a indução floral em plantas de *Sinapis*, esse açúcar também seria ativo no sistema radicular, desempenhando

um papel tão crítico quanto sua ação no caule, promovendo o fluxo de citocininas ou de outras substâncias da raiz para o caule. Além do floema, nesse caso, o xilema seria essencial para a indução floral, estimulando a exportação e o acúmulo desses hormônios no meristema.

A sacarose transportada ao meristema durante a transição floral poderia resultar da mobilização de carboidratos de reserva. Entretanto, poucos estudos têm sido realizados sobre a interação entre a floração e o metabolismo do amido.

Contudo, a elevação nos teores de açúcares no meristema caulinar por si só não é suficiente para a indução floral, indicando a participação de outros compostos, de maneira integrada e aditiva durante esse processo.

Hormônios vegetais

Tem-se sugerido o envolvimento dos hormônios vegetais, tanto quantitativa quanto qualitativamente, na indução floral, atuando possivelmente via regulação da expressão gênica.

Citocininas

A promoção da floração após tratamentos com citocininas foi observada em várias plantas. A benziladenina (6-BA), uma citocinina, tem sido aplicada no cultivo de plantas orquídeas, como *Aranda*, *Dendrobium*, *Aranthera* e *Oncidium*, visando ao controle e à sincronização da floração em produções comerciais. Entretanto, as citocininas devem ser empregadas em concentrações ótimas, pois teores elevados exercem efeitos inibitórios sobre a floração em algumas espécies. A concentração ótima varia conforme a fase de desenvolvimento, a sensibilidade dos tecidos vegetais e a presença de outros hormônios endógenos e exógenos, sugerindo uma interação com outras vias de sinalização.

Diversos estudos apontam para o envolvimento das citocininas livres e conjugadas como sinalizadoras da floração junto às células meristemáticas (ver Capítulo 10). Modificações nos teores desses hormônios na planta, pelo aumento na biossíntese ou na taxa de exportação, alterariam seus conteúdos no meristema caulinar. Portanto, o fluxo entre raiz e caule, com a transferência de sinais entre esses órgãos, e a síntese *de novo* desses hormônios na planta desempenham papéis importantes na floração.

Uma elevação nos teores endógenos de citocininas foi observada nos meristemas induzidos de *Chenopodium rubrum* e *Chenopodium murale*, assim como nas concentrações de zeatina (Z) nas raízes e de isopenteniladenina (iP) nas folhas e no ápice caulinar de plantas de *Sinapis alba* durante a indução fotoperiódica. Entretanto, o oposto foi verificado em plantas de tabaco, ou seja, uma diminuição nos teores de citocininas nos meristemas caulinares durante a transição floral, enquanto um aumento progressivo desses hormônios foi detectado durante a formação dos órgãos reprodutivos, caracterizados por uma intensa atividade mitótica e meiótica.

Apesar de serem necessárias as alterações no conteúdo endógeno de citocininas para a estimulação de divisões celulares e controle do ciclo celular durante a organogênese, esses hormônios não seriam suficientes para causar a indução floral, havendo ainda dúvidas sobre sua ação como reguladores

positivos da transição do meristema vegetativo para o floral, ou seja, da evocação floral *sensu stricto*.

Auxinas

Estágios particulares da floração também poderiam ser mediados pelos teores endógenos de auxinas. Porém, tanto seus efeitos promotores quanto inibitórios sobre a indução floral têm sido amplamente relatados na literatura. Enquanto a iniciação das gemas florais em várias espécies vem sendo associada a uma diminuição nos teores de ácido indolacético (AIA) livre e a um aumento na concentração das formas conjugadas, durante a diferenciação floral observou-se o oposto, ou seja, a hidrólise do hormônio conjugado, liberando AIA livre.

Contudo, o balanço entre auxinas e citocininas, e não somente seus teores absolutos, tem se mostrado de importância fundamental em diversos processos fisiológicos, atuando sobre o crescimento e a diferenciação celular. Nesse sentido, a relação entre esses dois hormônios poderia também estar associada à floração.

Giberelinas

As giberelinas representam a classe hormonal cujos efeitos promotores sobre a floração foram mais bem estudados, principalmente nas plantas em roseta (entrenos curtos) e nas plantas induzidas à floração por baixas temperaturas ou fotoperíodos longos. Para as últimas, o comprimento dos dias induziria um aumento nos teores endógenos de giberelinas ou uma maior sensibilidade a esses hormônios, atuando em sinergia com outros sinais florais na promoção da floração. Entretanto, a ação das giberelinas poderia estar mais diretamente associada à promoção do alongamento do caule, importante para a floração de algumas plantas em roseta, e não necessariamente à indução desse evento.

Apesar de as giberelinas não promoverem a floração na maioria das plantas de dia curto, teores mais elevados de ácido giberélico (AG) também foram observados durante a transição floral de plantas de *Pharbitis nil* cultivadas sob dias curtos, indutores da floração nessa espécie, sugerindo a participação adicional desses hormônios nos processos controlados pelo fitocromo.

No entanto, a importância das giberelinas no sistema de sinalização e controle da iniciação floral ainda é difícil de ser estabelecida, já que sua eficiência depende da espécie, da época de aplicação e do tipo de giberelina (ver Capítulo 11).

As giberelinas têm sido extensivamente aplicadas na viticultura, uma vez que promovem o abortamento de algumas flores no início do desenvolvimento da inflorescência, dispensando a operação de desbaste, necessária para a obtenção de cachos mais soltos, demandados pelo mercado.

Ácido abscísico

A floração de algumas plantas também foi verificada sob condições estressantes ou inibitórias do crescimento induzidas, por exemplo, pela aplicação de ácido abscísico (ABA). Um aumento na concentração desse hormônio foi observado em gemas de macieiras induzidas à floração, tendo sido relacionado com teores mais elevados de açúcares no vacúolo e,

portanto, com uma maior força-dreno. Todavia, os resultados relatados na literatura não são suficientemente claros para associar esse hormônio à floração.

Etileno

Não obstante o etileno seja bem conhecido e aplicado comercialmente, o fato de induzir uma rápida formação de flores em bromélias, como no abacaxizeiro (*Ananas comosus*) e em outras espécies ornamentais, o etileno exerce um efeito inibitório sobre a floração da maioria das outras plantas.

O efeito negativo do etileno na expansão das pétalas (e, portanto, na antese) tem sido observado em várias espécies. Grande parte dos estudos referentes aos efeitos desse hormônio sobre a floração está associada à senescência das flores e direcionada para a utilização de substâncias bloqueadoras da biossíntese ou ação desse gás, como o nitrato e o tiosulfato de prata e o permanganato de potássio.

Hipóteses sobre a natureza do sinal floral

A identificação dos sinais florais representa uma das grandes questões da botânica, tendo as pesquisas se pautado, em geral, na comparação de componentes endógenos de plantas induzidas e não induzidas à floração. Amostras do conteúdo do xilema das raízes e dos solutos do floema extraídos de folhas maduras e do ápice caulinar têm sido frequentemente utilizadas nesses estudos.

O estímulo floral seria aparentemente transportado via floema, sendo as taxas de transporte de solutos em relação às respostas florais consistentes com a existência de uma mensagem transmissível de natureza química, e não simplesmente um fenômeno físico, baseado em alterações no potencial elétrico de membranas.

Em termos fisiológicos, foram propostos alguns modelos objetivando explicar a transição floral, dos quais se destacam três: o do florígeno e as hipóteses nutricional e multifatorial.

A ideia de que a floração estaria sob o controle de substâncias produzidas nas folhas foi inicialmente proposta por Julius von Sachs em 1865, como resultado de seus trabalhos com *Tropaeolum majus* e *Ipomoea purpurea*.

Porém, o termo *florígeno* representando uma substância específica com função regulatória indutora da floração, tal como um hormônio vegetal universal "formador de flores", foi elaborado por Mikhail Chailakhyan em 1936, com experimentos de enxertia entre espécies de Crassulaceae. Segundo o autor, a floração de plantas fotoperiodicamente distintas (PDC, PDL, PDN etc.), não induzidas e enxertadas com ramos reprodutivos de espécies ou gêneros próximos, sugeria a transmissão de substâncias ou sinais florais por meio do floema, após a conexão dos tecidos vegetais. Portanto, esse produto final da indução fotoperiódica seria fisiologicamente equivalente nessas plantas.

Os estudos de enxertia demonstraram que, quando a folha de uma planta que está florescendo é enxertada em uma planta não induzida, é capaz de induzi-la a florescer. Esse processo é denominado indução secundária. Se a folha de uma planta em flor de *Xanthium strumarium* (induzida por DC) for enxertada em uma planta que está em DL, portanto em estado vegetativo, esta última também florescerá. Uma nova folha dessa planta, agora em flor, enxertada em outra planta em DL promoverá também a floração desta última, e assim sucessivamente, conforme ilustrado na Figura 18.9.

Alguns trabalhos evidenciaram que, dependendo do tratamento fotoperiódico e do tipo de resposta da planta, as folhas podem produzir tanto promotores quanto inibidores de floração. Assim, *Hyoscyamus niger* e *Nicotiana sylvestris*, ambas PDL, podem florescer sob DC quando da retirada de suas folhas. Quando partes dessas plantas foram enxertadas em PDN e mantidas em dias curtos, as plantas neutras não conseguiram florescer. Portanto, essas PDL podem ter produzido alguma substância inibidora de floração que também foi transmitida para as PDN. Chailakhyan chamou

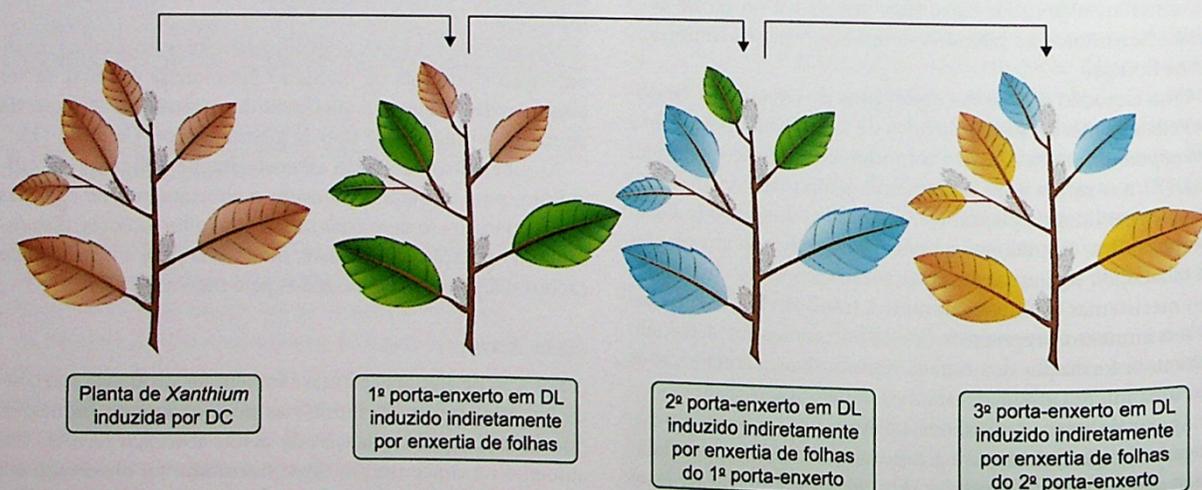


Figura 18.9 Experimentos de enxertia com *Xanthium strumarium* demonstrando a transmissão do sinal de floração, por indução indireta. Nessa espécie, as folhas de plantas induzidas em DC conseguem promover a floração em plantas mantidas em DL. Adaptada de Lang (1965).

de antiflorígeno esta substância transmissível, inibitória da floração, que interferiria sobre a síntese, transporte e ação do sinal floral.

Apesar do direcionamento de muitas pesquisas ao isolamento e à identificação do florígeno e do antiflorígeno, até os primeiros anos do século 21 nenhuma molécula química havia sido identificada com a característica de um hormônio floral.

A não identificação do florígeno resultou na elaboração do segundo modelo, centralizado no *status* nutricional da planta, sugerido por Roy Sachs e Hackett, em 1969, e revisada posteriormente, em 1983. Os tratamentos indutores promoveriam alterações na partição de nutrientes entre órgãos-fonte e drenos, responsáveis por uma disponibilidade maior de assimilados no ápice caulinar durante a indução floral. De fato, foi verificado experimentalmente que, após a indução floral, havia um fluxo maior de carboidratos para o meristema apical. No entanto, apenas um balanço favorável de carboidratos é insuficiente para desencadear os processos morfogenéticos de transição de um ápice vegetativo para o reprodutivo. A participação de açúcares e compostos nitrogenados na floração, ou seja, a relação C/N, já havia sido sugerida por Georg Klebs, em 1918, e por Anton Lang, em 1965.

A ideia de que os assimilados não seriam os únicos componentes importantes na transição floral foi proposta por Georges Bernier *et al.*, em 1981, que sugeriram que a floração estaria sob um controle multifatorial. Fatores químicos promotores e inibitórios, entre os quais metabólitos e hormônios conhecidos, e até mesmo o transporte de RNA mensageiros (RNAm) específicos, seriam induzidos por uma ampla gama de estímulos ambientais e atuariam em conjunto nos vários órgãos da planta (Figura 18.10). Independentemente da diversidade dos processos indutores, a floração seria resultante de um balanço entre essas substâncias promotoras e inibitórias, necessárias ao ápice caulinar no tempo e na concentração apropriados, e reguladas por diferentes mecanismos: condições ambientais particulares, alterações na produção e no transporte dos sinais florais e modificações na sensibilidade do meristema. Sendo o sinal floral composto por várias substâncias, o componente limitante da floração poderia variar entre as espécies, assim como ser substituído por outra substância disponível em maior concentração.

Apesar dos intensos estudos sobre a indução floral nos últimos 100 anos, pouco se conhece sobre a cascata de eventos que conecta a percepção do estímulo indutor à transmissão do sinal floral produzido nas diferentes partes da planta até o meristema caulinar. Entretanto, ao mesmo tempo que se limitaram as abordagens fisiológico-bioquímicas, houve um avanço importante nos estudos moleculares da floração, tal como descrito mais adiante neste capítulo. Porém, definir as bases bioquímicas da floração continua a ser um dos grandes desafios da fisiologia vegetal.

Evocação floral

Após a indução floral, os eventos localizados especificamente no meristema caulinar vegetativo que resultam na formação das flores são coletivamente denominados evocação floral.

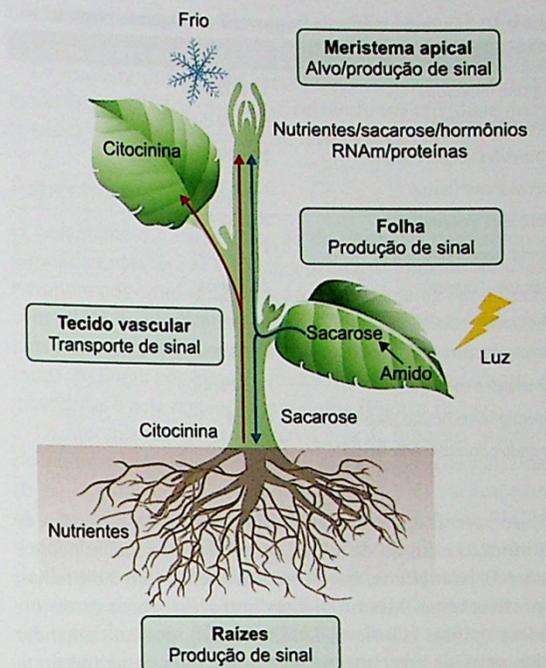


Figura 18.10 Modelo simplificado de alguns possíveis componentes da indução floral, segundo a hipótese multifatorial da floração. Além de estímulos internos intrínsecos à planta, as folhas e os meristemas caulinares são responsáveis pela percepção do estímulo externo (luz e temperatura), promovendo a formação e a exportação via floema dos sinais florais (p. ex., sacarose). Os sinais florais produzidos nas folhas podem ser transportados diretamente para o meristema caulinar ou induzir, nas raízes, a produção e o transporte de outras substâncias (p. ex., citocininas e nutrientes). Quando o conjunto de sinais florais, tanto de folhas quanto de raízes, atinge o meristema caulinar de uma planta em um estágio competente à floração, inicia-se a transição floral.

Portanto, a evocação floral representa o momento em que o meristema se reorganiza para a produção das flores, em vez das folhas. Apesar dos intensos esforços já efetuados, ainda não se conseguiu delinear um modelo no qual fosse possível ser considerada uma descrição completa de todos os eventos moleculares, fisiológicos, anatômicos e morfológicos associados à conversão do meristema vegetativo em reprodutivo. Tal situação torna a compreensão da evocação floral ainda mais complexa que a da indução floral.

Os estágios vegetativo, pré-floral e floral do meristema são reconhecidos como fases de um processo único, contínuo e integrado. A principal distinção entre as fases juvenil e adulta vegetativa consiste na competência do meristema caulinar para florescer, quando fornecido um estímulo indutor apropriado. A capacidade ou competência reprodutiva do meristema caulinar pode estar relacionada com a sua idade ou com o tamanho da planta, representando um ponto importante no controle da taxa de crescimento vegetativo (Tabela 18.2).

Enquanto diversas espécies de bambu e plantas arbóreas como a jabuticabeira necessitam de vários anos para florescer, plantas de *Pharbitis nil* e *Chenopodium rubrum* podem ser induzidas à floração ainda no estágio de cotilédono e com apenas um ciclo fotoinduzido. Em outras espécies, a duração

Tabela 18.2 Duração média da fase juvenil em algumas plantas.

Planta	Duração média da fase juvenil
<i>Glycine max</i> (soja)	11 a 33 dias
<i>Zea mays</i> (milho)	50 a 70 dias
<i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão)	30 a 60 dias
<i>Oryza sativa</i> (arroz)	120 a 150 dias
<i>Rosa</i> spp. (roseira)	20 a 30 dias
<i>Phalaenopsis</i> (orquídea)	1 a 3 anos
<i>Vitis</i> spp. (videira)	2 a 4 anos
<i>Malus</i> spp. (macieira)	4 a 8 anos
<i>Citrus</i> spp. (laranjeira, limoeiro)	5 a 8 anos
<i>Pyrus pyrus</i> (pereira)	7 a 12 anos
<i>Caesalpinia echinata</i> (pau-brasil)	4 anos
<i>Cedrela odorata</i> (cedro-rosa)	10 anos

da fase juvenil aparentemente está associada à formação de um número mínimo de folhas, como no picão *Bidens pilosa* e em *Stevia rebaudiana*, que florescem apenas com 3 e 4 folhas, respectivamente. Mesmo plantas herbáceas, como certas orquídeas epífitas (*Cattleya*, *Laelia*, *Vanda*), podem demandar vários anos de crescimento vegetativo antes de se tornarem competentes à floração.

A produção de mudas enxertadas, especialmente no caso de frutíferas em que o material propagativo das cultivares-copa de interesse comercial – oriundo de plantas adultas e competentes à floração – é unido aos porta-enxertos, representou um avanço importante na redução do tempo necessário para o florescimento e, portanto, para a coleta dos frutos. No caso de espécies cítricas, por exemplo, enquanto plantas enxertadas florescem após 2 ou 3 anos, as plantas de pé-franco não enxertadas florescem apenas aos 7 ou 8 anos de idade.

A evocação floral se dá com a diferenciação morfológica e funcional de todas as células do meristema. O ápice vegetativo como um todo entra em uma nova fase de desenvolvimento, resultando em alterações fisiológicas e histológicas graduais, interdependentes dos eventos que ocorrem nas raízes, nas folhas e no caule. Vários estudos associam a transição floral a

um aumento na taxa respiratória, assim como a modificações na síntese de RNA e proteínas, sugerindo uma alteração na expressão gênica previamente ao estímulo das divisões celulares.

Entretanto, a detecção de processos de reversão floral ainda nos estágios iniciais da evocação floral, com a formação de folhas consecutivamente às flores, indica que os meristemas caulinares não são irreversivelmente determinados para o desenvolvimento reprodutivo. Portanto, a ativação de genes e processos envolvidos na transição floral é necessária tanto para a iniciação quanto para a manutenção do desenvolvimento reprodutivo. A reversão floral está geralmente associada a condições ambientais opostas àquelas indutoras da floração e, apesar de compreender um evento incomum, em algumas plantas como em roseiras, alguns mutantes de *Arabidopsis* e *Impatiens balsamina*, esse processo é bastante observado. Nessas últimas plantas, a produção contínua de um sinal floral nas folhas é crítica para a manutenção do estado floral, sugerindo um controle externo ao meristema caulinar e um comprometimento da planta como um todo com a via floral. Em espécies de plantas menos suscetíveis à reversão floral, postula-se que esses sinais sejam constantes e que, quando ausentes, não impedem a autonomia do meristema.

Impedir a reversão floral é particularmente importante nas plantas anuais, tornando-se fundamental a distinção entre os sinais indutores apropriados daqueles chamados “ruídos ambientais”, como alterações repentinas de temperatura que não refletem em mudanças sazonais reais.

Uma vez que as células do meristema caulinar atingem um ponto sem retorno no programa de desenvolvimento, comprometendo-se em definitivo com a formação das flores, diz-se que estas se encontram determinadas para a floração, seguindo nesse novo processo, mesmo na ausência do estímulo indutor inicial (Figura 18.11).

Assim, a transição do estágio vegetativo para o floral está associada inicialmente à aquisição de competência das células meristemáticas caulinares. Pela ativação de vários genes associados à percepção do estímulo indutor, há a produção e o transporte de sinais originados fora do meristema. A sensibilidade desse meristema aos sinais florais culmina na sua

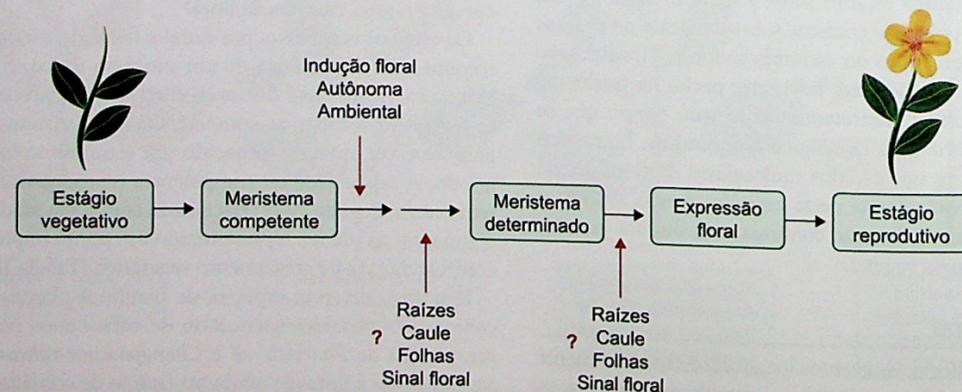


Figura 18.11 Eventos associados à transição do meristema caulinar vegetativo em meristema floral.

determinação para uma nova via de desenvolvimento, com a iniciação e a formação dos órgãos florais.

Desenvolvimento floral

O meristema inicialmente vegetativo, uma vez determinado para a floração, segue esse novo programa de desenvolvimento, mesmo na ausência do estímulo indutor, culminando na expressão floral (início da diferenciação do primórdio floral).

A formação das flores é um processo que compreende a definição da época adequada e do local correto para a iniciação do primórdio floral, além da determinação do meristema e o desenvolvimento dos órgãos florais, segundo um padrão específico.

Em termos morfológicos, o meristema reprodutivo é facilmente distinguível do meristema vegetativo pelo seu tamanho maior. Também se evidenciam duas etapas fisiologicamente distintas: a iniciação e o desenvolvimento floral (Figura 18.12).

A iniciação floral está associada ao aumento da atividade mitótica nos limites da região meristemática das gemas apicais e/ou axilares, atingindo posteriormente a zona central da célula-mãe, que se torna menor, apresentando protoplasma denso. Após esse evento, a atividade mitótica e o crescimento praticamente cessam, desenvolvendo-se um tecido parenquimatoso envolto por células meristemáticas, no qual, em um segundo pico de atividade mitótica, serão formados os órgãos florais – sépalas, pétalas, estames e carpelos –, representando uma complexa interação entre estruturas funcionalmente especializadas e completamente distintas da planta vegetativa.

Em geral, a produção dos órgãos florais se dá em posição e número precisos, formando os verticilos, que são anéis concêntricos ao redor do meristema (Figura 18.13), porém algumas plantas, como as em roseta não seguem esse padrão. Apesar do número quase infinito de variações, a estrutura básica das flores é relativamente simples, constituída,

fundamentalmente, por um ramo com nós e entrenós curtos e uma série de apêndices que são folhas modificadas.

De maneira distinta dos meristemas vegetativos, os meristemas florais são determinados, cessando sua atividade meristemática depois da produção do último órgão floral.

Aspectos moleculares

O isolamento e a caracterização de mutantes com respostas florais distintas têm se tornado a principal fonte de resultados e avanços nos estudos da floração, especialmente em trabalhos com a PDL facultativa *Arabidopsis thaliana*. Nesta planta, foram identificadas até o momento quatro vias promotoras da transição floral: por meio do fotoperíodo, da vernalização, das giberelinas e pela regulação autônoma (Figura 18.14).

Os mecanismos de promoção direta da floração, induzidos pelo fotoperíodo e por giberelina, são antagonísticos à atividade de genes induzidos pelo frio ou regulados pela via autônoma, os quais promovem a floração pela inibição do gene *FLC* (*flowering locus C*), um repressor floral central. Os componentes da via autônoma apresentam um padrão de expressão bastante amplo, sendo seus RNAs detectados em praticamente todos os órgãos da planta. Não há evidências de que sejam regulados por fotoperíodo, temperatura ou mesmo pelos próprios genes autônomos. A identificação dos sinais internos que regulam a via autônoma permanece desconhecida.

Também foram identificados outros genes repressores que podem representar um mecanismo de inibição da floração em plantas com tamanho ou idade não adequados, controlando, portanto, a duração da fase juvenil. Modificações na metilação do DNA parecem estar associadas à expressão dos genes repressores, alterando a competência e/ou a determinação do meristema. Os genes *FLC*, *TFL1* (*terminal flower 1*) e *EMF* (*embryonic flower*) – este último identificado em fenótipos mutantes que florescem imediatamente após a germinação – representam mecanismos de controle negativo da floração.

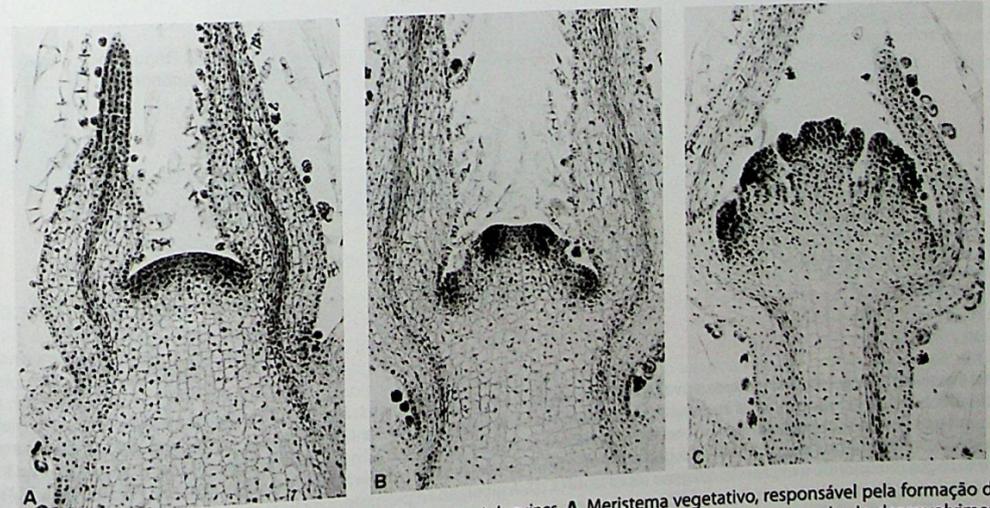


Figura 18.12 Cortes longitudinais da região apical caulinar de *Hyptis brevipes*. A. Meristema vegetativo, responsável pela formação dos primórdios foliares. B. Meristema reprodutivo em início de desenvolvimento. C. Meristema floral em estágio avançado de desenvolvimento, com a diferenciação dos primórdios de flores distribuídos na periferia do ápice. Imagem cedida por Lílian Beatriz Penteado Zaidan (Unicamp, 1987).

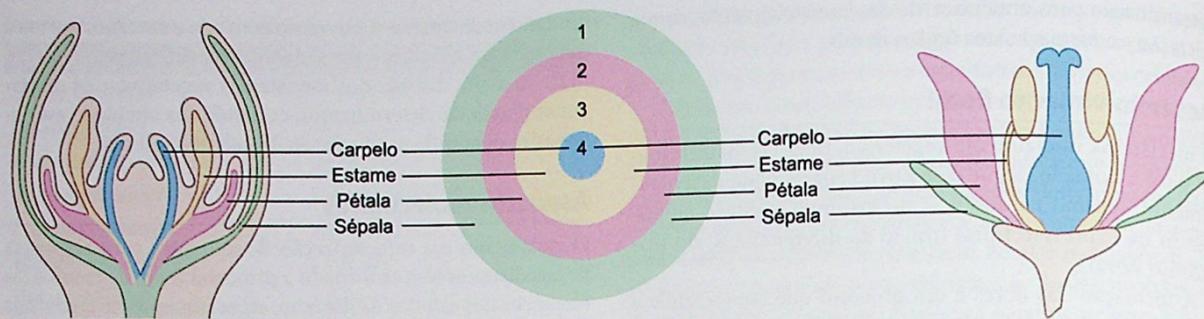


Figura 18.13 Representação esquemática de uma flor de angiosperma. Os órgãos florais são sequencialmente produzidos pelo meristema floral, em verticilos sucessivos, iniciando pelas sépalas e progredindo, respectivamente, para pétalas, estames e carpelos, onde é formado o ovário, com a placenta contendo os óvulos.

De certa forma, os estudos gênicos realizados sustentavam a hipótese multifatorial da floração, uma vez que esta estaria sob controle de vários genes, envolvidos nos diferentes estágios desse processo, aparentemente organizados de maneira hierárquica, coordenada e sequencial. Até recentemente, a possibilidade de envolvimento dos genes florais na produção ou resposta a uma substância específica, tal como um florigeno, havia sido constantemente ignorada.

Entretanto, estudos recentes têm apontado para a importância da transcrição do gene *FT* (*flowering locus T*) nas folhas para a indução da floração. Esse gene é ativado pelo gene *CO* (*constans*), sob dias longos, e também pela repressão do gene *FLC*, sob baixas temperaturas.

O gene *FT* produz uma pequena proteína que atua junto ao fator de transcrição do gene *FD* (*flowering locus D*), este último expresso apenas no meristema caulinar, ativando o gene

AP1 (*apetala 1*), que atua tanto como um gene de identidade floral do meristema quanto como um gene de identidade dos órgãos florais. A atividade do gene *AP1* é considerada um bom marcador da ocorrência da floração.

O fato de o gene *FT* ser expresso nos tecidos vasculares das folhas, em resposta ao fotoperíodo, e sua proteína promover a expressão gênica no meristema sugere a necessidade do transporte, via floema, de um sinal floral. O movimento de diversas proteínas no floema pode indicar um papel importante dessas moléculas na sinalização de diferentes processos nas plantas (ver Capítulo 6).

Com esses resultados, o conceito do florigeno tem sido retomado após 70 anos, sendo o gene *FT* um forte candidato a essa substância. Uma vez produzido o RNAm do gene *FT*, há um *feedback* autorregulado que induz sua síntese contínua, mesmo sob condições não indutoras de fotoperíodo, sugerindo características automantenedoras do florigeno.

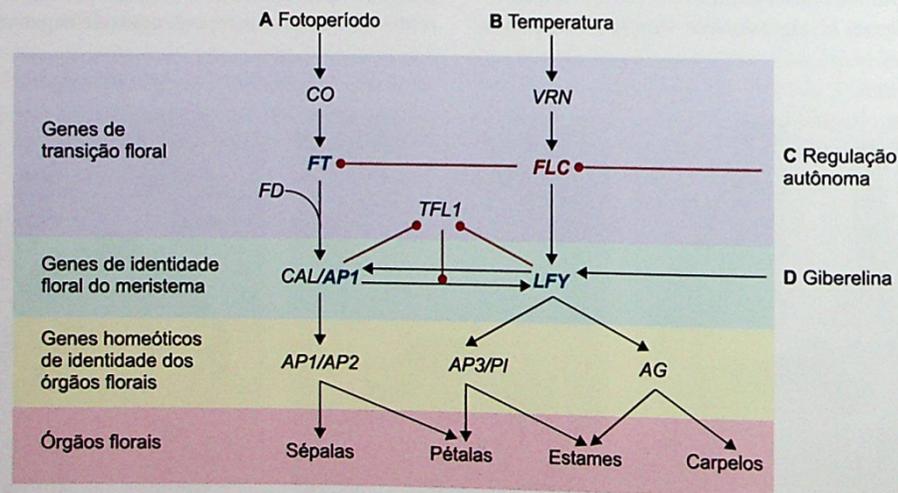


Figura 18.14 Possíveis interações moleculares envolvidas na floração de *Arabidopsis*, cuja transição floral é controlada por quatro vias gênicas até então identificadas. **A.** A indução floral realizada por dias longos é mediada pelo gene *CO*, que induz a expressão do gene *FT*, atualmente considerado um possível produtor do florigeno. A ação conjunta das proteínas dos genes *FT* e *FD* ativa o gene *AP1*. **B.** O tratamento de frio ativa o gene de vernalização *VRN*, inibindo a expressão do gene repressor *FLC*. **C.** Vários genes da via autônoma (*FCA*, *FPA*, *FVE*, *LD FY*, *FLD* e *FLK*) também não substituindo completamente o tratamento fotoperiódico, atuando possivelmente na promoção do gene *LFY*. A expressão dos genes *AP1* e *LFY* confere a identidade floral do meristema e regula a atividade de outros genes homeóticos (*AP3*, *PI* e *AG*), resultando na formação dos órgãos florais. Promoção →, repressão ←.

A hipótese original do florigeno pressupunha que esse sinal floral seria transmissível e universal entre as plantas, independentemente de suas respostas fotoperiódicas (*PDL*, *PDC*, *PDN* etc.). A identificação dos genes *HD3A* e *HD1* no arroz, uma *PDC*, ortólogos aos genes *FT* e *CO* em *Arabidopsis*, uma *PDL*, sugere um mecanismo de ação *COFT* na resposta floral bastante conservado em algumas espécies. Esse sistema de controle também está ativo em plantas arbóreas, além de herbáceas, como tomate e *Brassica napus*. O insucesso na indução floral observado em alguns experimentos de enxertia poderia ser atribuído não à identidade química do florigeno, no caso a proteína produzida pelo gene *FT* e seus ortólogos, mas sim à sua produção insuficiente, a deficiências em seu transporte pelo floema ou a uma rápida degradação nos sítios de recepção dessa molécula.

De maneira geral, a floração envolve a atividade de três grupos de genes: o primeiro deles seria representado pelos genes de transição floral, responsáveis pela mudança de fase do meristema vegetativo em meristema reprodutivo, os quais também ativariam os genes do segundo grupo, responsáveis pela identidade floral do meristema. Esses genes, por sua vez, determinam como floral a via de desenvolvimento a ser seguida, levando à formação do meristema floral. No terceiro grupo, encontram-se os genes homeóticos de identidade dos órgãos florais, associados à formação dessas estruturas.

As alterações observadas apenas na composição dos verticilos florais e, portanto, não envolvidas na iniciação floral estão

associadas a mutações nos genes homeóticos. A maioria desses genes nas plantas pertence à família *MADS box* de fatores transcricionais. Esses fatores transcricionais são proteínas que controlam a expressão de genes de identidade dos órgãos florais, sendo responsáveis pela ativação completa do programa genético da estrutura da flor e determinando, em última análise, a formação dos órgãos florais propriamente ditos.

Com base nos estudos com *Arabidopsis thaliana*, esses genes homeóticos foram distribuídos inicialmente em três classes – A, B e C – com atividades distintas, porém interligadas, associadas à produção de fatores transcricionais. O modelo ABC de genes homeóticos, proposto em 1991 por Elliot Meyerowitz e Enrico Coen, foi revisado e atualizado no início da década de 2000, com a inclusão de duas novas classes de genes: D e E.

O modelo ABCDE procura interpretar o padrão de formação dos órgãos florais. As sépalas seriam determinadas pela atividade do gene A no verticilo 1, enquanto as pétalas necessitariam dos genes A e B ativos no verticilo 2. Os estames resultariam da atividade conjunta dos genes B e C no verticilo 3, enquanto os genes C seriam os responsáveis pela formação dos carpelos no verticilo 4. As atividades dos genes A e C seriam mutuamente repressoras. A função D determina o desenvolvimento dos óvulos, enquanto os genes E são necessários para a definição dos verticilos e o desenvolvimento de todos os órgãos florais (Figura 18.15). O desafio agora reside em compreender como a expressão dos genes homeóticos altera a

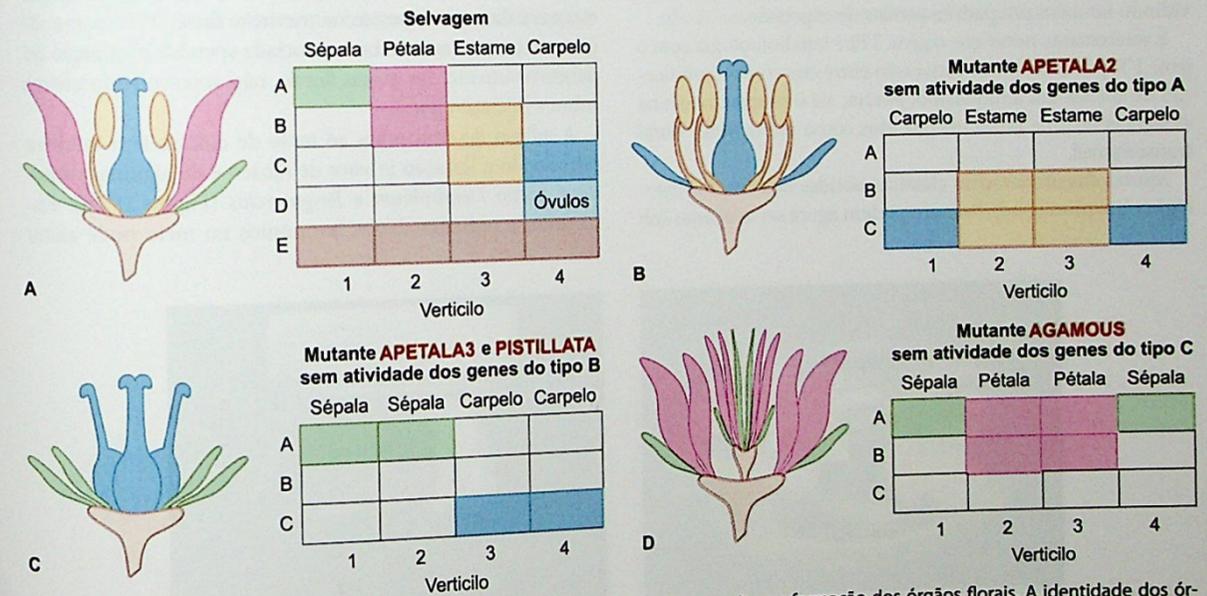


Figura 18.15 Modelo de atividade dos genes homeóticos ABCDE, proposto para explicar a formação dos órgãos florais. A identidade dos órgãos florais é determinada pela atividade de cinco tipos de genes. A estrutura da flor madura de *Arabidopsis* está esquematizada à esquerda, evidenciando a disposição concêntrica dos órgãos florais em quatro verticilos. **A.** Nas plantas selvagens, apenas os genes do tipo A estão ativos no primeiro verticilo, resultando na formação das sépalas, em verde. As pétalas, em rosa, são diferenciadas no segundo verticilo, pela expressão conjunta dos genes do tipo A e B, enquanto a combinação das atividades dos genes B e C no terceiro verticilo forma os estames, em amarelo. No quarto verticilo, a formação dos carpelos resulta da expressão única dos genes do tipo C. As classes de genes D e E foram incorporadas recentemente ao sistema; a função D determina o desenvolvimento dos óvulos, em azul-claro, e os genes E são necessários para o desenvolvimento de todos os órgãos florais, estando, portanto, ativos em todos os verticilos. A atividade dos genes do tipo A nos verticilos 1 e 2 reprime a expressão dos genes C, e os genes C inibem a atividade de A nos verticilos 3 e 4. **B.** A deleção da atividade dos genes do tipo A resulta na expansão da expressão de C no meristema floral, alterando a identidade dos órgãos, com a formação de carpelos no verticilo 1 e de estames no verticilo 2. **C.** A perda da função dos genes do tipo B causa a formação de sépalas no segundo verticilo e carpelos no terceiro verticilo. **D.** A deleção da atividade dos genes do tipo C resulta na expansão da expressão de A no meristema floral, alterando novamente a identidade dos órgãos, com a formação de pétalas no verticilo 3 e sépalas no verticilo 4.

atividade dos outros genes nos verticilos em desenvolvimento, resultando na formação de um órgão floral específico.

Os genes homeóticos *AG* (*agamous*), *PI* (*pistillata*), *API* (*apetala 1*), *AP2* (*apetala 2*) e *AP3* (*apetala 3*) têm padrões de expressão distintos, tanto espacial quanto temporalmente, desempenhando funções diferentes no desenvolvimento dos órgãos florais. A expressão do gene *API* restringe-se à formação de sépalas e pétalas; a expressão conjunta dos genes *AP3* e *PI* é necessária para o desenvolvimento de pétalas e estames; enquanto o gene *AG* está associado aos carpelos e estames (ver Figura 18.14).

A expressão do gene de identidade floral *LFY* (*leafy*), em meristemas florais jovens, tem sido observada em várias espécies de angiospermas. Apesar de esse gene também ser detectado em tecidos vegetativos, sua atividade é acentuada durante a transição floral. Aparentemente, os sinais oriundos de diferentes vias de indução (fotoperíodo, giberelina e regulação autônoma) apresentam efeitos interativos sobre o promotor desse gene, sendo necessários para a sua máxima expressão. O gene *LFY* atua, então, como um integrador central na floração.

O gene *LFY* produz um fator transcricional, apenas identificado no reino vegetal, o qual tem como sítios receptores as regiões regulatórias dos genes homeóticos *API*, *AP3* e *AG*. Por sua vez, o gene *TFL1* é um regulador negativo dos genes *LFY*, *API* e *CAL* (*cauliflower*), atuando como um inibidor floral. O gene *CAL* tem sequência relacionada com a do gene *API*, dividindo também um padrão similar de expressão.

É interessante notar que o gene *TFL1* tem homologia com o gene *FT*, podendo haver conversão entre eles com a modificação de apenas um aminoácido; porém, até o momento não há evidência de uma molécula que atue como um inibidor floral transmissível.

Muitas das observações clássicas obtidas nos estudos fisiológico-bioquímicos da floração podem agora ser avaliadas sob

a perspectiva molecular. Talvez, os resultados futuros levem a um conceito geral de um sinal floral transmissível e comum entre as plantas, cuja síntese seria dependente do contexto fisiológico e de diferentes sistemas reguladores, estabelecidos durante o processo evolutivo. Essa diversidade de controles observada na iniciação floral das angiospermas poderia resultar do acionamento de pontos de controle distintos em processos comuns do desenvolvimento.

Floração *in vitro*

O desenvolvimento de estratégias visando à precocidade da floração é considerado bastante interessante, mediante a perspectiva de redução do tempo investido nos processos de melhoramento e dos custos de produções comerciais.

Os eventos fisiológicos, bioquímicos e morfológicos, assim como os aspectos específicos da floração – indução e formação da gema adventícia, iniciação do botão floral e seu completo desenvolvimento até a antese – ou o processo reprodutivo como um todo, podem ser abordados sob condições *in vitro*. Tanto plantas inteiras quanto pequenos segmentos de regiões meristemáticas caulinares podem ser utilizados nesses estudos, permitindo abordagens do nível celular ao organismo completo.

A floração *in vitro* de várias espécies, entre as quais plantas de tomate, melão, orquídeas e *Arabidopsis*, foi obtida com sucesso em meios adicionados de açúcares, indicando um papel essencial desses compostos na transição floral. Porém, em alguns casos, a sacarose estaria associada apenas à promoção do desenvolvimento das gemas florais, não apresentando efeitos sobre a iniciação floral.

A adição de citocininas ao meio de cultura tem também promovido a floração *in vitro* de tabaco e de algumas orquídeas, como *Dendrobium* e *Psychomorphis* (Figura 18.16). Entretanto, a presença desses hormônios no meio pode afetar

negativamente o desenvolvimento das hastas florais, assim como a qualidade das flores, causando o aborto das gemas florais ou a retomada do desenvolvimento vegetativo. Várias anomalias no desenvolvimento floral foram observadas em plantas de melão e em explantes de tabaco e de soja cultivados em meios adicionados de citocininas. Essas alterações poderiam estar associadas à influência desse hormônio sobre a expressão de genes responsáveis pela identidade do meristema ou dos órgãos florais (genes homeóticos).

Os resultados obtidos até o momento indicam uma grande semelhança entre a floração *in vitro* e aquela observada em condições naturais, viabilizando o emprego de culturas em laboratório como modelos experimentais para esses estudos. Apesar de a floração *in vitro* ter sido observada em várias espécies e sob condições nutricionais, hormonais e ambientais bastante controladas, o processo de floração continua ainda pouco compreendido.

Perspectivas no estudo da floração

O momento preciso em que o meristema vegetativo altera sua via de desenvolvimento para um programa floral é regulado por vários fatores ambientais e endógenos, selecionados ao longo do processo evolutivo nos diferentes grupos de plantas, de formas potencialmente independentes. Além disso, a formação final das flores é resultado de uma série de processos de desenvolvimento sequenciais, paralelos e inter-relacionados. Os mecanismos moleculares que integram essas informações

e conduzem ao programa reprodutivo como um todo estão sendo aos poucos desvendados.

Os avanços nos últimos 20 anos com a aplicação das técnicas de biologia molecular têm permitido uma melhor compreensão da floração, por meio da comparação das respostas florais de variedades naturais e mutantes, principalmente de *Arabidopsis thaliana*. Mutações que afetam a transição da fase juvenil para a fase adulta, assim como aquelas que alteram a formação dos órgãos florais, representam oportunidades para o isolamento e a identificação de genes específicos reguladores da juvenildade, de genes envolvidos na produção, no transporte e na sensibilidade ao sinal floral, e de genes mantenedores da via floral nos meristemas.

As informações geradas pelos estudos fisiológico-bioquímicos e moleculares da floração têm resultado em avanços significativos na compreensão desse complexo processo.

Bibliografia

- Bernier G, Havelange A, Houssa C, Petitjean A, Lejeune P. Physiological signs that induce flowering. *The Plant Cell*. 1993;5:1147-1155.
 Levy YY, Dean C. The transition to flowering. *The Plant Cell*. 1998;10:1973-89.
 McDaniel CN, Singer SR, Smith SME. Developmental states associated with the floral transition. *Developmental Biology*. 1992;153:59-69.
 Scorza R. In vitro flowering. *Horticulturae Review*. 1982;4:106-27.
 Thomas B, Vince-Prue D. The physiology of photoperiodic floral induction. In: Thomas B, Vince-Prue D, editors. *Photoperiodism in plants*. San Diego: Academic Press; 1997. p. 143-79.

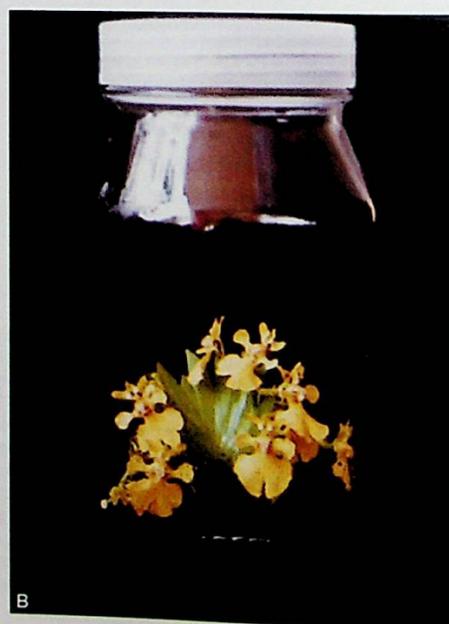


Figura 18.16 Floração *in vitro* de plantas orquídeas. **A.** Ápices caulinares com cerca de 1,5 cm de comprimento isolados de plantas ainda jovens de *Dendrobium Second Love* cultivadas em meio de cultura adicionado de thidiazuron (TDZ), uma citocinina sintética. Imagem cedida por Wagner de Melo Ferreira (IB-USP, 2004). **B.** Planta adulta de *Psychomorphis pusilla*. Imagem cedida por Ana Paula Artimonte Vaz (IB-USP, 2002).