



Anatomia e morfologia de plantas vasculares

Nanuza Luíza de Menezes

José Rubens Pirani

Ana Maria Giuliatti

Walkyria R. Monteiro

Margarida venturelli

MARIA EMÍLIA M. ESTELITA

Jane Elisabeth Kraus

Veronica Angyalossy

Marcos Arduin

Gregório C.T. Ceccantini

Gladys Flávia de Melo de Pinna

São Paulo 2005

A CÉLULA VEGETAL.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

No século XVII Robert Hooke observou uma película de cortiça ao microscópio, constatando que esta era formada de minúsculas cavidades, isoladas por paredes; chamou-as “células”(= pequenas cavidades). Foi só no século XIX que este nome assumiu o seu significado atual como unidade estrutural de vida, ficando claro que tanto os animais, como as plantas são constituídos de células. Há seres, como muitas algas e protozoários, que são constituídos de uma única célula autônoma. O nome célula permaneceu, apesar de todas as modificações conceituais quanto à sua estrutura e função.

A célula vegetal é semelhante à célula animal, com vários processos metabólicos comuns, mas há características que lhe são peculiares (Fig. 9 e 10). As células vegetais possuem parede celular, que envolve o protoplasto (citoplasma + núcleo) e neste encontramos, como características da célula vegetal, o(s) vacúolo(s), os plastos e as substâncias ergásticas.

PAREDE CELULAR.

A parede celular é a maior diferença entre célula animal e a vegetal. Ela é formada nos primeiros estágios de desenvolvimento da célula vegetal. Em culturas de tecido vegetal *in vitro*, é possível fazer certos tratamentos que eliminam a parede celular, mas esta tende a se reconstruir pouco tempo depois.

A parede celular é parte integrante da célula vegetal e é modificada durante o desenvolvimento e crescimento da célula. Devido à presença da parede celular a distensão do protoplasto fica restrita, definindo-se o tamanho e a forma da célula na maturidade.

COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA.

O principal composto da parede celular é a celulose (polissacarídeo com cadeias lineares de glicoses unidas por ligação β 1,4; com comprimento de 6.000 a 10.000 moléculas de glicose e fórmula empírica $(C_6 H_{10} O_5)_n$). A síntese da celulose é realizada por enzimas (complexo celulose sintetase) com a forma de rosetas que estão situadas na membrana plasmática. A síntese de celulose ocorre no citoplasma, em condições de baixo teor de íons cálcio, alto teor de íons magnésio, presença de glicose uridina difosfato -UDPG- (precursor da celulose) e pH 7,2.

Já na região externa à membrana plasmática, onde se forma a parede, o teor de cálcio é alto, o de magnésio é baixo, o pH é 5,5 e estão ausentes UDPG (Fig. 11).

Na constituição parede celular, cerca de 40 moléculas de celulose unem-se paralelamente através de pontes de hidrogênio, formando a microfibrila, estrutura filamentosa que se reúne em feixes maiores, constituindo o arcabouço da parede celular (Fig. 11). Nas microfibrilas, as moléculas de celulose arranjam-se ordenadamente o que lhes confere propriedades cristalinas como grande resistência mecânica e dupla refração (birrefringência), o que a torna brilhante quando colocada entre filtros de luz polarizada cruzados.

Na parede celular a celulose está associada com outros polissacarídeos não celulósicos, principalmente hemiceluloses (polissacarídeos ramificados de composição heterogênea, cujo nome é determinado pelo açúcar predominante do esqueleto: o xiloglicano, por exemplo, é composto por xilose e glicose; os xilanos, por xilulose; são hidrofílicos, mas insolúveis em água) e pectinas (polissacarídeos ramificados, que contêm na molécula ácidos urônicos, particularmente o ácido galacturônico; são hidrofílicos e solúveis em água quente). Muitas outras substâncias, orgânicas e inorgânicas, ocorrem nas paredes celulares em quantidades variáveis, dependendo do tipo de célula. Entre as orgânicas destacam-se as de natureza protéica e as lipídicas, como cutina, suberina e ceras. Estas últimas encontram-se em células de revestimento (epiderme e periderme).

Em muitos tipos de células a parede é incrustada pela lignina, substância que confere, resistência mecânica (rigidez) química e biológica (resistência a deterioração causada por bactérias e fungos). A lignina é um polímero de composição complexa, que contêm diferentes monômeros, todos derivados do ácido cinâmico). Os principais monômeros são os álcoois coniferílico, siringaldeído, para-coumarílico e sinapílico. As reações que levam à formação da lignina parecem ocorrer no citoplasma, dentro dos dictiosomos e os produtos, glicosídeos monolignóis, são acumulados no vacúolo. Na formação da lignina, estes são excretados para fora da membrana plasmática, sendo desidrogenados pela enzima peroxidase, formando radicais livres. Aparentemente esses radicais livres polimerizam espontaneamente formando então a lignina.

RESUMO DOS COMPONENTES DE UMA CÉLULA VEGETAL.

PAREDE CELULAR	LAMELA MÉDIA PAREDE PRIMÁRIA PAREDE SECUNDÁRIA PLASMODESMOS CAMPOS DE PONTOAÇÃO PRIMÁRIA PONTOAÇÕES	
PROTOPLASTO	MEMBRANA PLASMÁTICA	
	CITOPLASMA	CITOSSOL PLASTÍDIOS OU PLASTOS MITOCÔNDRIAS PEROXISSOMOS GLIOXISSOMOS RIBOSSOMOS RETICULO ENDOPLASMÁTICO DICTIOSSOMOS VESÍCULAS MICROTÚBULOS FILAMENTOS DE ACTINA
	VACÚOLO(S)	TONOPLASTO SUCO VACUOLAR
	NÚCLEO	MEMBRANA NUCLEAR NUCLEOPLASMA CROMATINA NUCLÉOLO
SUBSTÂNCIAS ERGÁSTICAS	CRISTAIS ANTOCIANINAS GRÃOS DE AMIDO SUBSTÂNCIAS FENÓLICAS GORDURAS, ÓLEOS E CERAS CORPOS PROTÉICOS	

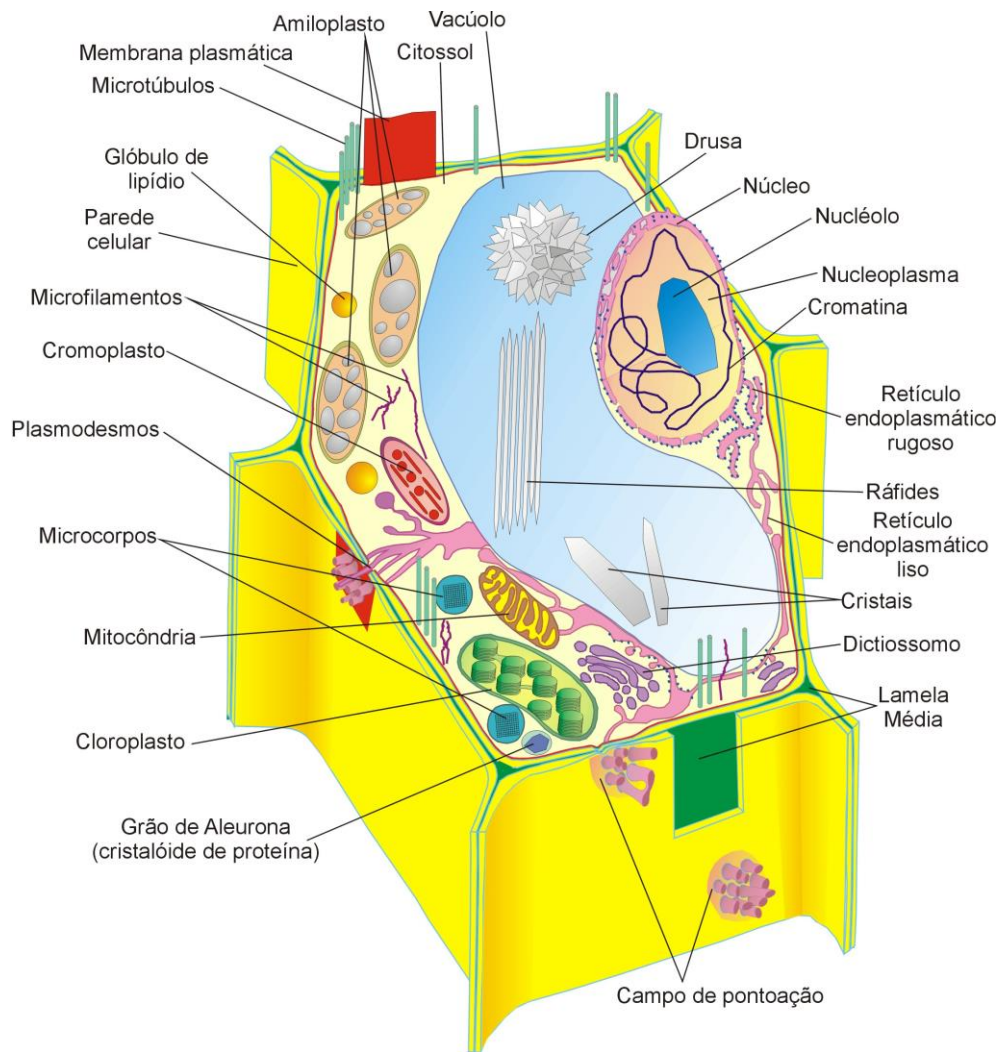


Fig. 9. Diagrama de uma célula vegetal.

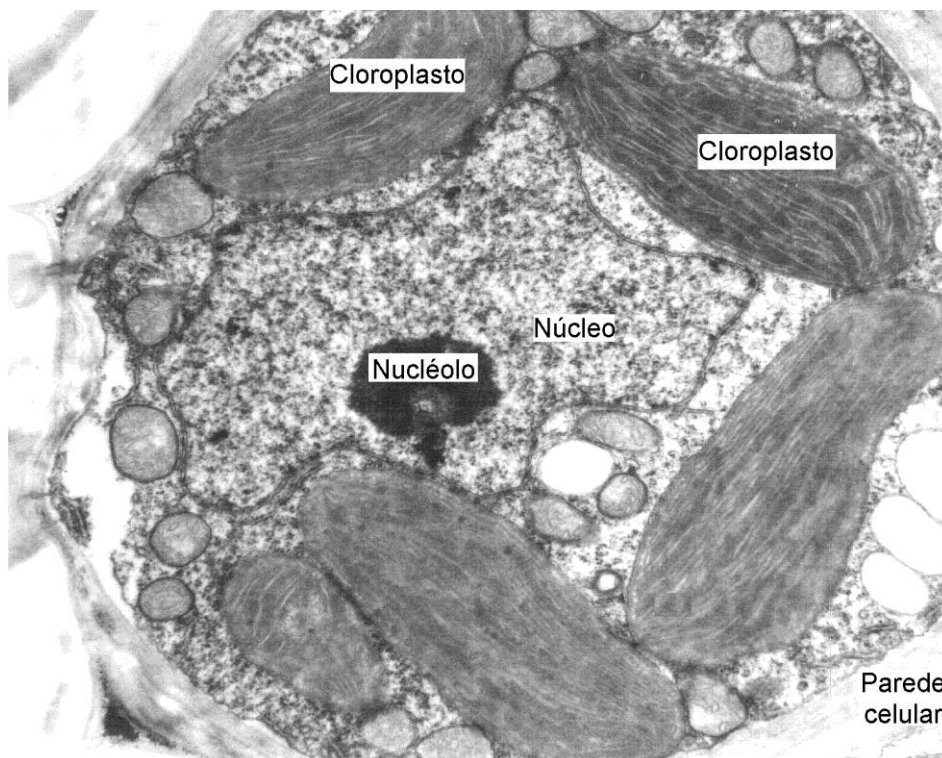


Fig. 10. Eletronmicrografia de uma célula vegetal. Foto Maria Emília M. Estelita.

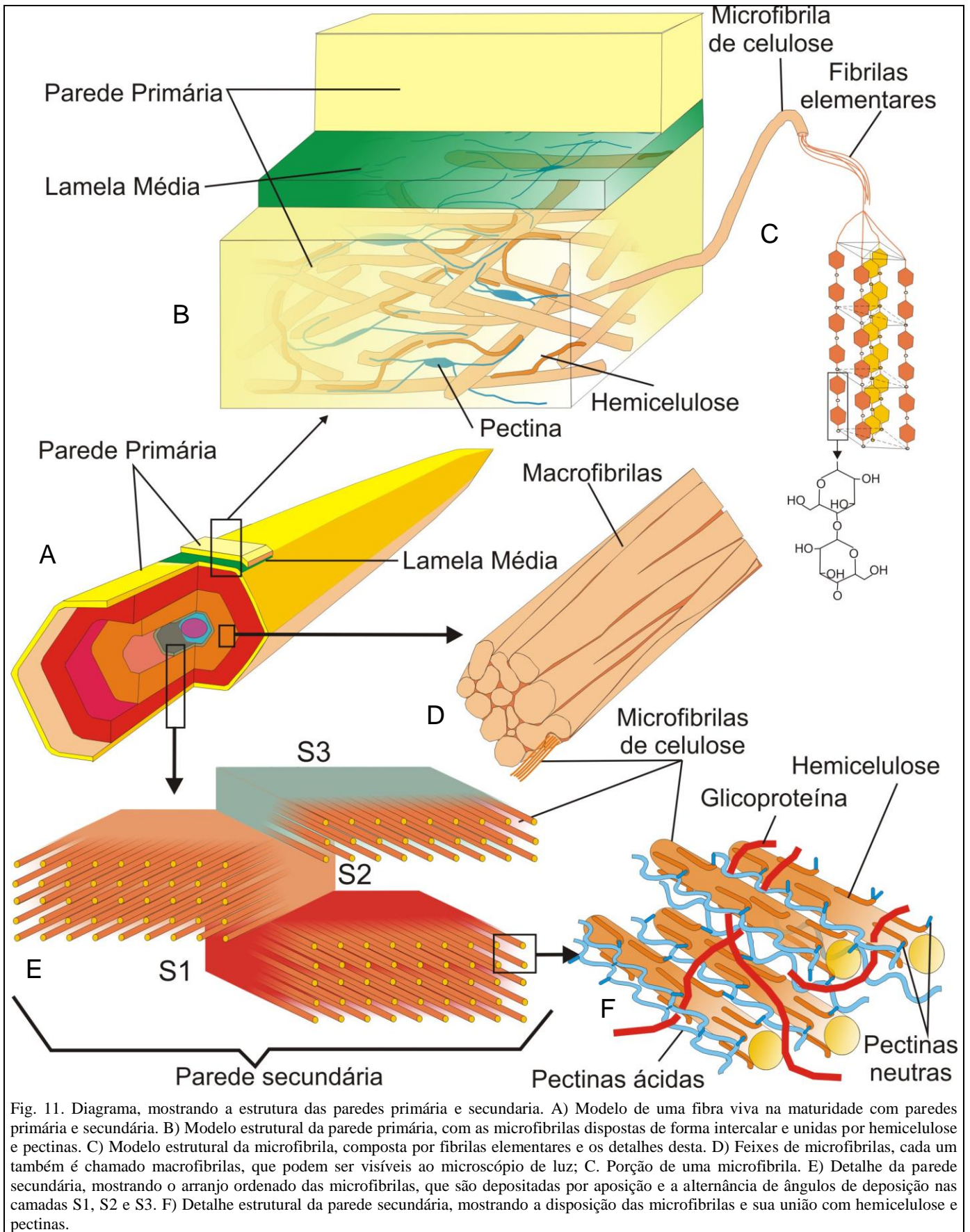


Fig. 11. Diagrama, mostrando a estrutura das paredes primária e secundária. A) Modelo de uma fibra viva na maturidade com paredes primária e secundária. B) Modelo estrutural da parede primária, com as microfibrilas dispostas de forma intercalar e unidas por hemicelulose e pectinas. C) Modelo estrutural da microfibrila, composta por fibrilas elementares e os detalhes desta. D) Feixes de microfibrilas, cada um também é chamado macrofibrilas, que podem ser visíveis ao microscópio de luz; C. Porção de uma microfibrila. E) Detalhe da parede secundária, mostrando o arranjo ordenado das microfibrilas, que são depositadas por aposição e a alternância de ângulos de deposição nas camadas S1, S2 e S3. F) Detalhe estrutural da parede secundária, mostrando a disposição das microfibrilas e sua união com hemicelulose e pectinas.

A composição das paredes varia bastante, mas considera-se que a parede primária é constituída por 90%

de polissacarídeos (30% de celulose, 30% de hemicelulose e 30% de pectinas) e 10% de proteínas (extensina:

glicoproteína que atua no alongamento celular, em cuja porção protéica predomina o aminoácido hidroxiprolina e outras glicoproteínas). A parede secundária tem 65-85% de polissacarídeos (50-80% de celulose e 5-30% de hemicelulose) e 15-35% de lignina.

Na parede de muitas células pode ser vista uma lamelação, que é consequência do modo e do grau de crescimento dessa parede e do arranjo apresentado pelas microfibrilas nos sucessivos acréscimos de material constituinte. As camadas que se formam primeiro constituem a parede primária. Nesta, as microfibrilas apresentam disposição intercalar e o crescimento ocorre por intussuscepção. Em muitas células são depositadas, ainda, internamente à parede primária, camadas adicionais, que constituem a parede secundária. A deposição das fibrilas dá-se por aposição. As camadas da parede secundária são designadas S₁, S₂ e S₃, respectivamente, em consideração à seqüência sua deposição. O arranjo das microfibrilas varia nas diferentes camadas (Fig. 11). A última camada (S₃) pode estar ausente.

A parede secundária é interna à primária. A lignificação da parede secundária ocorre durante sua deposição. A união entre paredes primárias de células contíguas dá-se pela lamela média (lamela intercelular ou substância intercelular), de natureza péctica. A parede primária difere da secundária em composição química e propriedades físicas. As paredes primárias tendem a ser mais finas que as secundárias, mas há situações em que a parede primária pode apresentar-se espessa em todo ou em parte.

FORMAÇÃO

A parede celular começa a se formar no final da telófase, quando surge a placa celular, que separará as células-filhas (Fig. 12) e dará origem à lamela média e parte da membrana plasmática das 2 células-filhas. O desenvolvimento da placa celular está associado ao fragmoplasto, que é constituído por 2 grupos de microtúbulos na região equatorial e orientados perpendicularmente ao plano de divisão da célula-mãe. A placa celular consiste de vesículas de Golgi, contendo polissacarídeos não-celulósicos (pectinas) que se coalescem. Ela é formada onde as terminações dos microtúbulos sobrepõem-se. O seu crescimento é radial e centrífugo (de dentro para fora), atingindo a parede da célula-mãe, junto ao ponto onde se formou a banda pré-profásica. Esta banda é constituída de microtúbulos e microfilamentos, que envolvem o núcleo na região que corresponderá ao plano equatorial, onde se formará o fuso mitótico, e permanece apenas até o final da prófase.

Conforme a placa celular cresce, os microtúbulos e as vesículas restantes tendem a se posicionar mais externamente, indicando que os microtúbulos atuam no direcionamento das vesículas. Uma vez formada a camada que separa as duas células, forma-se então a lamela média, a partir da periferia para a região central.

Concomitantemente há deposição de polissacarídeos de parede sobre a antiga parede da célula-mãe, uma vez que as células-filhas estão se alongando, e na região da lamela média recém formada. Neste processo há participação dos microtúbulos corticais, localizados abaixo da membrana plasmática e perpendiculares ao alongamento celular. Eles direcionam as microfibrilas de celulose. Desse modo, cada célula-filha ficará com a sua parede primária completa. Quando há formação de parede secundária, esta aparece internamente à parede primária.

DIFERENCIAÇÕES

Durante a formação da lamela média e da parede primária, porções do retículo endoplasmático (desmotúbulo) ficam retidos entre as vesículas que estão fundindo-se, originando os futuros plasmodesmos (Fig. 12). Estes são pequeníssimos orifícios (50-60 nm de diâmetro) da parede celular, revestidos por membrana plasmática, conectando o lume do retículo endoplasmático de uma célula com o de outra, sua vizinha, e também o citossol. Assim, os plasmodesmos possibilitam a continuidade protoplasmática entre uma célula e outra.

Os plasmodesmos localizam-se em pequenas depressões da parede primária – os campos de pontoação primários ou pontoações primárias (Fig. 13), originadas por uma menor deposição de microfibrilas de celulose. Posteriormente, durante a formação da parede secundária, não há deposição de material de parede sobre o campo de pontoação primário, formando assim as pontoações. Podem ser formados diferentes tipos de pontoações (Fig. 13) em consequência de deposição diferenciada da parede secundária sobre a primária. As pontoações mais comuns são: pontoação simples e pontoação areolada, podendo haver também os canais de pontoação quando a parede é espessa (Fig. 13). Portanto nas paredes primárias só existem campos de pontoação primários enquanto que nas paredes secundárias as comunicações celulares são sempre pontoações (simples, areoladas, semi-areoladas).

Na pontoação simples (Fig. 13 B) ocorre apenas uma interrupção da parede secundária. O espaço em que a parede primária não é recoberta pela secundária constitui a cavidade da pontoação. Entre as paredes de duas células podem existir pontoações correspondentes, constituindo um par de pontoações. Neste caso, além das cavidades de

pontoação, existe a membrana de pontoação. Esta membrana é formada pelas paredes primárias de ambas as células, mais a lamela média entre elas. Na verdade esta membrana é o remanescente do campo de pontoação primário (Fig. 13 B-I).

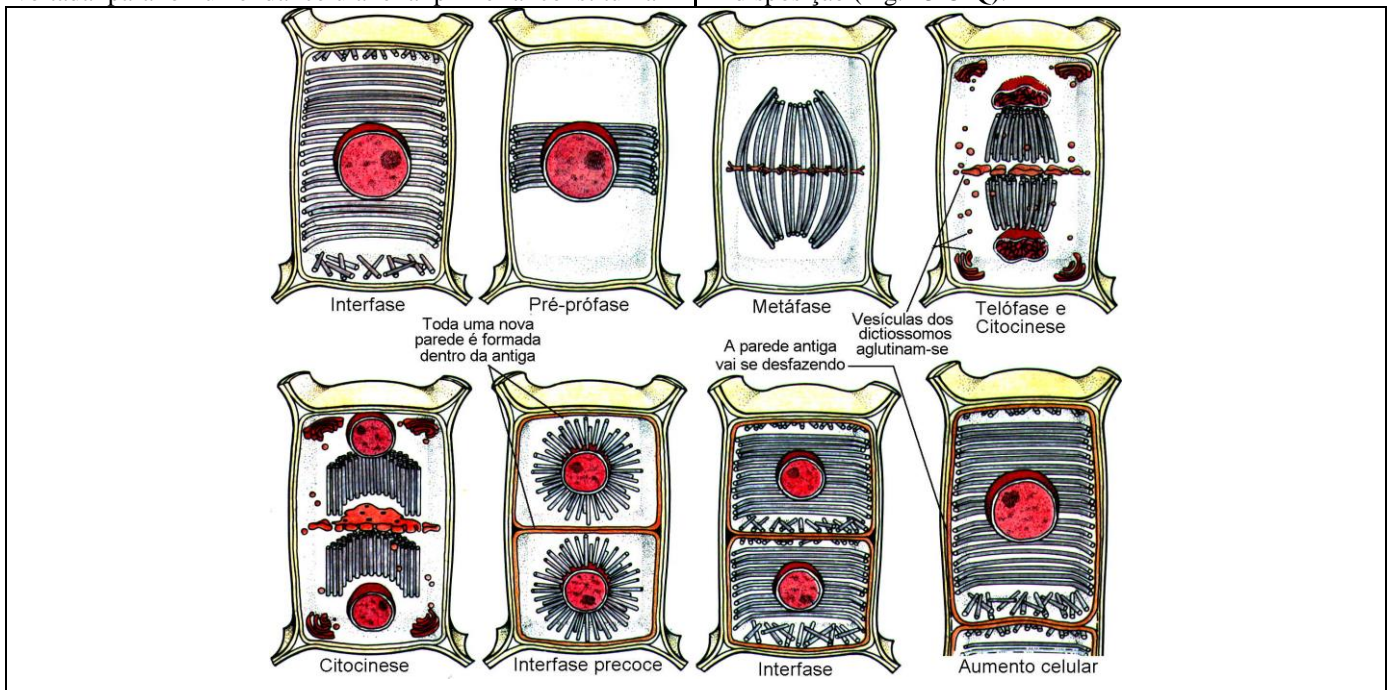
Quando se forma um espaço em que a parede secundária afasta-se da primária, forma-se a câmara da pontoação e a pontoação é areolada (Fig. 13 C). Ela recebe este nome porque em vista frontal a câmara da pontoação mostra-se como uma aréola, ou seja, apresenta-se de contorno circular; no centro da aréola há uma abertura também circular, o poro. Nesta pontoação é a parede secundária que forma a aréola e a interrupção desta corresponde à abertura da aréola. O par de pontoações areoladas apresenta a membrana de pontoação. Pontoações areoladas com as características descritas acima são encontradas em células vasculares do xilema, isto é, nos elementos de vaso e traqueídes. Também pode ocorrer em fibrotraqueídes ou em fibras antes da parede aumentar em espessura.

Numa célula que possui pontoação areolada, distingue-se uma segunda abertura, além da original quando a espessura da parede secundária aumenta depois de formada a câmara da pontoação e sua abertura. A segunda abertura constitui a abertura interna da pontoação, pois está voltada para o lume da célula e a primeira constitui a

abertura externa da pontoação, pois está mais próxima da parede primária. Entre as aberturas, há o canal da pontoação que pode ser cilíndrico quando se mantém como uma projeção da antiga abertura que é circular. Ocorre este tipo de pontoação em muitas esclereídes. Em outros casos, tem a forma de um funil achatado e a abertura interna pode ultrapassar os limites da aréola (Fig. 13 L-O) como se vê nas fibrotraqueídes que ocorrem no xilema. As aberturas das duas pontoações que constituem um par formam um ângulo de 45° entre si devido à orientação das fibrilas de celulose da parede de uma das células, em relação às da parede da célula oposta.

Nas paredes das traqueídes de gimnospermas (tipo de célula condutora do xilema) ocorre na membrana da pontoação areolada um espessamento especial denominado toro. O restante da membrana em volta do toro é denominado margem ou margo (Fig. 13 D).

Dependendo do tipo de célula com a qual estabelece contato, uma mesma célula pode apresentar mais de um tipo de pontoação. Por exemplo, um elemento de vaso pode apresentar par de pontoações areoladas (Fig. 13 C) quando estiver contíguo a outros elementos de vaso ou par de pontoações semi-areoladas (Fig. 13 E) quando estiver contíguo uma célula do parênquima, por exemplo. Pontoações areoladas também variam quanto a forma e disposição (Fig. 13 O-Q).



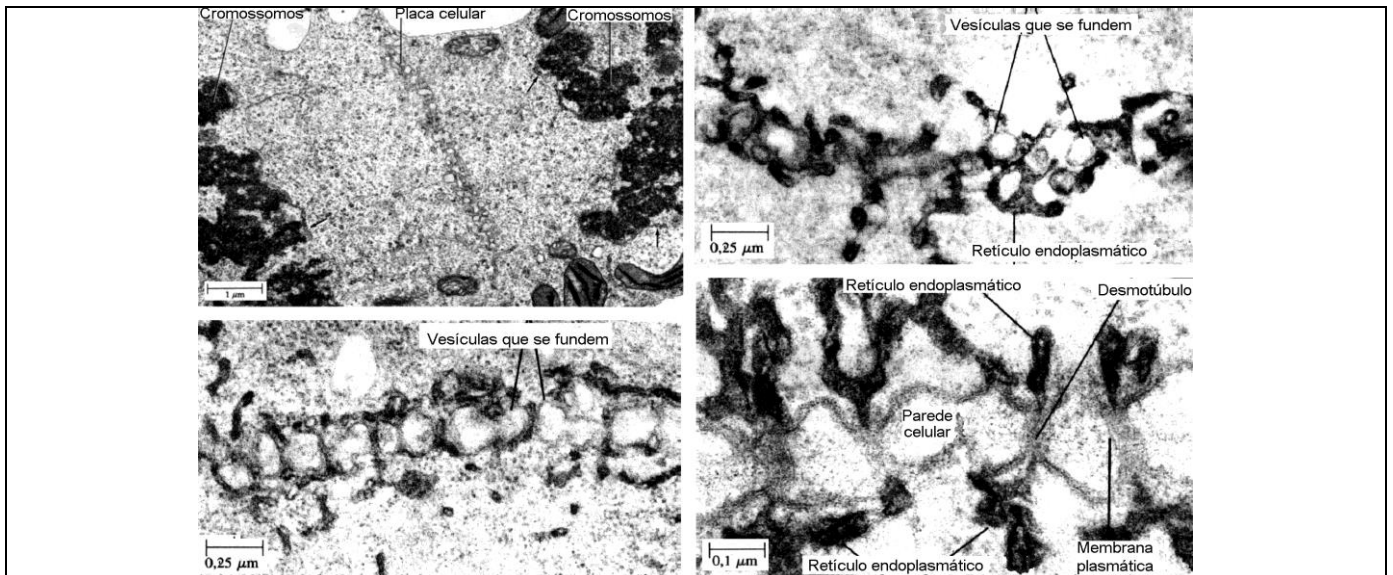


Fig. 12. Formação da parede celular. Acima, esquema da divisão celular; embaixo, detalhes da formação da parede vistos em microscópio eletrônico. Após a separação dos cromossomos, começa a formar a placa celular, composta de numerosas vesículas provenientes do retículo endoplasmático, que são também processadas no complexo de Golgi. Essas vesículas fundem-se, dando início à formação da parede. Pode ser notada a presença dos plasmodesmos nesta. Notar que as células recém divididas formam uma parede inteira à sua volta, não reaproveitando a parede antiga, que aos poucos se desfaz – fenômeno do “imboxing” (Modificados de Raven *et al.* 1996).

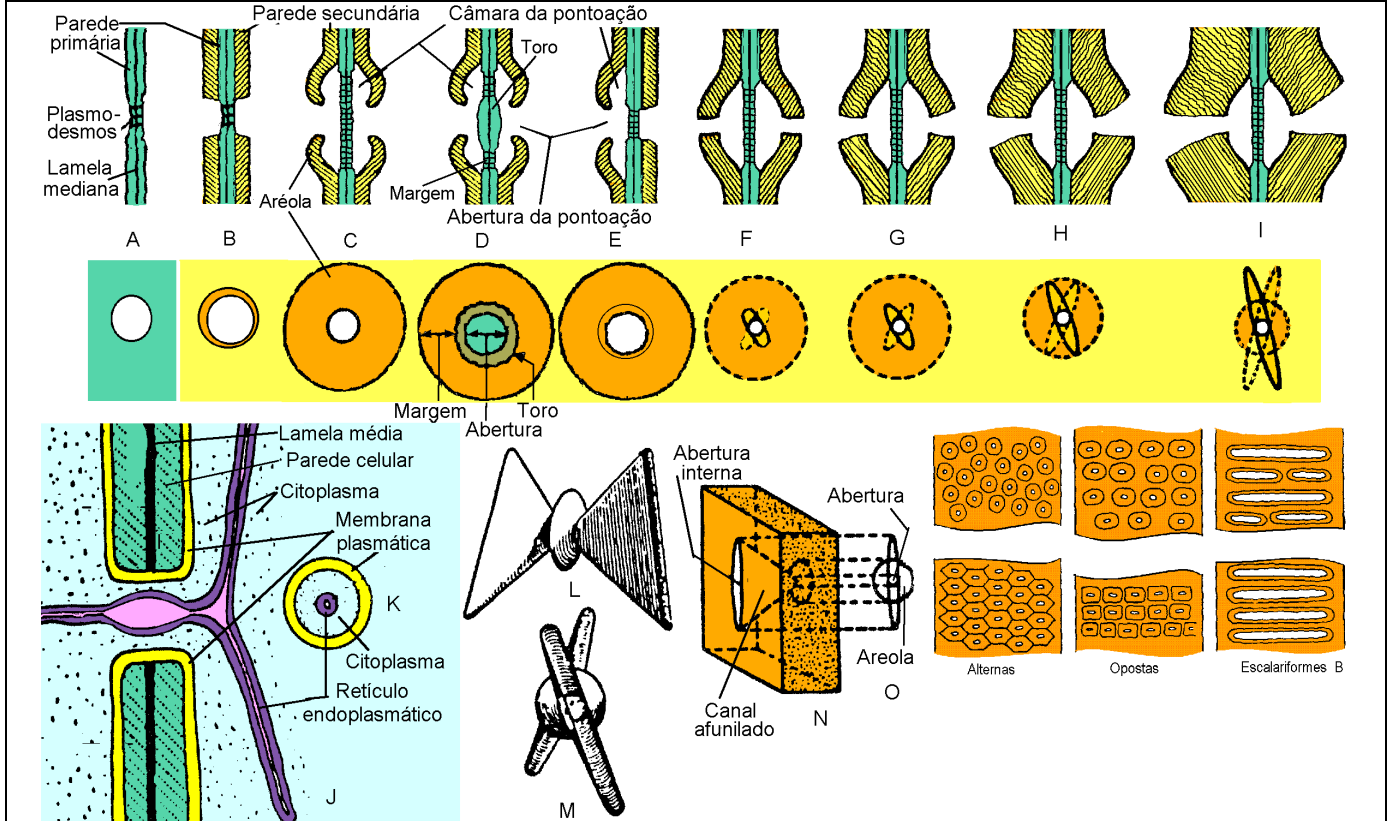


Fig. 13. Pontoações. A. Campo de pontoação primária – só existe nas paredes primárias; B. Par de pontoações simples – a pontoação é quando existe parede secundária, que contorna o campo de pontoação primária; C. Par de pontoações areoladas; D. Par de pontoações areoladas com toro; E- Par de pontoações semi-areolada – a pontoação areolada esta numa célula vascular de xilema e a pontoação simples em uma célula de parênquima; F-I. Pares de pontoações areoladas onde se forma um canal de pontoação em vista do aumento de espessura da parede secundária. Os desenhos na parte superior estão em vista lateral e os inferiores em vista frontal. K-J. Plasmodesmos que atravessam o campo de pontoação primária, vista lateral e frontal; L-O. Diagramas mostrando os canais de pontoação em diversas posições. Este canal é afunilado e a inclinação é devida à disposição das fibrilas na parede secundária. Diagrama de três tipos de pontoações areoladas: P: Alternas, Q: Opostas, R: Escalariformes.

CONTEÚDO CELULAR

São destacadas aqui algumas das estruturas mais facilmente observáveis no estudo de célula vegetal: os plastos (plastídios), o vacúolo, as substâncias ergásticas e os microcorpos.

Os plastos ou plastídios (Fig. 14, 15, 16, 17, 18, 19 e 20) são organelas que possuem um envelope formado por duas membranas e internamente possuem uma matriz (ou estroma). Na matriz se situa um sistema de membranas, que consiste de formações que lembram sacos achatados, chamadas tilacóides. A complexidade do sistema de tilacóides depende do tipo de plastídio. Os plastos apresentam-se com formatos e tamanhos diferentes e são classificados de acordo com a presença ou ausência de pigmento, ou com o tipo deste último. Há três grandes grupos de plastos: cloroplasto, cromoplasto e leucoplasto. Os plastos podem passar de um tipo para o outro dependendo das condições ambientais ou fisiológicas (Fig. 15).

PLASTOS

Os plastos são organelas singulares, pois acredita-se que sejam o resultado da simbiose entre um organismo eucarioto e um procaríoto fotossintetizante. O eucarioto teria fagocitado o procaríoto, e ao longo da evolução ambos tornaram-se interdependentes. Há muitas evidências que demonstram isso. Dentre elas a presença de DNA circular nos plastos, típico de bactérias, a estrutura gênica similar à

de bactéria, o tipo de ribossomos, a divisão dessa organela por fissão binária, como as bactérias. Outro fato importante é que uma vez destruídos os plastos, a célula não é capaz de regenerar plastos novos. Na divisão celular, os plastos são transferidos para a célula filha, do contrário, as células que não os receberam ficaram sempre sem plastos.

O genoma do plastídio é uma molécula circular de DNA, cujo tamanho chega a 120-127 kb. As células vegetais têm muitas cópias desse DNA. O número de cópias depende do tipo de célula e de seu estágio de diferenciação. É importante salientar que numa mesma planta, todas as células têm cópias do mesmo DNA do plastídio.

Considera-se que durante a evolução da relação simbiótica entre o precursor do cloroplasto e a célula vegetal, muitos dos genes do cloroplasto foram transferidos para o genoma nuclear, de forma que o platô também não é completamente independente do DNA nuclear.

a) Proplasto

O proplasto é o precursor de todos os membros desta família de organelas. Na ausência deles, não é possível à planta produzir plastos. Todos os tipos de plastos derivam dos proplastos ou proplastídios (Fig. 15 A) portanto. São organelas muito pequenas, sem cor ou com uma coloração verde-claro, com poucas membranas internas e não fazem fotossíntese.

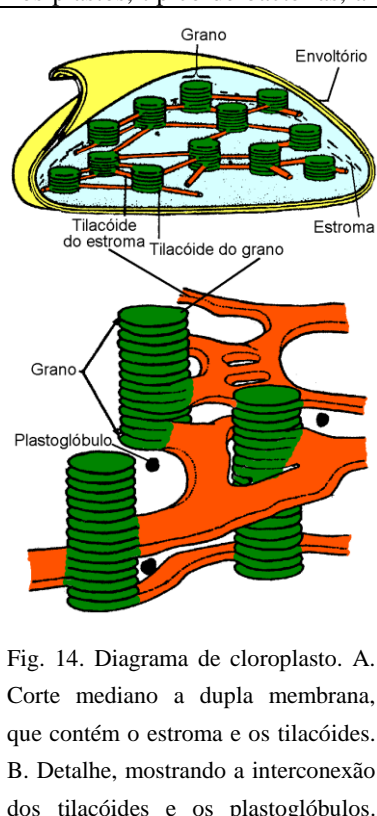


Fig. 14. Diagrama de cloroplasto. A. Corte mediano a dupla membrana, que contém o estroma e os tilacóides. B. Detalhe, mostrando a interconexão dos tilacóides e os plastoglóbulos.

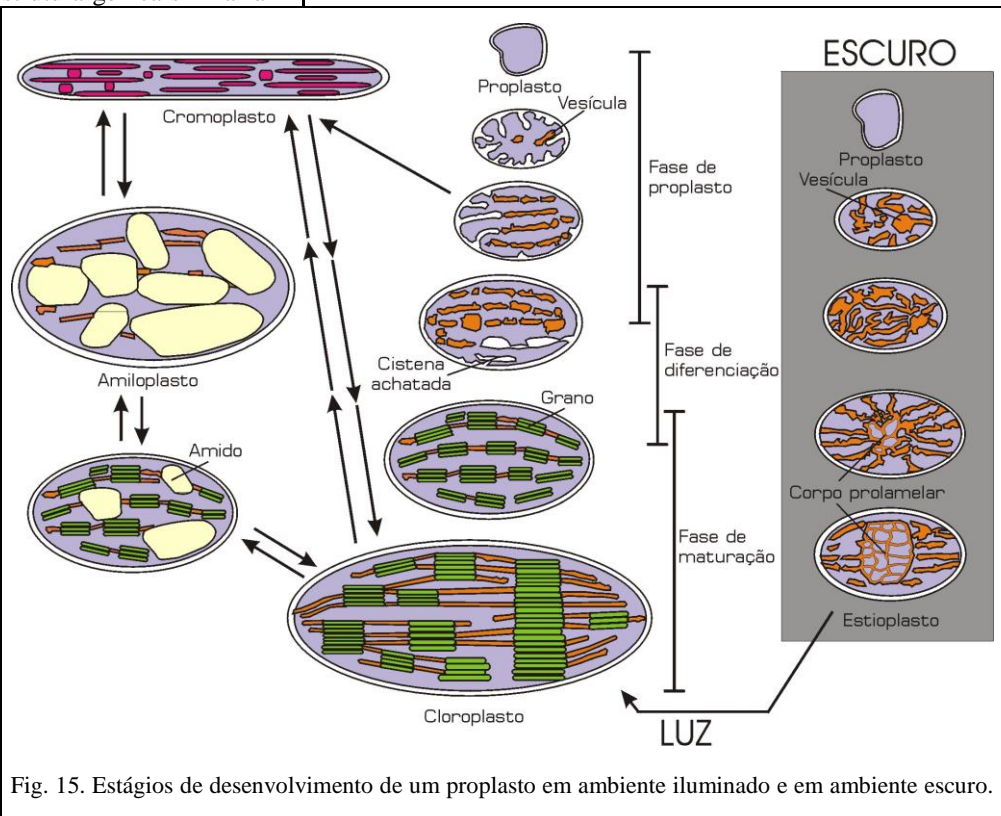


Fig. 15. Estágios de desenvolvimento de um proplasto em ambiente iluminado e em ambiente escuro.

(Esquema inferior, retirado de Esau (1977))	Neste caso o desenvolvimento chega até o tipo denominado estioplasto, com um corpo prolamelar em seu interior. Submetido a iluminação, o estioplasto converte-se em cloroplasto. A figura mostra também as inter-relações que podem ocorrer entre os diversos tipos de plastos. Desenho de M. Arduin.
---	---

Durante sua transformação em cloroplasto origina todo o sistema lamelar característico deste último. Os proplastídios ocorrem na oosfera e em células meristemáticas (mesmo na presença de luz).

Os proplastos na presença de luz se desenvolvem em cloroplastos, ocorrendo, como por exemplo, durante a diferenciação das células do mesofilo. Nas angiospermas a formação do cloroplasto requer a presença da luz. Nas gimnospermas o cloroplasto pode se desenvolver no escuro, pelo menos em parte.

O proplasto desenvolvido na ausência de luz forma o estioplasto, que é um plasto que apresenta um elaborado sistema de membranas internas (Fig. 17), formando tubos que se fundem. Esta estrutura é denominada corpo prolamelar e tem natureza semi-cristalina (Fig. 17). Os estioplastos perdem a maioria das enzimas ativas na fotossíntese, não sendo competentes para a realização desta. Quando expostos à luz, rapidamente se convertem em cloroplastos. Um exemplo de planta estiolada é o “moyashi”, um tipo de feijão que é cultivado no escuro.

b) Cloroplasto

Os cloroplastos (Fig. 15 e 16) são organelas celulares que contém como pigmento principal a clorofila, estando também presentes os pigmentos carotenóides, ambos associados à fotossíntese. Ocorrem em todas as partes verdes da planta, sendo mais numerosos e mais diferenciados em folhas. No sistema de tilacóides do cloroplasto de plantas superiores distinguem-se pilhas de tilacóides em forma de discos chamados de granos ou grana (singular: grano ou granum) e os tilacóides de estroma ou tilacóides intergrana, os quais conectam os granos entre si. A clorofila e os carotenóides estão nas membranas dos tilacóides; tal sistema é, portanto, a sede das reações fotoquímicas responsáveis pela captação e transformação da energia luminosa em energia química. A matriz ou estroma é o local de ocorrência das reações envolvidas na fixação do gás carbônico para produção de carboidratos, além de outros derivados tais como: aminoácidos, ácidos orgânicos e ácidos graxos. Em certas condições, como por exemplo numa longa exposição à luz, o cloroplasto forma e acumula amido (amido de assimilação). Nos cloroplastos podem estar presentes também os lipídios, esses últimos em forma de glóbulos, os chamados plastoglóbulos. Durante algum tempo no escuro, o amido acumulado nos cloroplastos é consumido.

O genoma dos cloroplastos codifica algumas proteínas específicas destes, mas a maioria das proteínas necessárias são codificadas por genes nucleares. O desenvolvimento dessa organela requer uma síntese conjunta portanto. Assim, no fotossistema II (PSII), as clorofilas a e b são dependentes do genoma nuclear e a proteína QB, do genoma do cloroplasto. Nas células do mesofilo, cada cloroplasto tem cerca de 20 a 40 cópias do seu genoma.

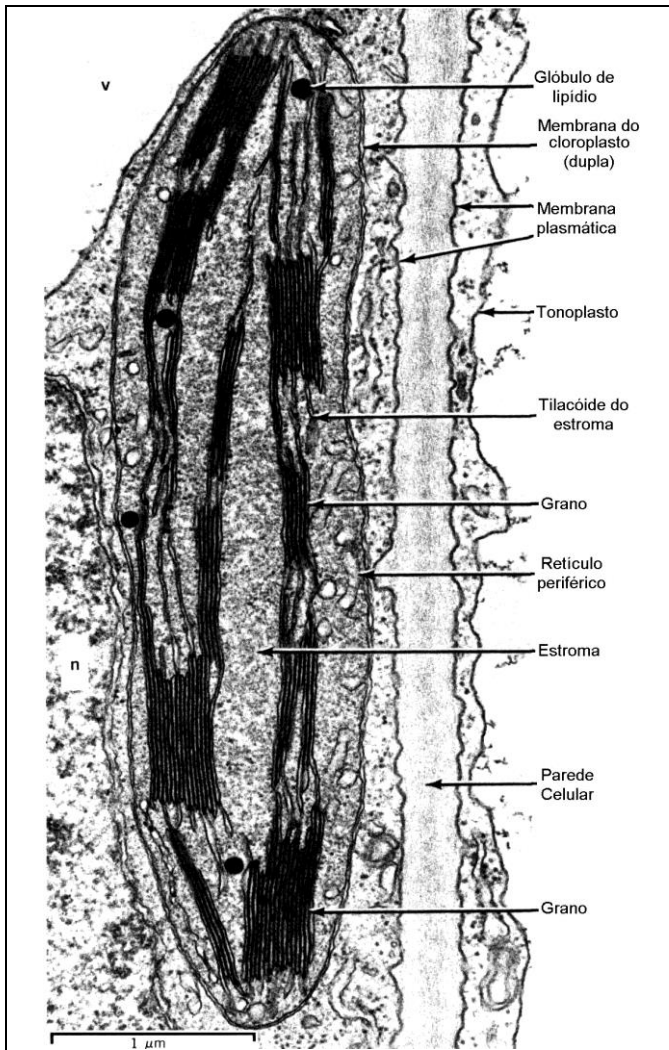


Fig. 16. Eletromicrografia de um cloroplasto de fumo (*Nicotiana tabacum* – Solanaceae). Retirado de Esau (1977).

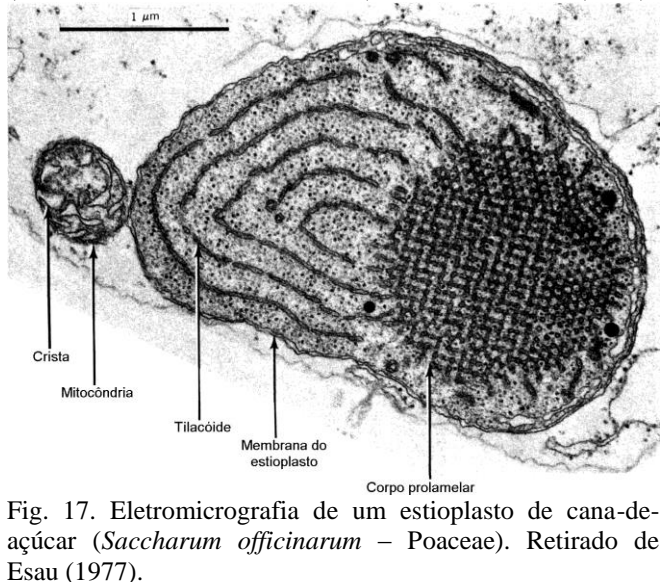


Fig. 17. Eletromicrografia de um estrioplasto de cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* – Poaceae). Retirado de Esau (1977).

c) Cromoplasto

Os cromoplastos são portadores de pigmentos carotenóides, sendo encontrados em pétalas e outras partes coloridas de flores, em frutos e em algumas raízes. Os cromoplastos (Fig. 18) surgem, em grande parte dos casos, a partir de transformações dos cloroplastos, que sofrem modificações diversas levando ao rompimento de tilacóides. O cromoplasto tem a capacidade de

sintetizar e acumular pigmentos. No tomate (*Solanum lycopersicum* – Solanaceae) os cromoplastos acumulam licopeno (vermelho) e na cenoura (*Daucus carota* - Apiaceae) acumulam caroteno (alaranjado), sob a forma de cristais aciculares (Fig. 16 B). O cromoplasto que se desenvolve a partir de cloroplasto pode retornar à forma original e, em tal caso, o cromoplasto perde parte do caroteno e desenvolve mais o sistema de tilacóides e clorofila.

d) *Leucoplasto*

Os leucoplastos não possuem pigmentos e podem armazenar várias substâncias. Os que armazenam amido são chamados de amiloplastos, ocorrendo por exemplo em tubérculos de batata inglesa (*Solanum tuberosum* - Solanaceae) (Fig.19). Nos amiloplastos o sistema de tilacóides é reduzido.

Leucoplastos de tecidos que ficam expostos à luz podem desenvolver-se em cloroplastos como no caso de batata inglesa (quando a batata fica velha e é exposta à luz sua casca vai ficando verde) e na orquídea *Phajus maculata* (Fig.20).

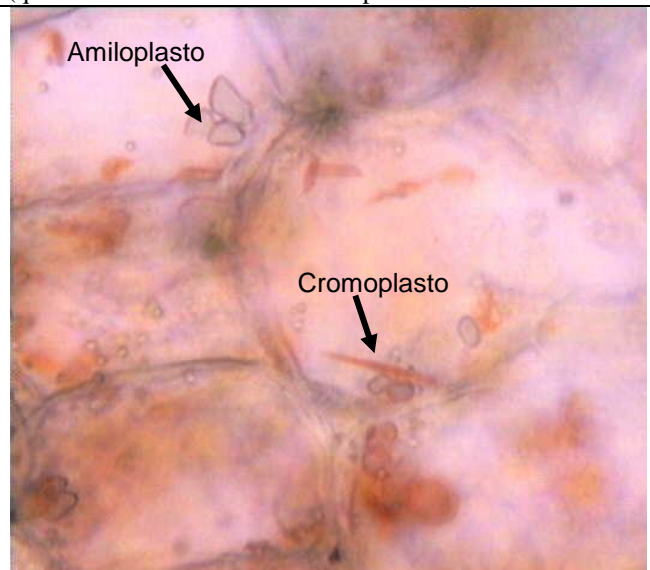
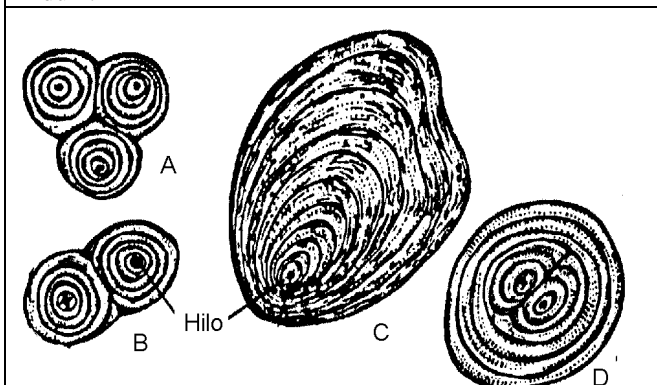


Fig. 18. Cromoplastos. Célula de raiz de cenoura (*Daucus carota* - Apiaceae) com cromoplastos aciculares. Foto M. Arduin.



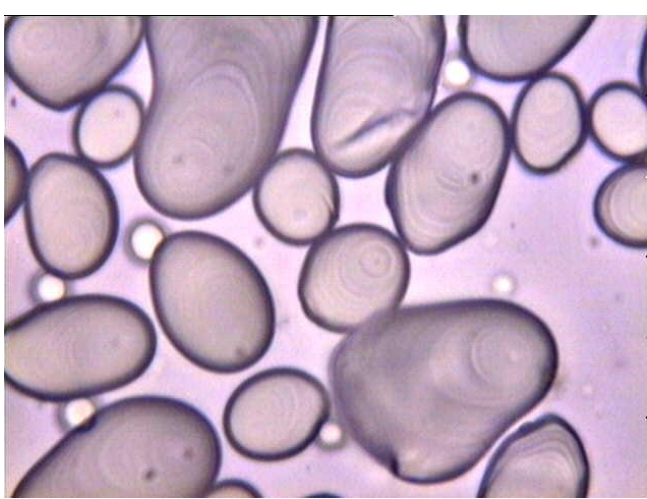


Fig. 19. Amiloplastos de batatinha inglesa (*Solanum tuberosum*, Solanaceae). A-B. Compostos; C. Simples; D. Semi-composto. Retirado de Strasburger *et al.* (1974). E. Fotomicrografia de amiloplastos de batata-inglesa, mostrando as camadas de deposição. Foto M. Arduin.

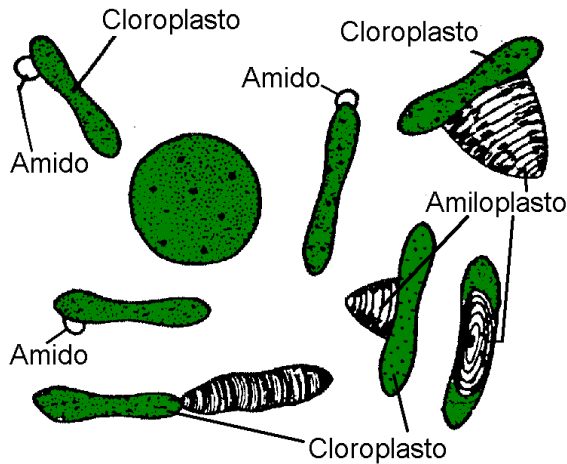


Fig. 20. Estágio do desenvolvimento de amiloplastos na orquídea *Phajus maculata* (Orchidaceae). Retirado de Fahne (1974).

VACUOLO

O vacúolo (Fig. 9) é delimitado por uma membrana simples, semi-permeável, denominada tonoplasto. Contém água e várias substâncias inorgânicas e orgânicas, muitas das quais estão dissolvidas, constituindo o chamado suco vacuolar. O pH do suco vacuolar geralmente é ácido, pois o tonoplasto tem uma bomba de próton ativa. No vacúolo podem ser encontrados açúcares, ácidos orgânicos, proteínas, sais, pigmentos, etc.

As células meristemáticas possuem numerosos vacúolos pequenos. Nas células derivadas, estes vacúolos fundem-se, formando um único vacúolo central na maturidade. Assim, em células diferenciadas é comum a ocorrência de um só vacúolo, o qual pode ocupar um volume celular considerável. Nas células parenquimáticas, por exemplo, o vacúolo pode ocupar 90% do espaço celular.

Os vacúolos se originam do sistema de membranas do complexo de Golgi. O tamanho do vacúolo aumenta à medida que o tonoplasto incorpora vesículas derivadas do aparelho de Golgi na face de maturação. O vacúolo tem participação ativa em diversos processos metabólicos celulares e suas funções e propriedades dependem do tipo de célula no qual ocorre.

a) Vacúolo como compartimento osmoticamente ativo

Os vacúolos desempenham um papel dinâmico no crescimento e desenvolvimento da célula. Solutos orgânicos e inorgânicos são acumulados no vacúolo, originando uma pressão osmótica, a qual é responsável pela pressão de turgor, essencial para o alongamento celular. Dependendo do suprimento hídrico, as células podem estar túrgidas ou plasmolisadas.

b) Vacúolo como lisossomo

O vacúolo contém enzimas que hidrolizam proteínas, ácidos nucleicos etc., e sua ação hidrolítica faz com que seja considerado como parte do sistema lisossômico da célula vegetal. Neste processo, o tonoplasto forma invaginações em alguns locais e estas invaginações carregam material citoplasmático contendo constituintes como cloroplastos, mitocôndrias, ribossomos e outros. Cada invaginação se destaca do vacúolo e forma uma vesícula que fica suspensa no vacúolo; numa fase final ocorre a lise dos materiais trazidos para dentro do vacúolo.

A autofagia é uma função dos vacúolos que ocorrem nas células vegetais jovens; de um modo geral, os vacúolos das células maduras não têm essa função de degradar macromoléculas, a não ser nos processos de senescência (envelhecimento). Embora as proteinases dos vacúolos sejam muito ativas, sua dinâmica no “turnover” da proteína celular não está esclarecida.

c) Vacúolo como estrutura de armazenagem

Os vacúolos podem ser compartimentos de armazenagem dinâmicos, no qual íons, proteínas e outros metabólitos podem ser acumulados e mobilizados posteriormente.

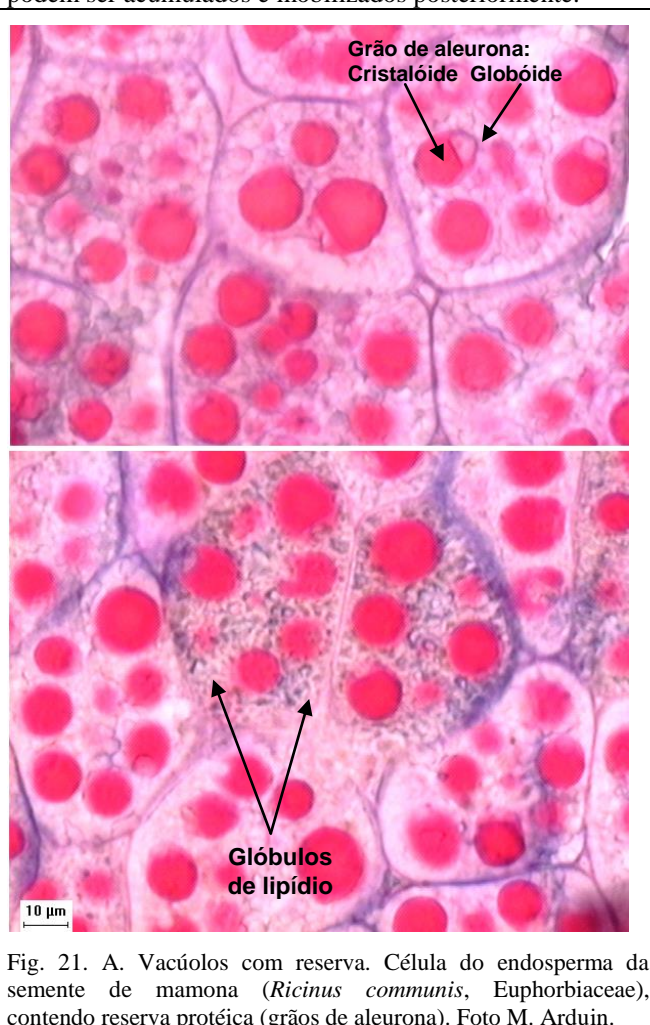


Fig. 21. A. Vacúolos com reserva. Célula do endosperma da semente de mamona (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae), contendo reserva protéica (grãos de aleurona). Foto M. Arduin.

Um exemplo conhecido ocorre nas células do endosperma da semente de mamona (*Ricinus communis* - Euphorbiaceae), cujos microvacúolos contêm proteínas e são conhecidos como grãos de aleurona (Fig. 21). As proteínas de reserva de sementes de leguminosas e outras dicotiledôneas são sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso, glicosiladas no retículo endoplasmático liso e transportadas até o Golgi, onde ocorre uma glicosilação posterior sendo então empacotadas em corpos protéicos. Durante a germinação, uma protease é transportada para o interior do vacúolo, degradando as proteínas de reserva.

Os vacúolos dos órgãos de reserva mostram uma variação sazonal no acúmulo e mobilização de carboidratos. A abertura e fechamento dos estômatos está relacionado com a entrada e saída de solutos dos vacúolos das células-guarda.

d) Vacúolos como local de depósito de produto do metabolismo secundário

Os vacúolos podem acumular substâncias do metabolismo secundário e produtos de descarte. Muitas plantas contêm em suas células pigmentos solúveis em água (Fig. 22), como antocianinas e betalaínas, os quais são acumulados no vacúolo. As células da epiderme da folha de trapoeiraba (*Rhoeo discolor* - Commelinaceae) contêm antocianinas no vacúolo. A beterraba

(*Beta vulgaris* - Chenopodiaceae) acumula betalaína. Outros produtos do metabolismo secundário, como alcalóides, saponinas, glicosídeos cianogênicos, etc. também podem ser acumulados no vacúolo. No caso da nicotina, um dos alcalóides produzido pelo tabaco (*Nicotiana tabacum* - Solanaceae), esta é sintetizada pelas células da raiz e transportada para o caule, onde se acumula no vacúolo. Também podem ser acumuladas substâncias fenólicas (Fig. 24), como taninos, os quais podem estar envolvidos na defesa da planta como substância dissuasora (evita ou diminui a herbivoria).

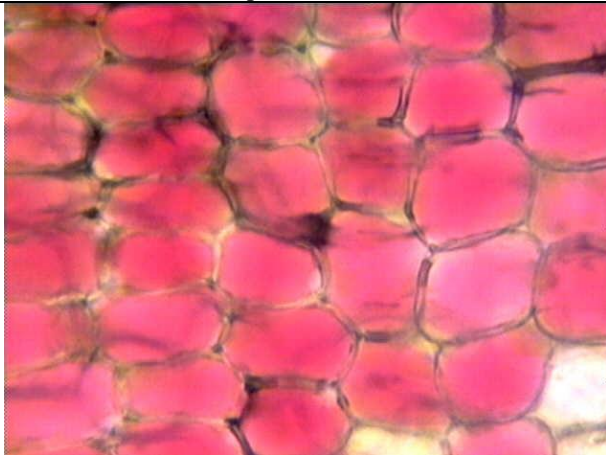


Fig. 22. Epiderme de dracena (*Dracaena* sp – Agavaceae) cujas células acumulam antocianina de cor vermelho-vinho no vacúolo.



Fig. 23. A. Células da epiderme de *Vanilla* sp. (Orchidaceae) contendo cristais de vários formatos. Foto M. Arduin.

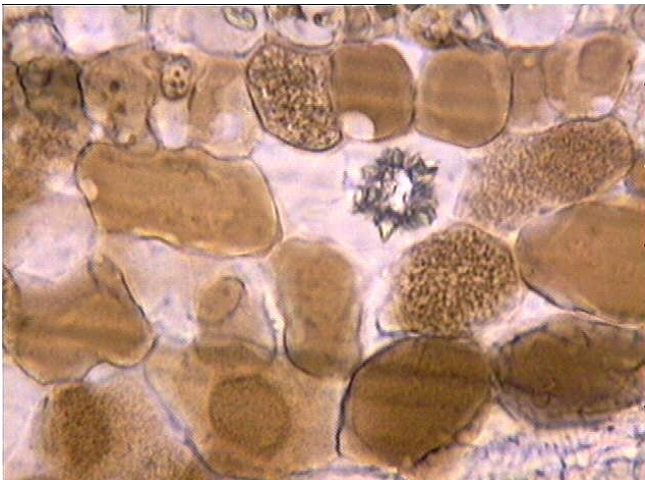


Fig. 24. Célula em folha de *Psidium* sp. (Myrtaceae) contendo substâncias fenólicas que podem apresentar aspecto homogêneo ou granuloso e uma célula contendo uma drusa. Foto M. Arduin.



Fig. 25. A - Idioblasto contendo ráfides no pecíolo de uma folha de banana-de-macaco (*Monstera deliciosa* - Araceae). B - Idioblasto ejetando as ráfides. Foto M. Arduin.

No vacúolo pode ocorrer o acúmulo de sais sob a forma de cristais como o oxalato de cálcio, que se apresenta como cristais prismáticos (Fig. 23), drusas (Fig. 24), ráfides (Fig. 25), etc. A conhecida folha de comigo-ninguém-pode (*Dieffenbachia* sp.), por exemplo, possui ráfides (feixe de cristais aciculares) em algumas de suas células. Quando uma pessoa ou animal mastiga a folha, as células contendo ráfides se rompem e estas perfuram as células da mucosa, possibilitando a ação da substância tóxica existente nas células foliares e que causa o edema. Os depósitos de ácido oxálico e cálcio geralmente não retornam ao citoplasma. Desse modo, do ponto de vista clássico, o vacúolo seria um substituto para o sistema de excreção dos animais. Recentemente, entretanto, surgiram evidências de que o oxalato pode ser remobilizado em caso de deficiência aguda de cálcio. É importante lembrar também que independentemente do papel fisiológico principal, o oxalato de cálcio também pode ser também um agente defensivo.

SUBSTÂNCIAS ERGÁSTICAS

As substâncias ergásticas (Ergástico, termo vindo do grego: ergon = trabalho) correspondem a produtos do metabolismo celular. Muitas dessas substâncias são materiais de reserva e/ou produtos descartados pelo metabolismo da célula. São encontradas na parede celular e nos vacúolos, podendo também estar associadas a outros componentes protoplasmáticos. Entre as substâncias ergásticas mais conhecidas destacam-se a celulose, amido, corpos de proteína, lipídios e substâncias relacionadas, sais orgânicos e inorgânicos e mesmo minerais. Pode estar sob a forma de cristais, com por exemplo os cristais prismáticos, as ráfides e drusas de oxalato de cálcio (Fig. 23-25) ou de cristólito de carbonato de cálcio. Depósitos de sílica ocorrem no interior das células em forma de partículas retangulares, cônicas ou como grãos. Também são ergásticas muitas outras substâncias orgânicas, tais como: substâncias fenólicas (Fig. Fig. 24), resinas, gomas, látex, alcalóides. Muitas vezes, as células que contêm as substâncias ergásticas são diferentes morfológica e fisiologicamente das demais células do tecido e, neste caso, recebem o nome de idioblastos.

MICROCORPOS

Os microcorpos são delimitados por uma membrana simples, apresentando formato esférico e tamanho de 0,5 a 1,5 μm . Internamente apresentam um conteúdo granuloso e às vezes inclusões cristalinas de proteína (Fig. 26). São denominados peroxissomos quando associados com o metabolismo da fotorrespiração, decompondo o ácido glicólico. Outros microcorpos são denominados glioxissomos quando contêm enzimas relacionadas com a conversão de lipídios em carboidratos durante a germinação de certas sementes.

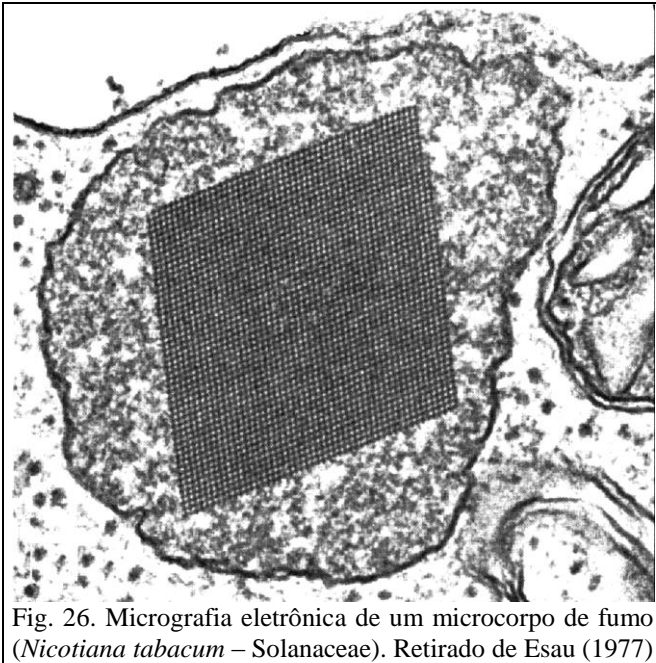


Fig. 26. Micrografia eletrônica de um microcorpo de fumo (*Nicotiana tabacum* – Solanaceae). Retirado de Esau (1977)

BIBLIOGRAFIA:

- ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. - Anatomy of seed plants. - Trad. B.L. de Morretes. 1ª Ed., S. Paulo, Ed. Edgard Blücher Ltda., 1974. 283 p.
- ESAU, K. Anatomy of Seed Plants. 2nd Ed. John Wiley & Sons, New York. 1977, 550 p.
- FAHN, A. Anatomia Vegetal. Trad. Espanhola da 3ª Ed inglesa. H. Blume Ediciones, Madri. 1974. 643p.
- JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A. & STEVENS, P. F. Plant Systematics – A phylogenetic approach. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, 1999. 464p.
- OLIVEIRA, E. C. Introdução À Biologia Vegetal. Edusp. 1996.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. Biologia Vegetal – 5ª Ed., Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1996
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. Biologia Vegetal – 6ª Ed., Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2001
- STEWART, W. N. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge, Cambridge University Press, 1983. (Leitura complementar).
- STRASBURGER, E.; NOLL, F.; SCHENCK, H. & SCHIMPER, A. F. W. 1974. Tratado de Botanica. 6^{ed}. Barcelona. 798p.