

Florescimento:

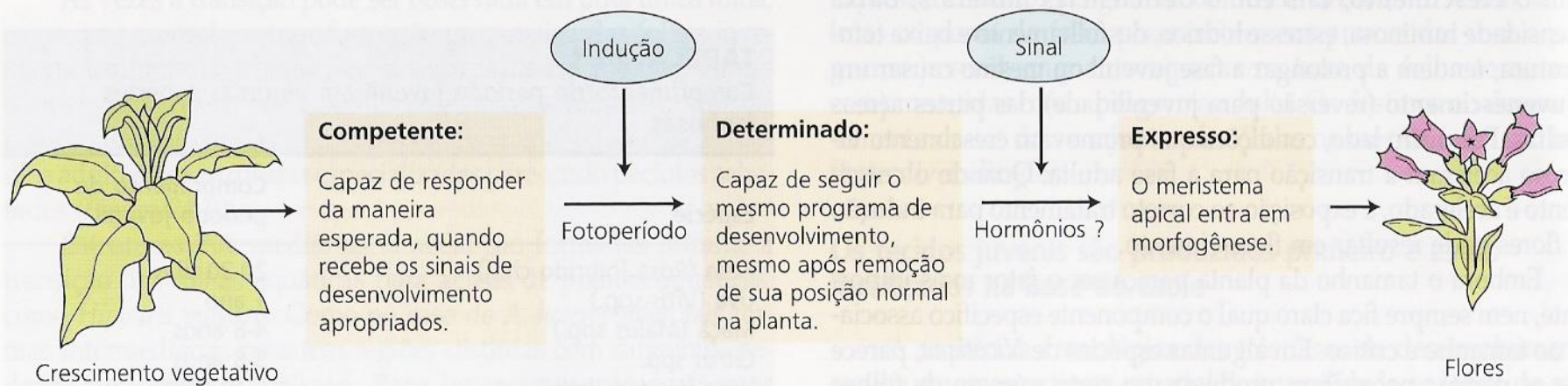


FIGURA 24.12 Um modelo simplificado para evocação floral no ápice do caule, no qual as células do meristema vegetativo adquirem novos destinos do desenvolvimento. Para iniciar o desenvolvimento floral, as células do meristema necessitam primeiro tornar-se competentes. Um meristema vegetativo competente é aquele que pode responder a um estímulo floral (indução), tornando-se determinado do ponto de vista floral (comprometido a produzir flores). O estado determinado é geralmente expresso, mas pode necessitar um sinal adicional (McDaniel e cols., 1992).

Flower Induction and Morphogenesis

The induction (triggering) of flower formation is, in many plants, dependent on the environment; however, the shape of flowers and their morphogenesis is regulated endogenously (developmental homeostasis; see p. 286). The precise regulation of flower formation is expressed not only in the strict hierarchical appearance of primordia for different floral organs, e.g. anthers, but also in the sequence of the primordia within the hierarchy (see Fig. 25.1).

In the morphogenesis of flowers *homeotic transformations* (see p. 316) are observed, e.g. *petals* → *sepals*, *petals* → *stamens*, *stamens* → *carpels*; these can be traced to mutated homeotic genes. Recently, a mutation (*agamous*) leading to agamous flowers in *Arabidopsis thaliana*, in which the stamens and carpels are fused to form petaloids (Fig. 25.2), has been characterised: In the wild type the gene affected in the *agamous* mutant codes for a general transcription factor that binds to regulatory DNA sequences and controls the relevant gene expression for the formation of stamens and carpels. Molecular analysis of the *deficiens* homeotic gene of *Antirrhinum majus* shows that this gene also codes for a general transcription factor (DNA-binding protein) with large homology to transcription factors from animal and yeast cells.



Fig. 25.1 a, b. Developmental stages in the formation of the flower bud of *Capparis spinosa*, var. *inermis*. **a** Formation of the androecial ring wall in the first whorl of the staminal initials. **b** Formation of the second whorl of the staminal initials. The carpel primordia are already apparent on the apical dome. *P* Petals; *R* androecial ring wall; *St* stamens. (After Leins and Metzner 1979)

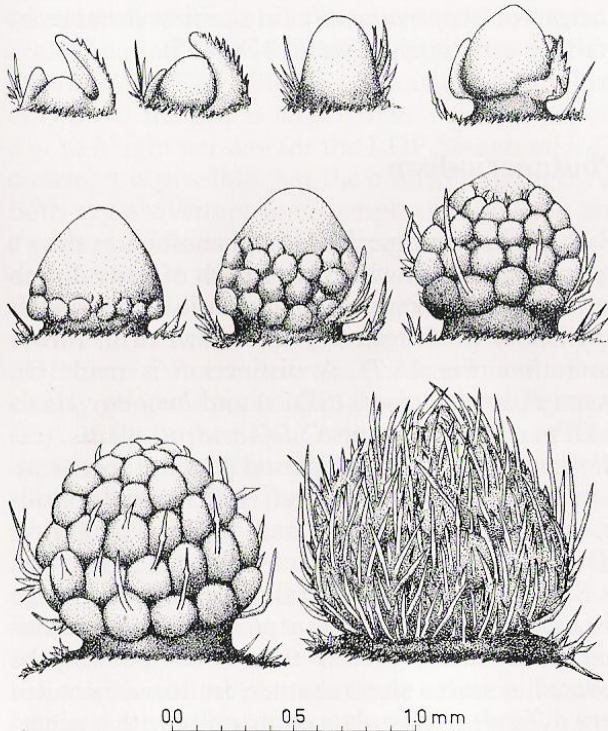
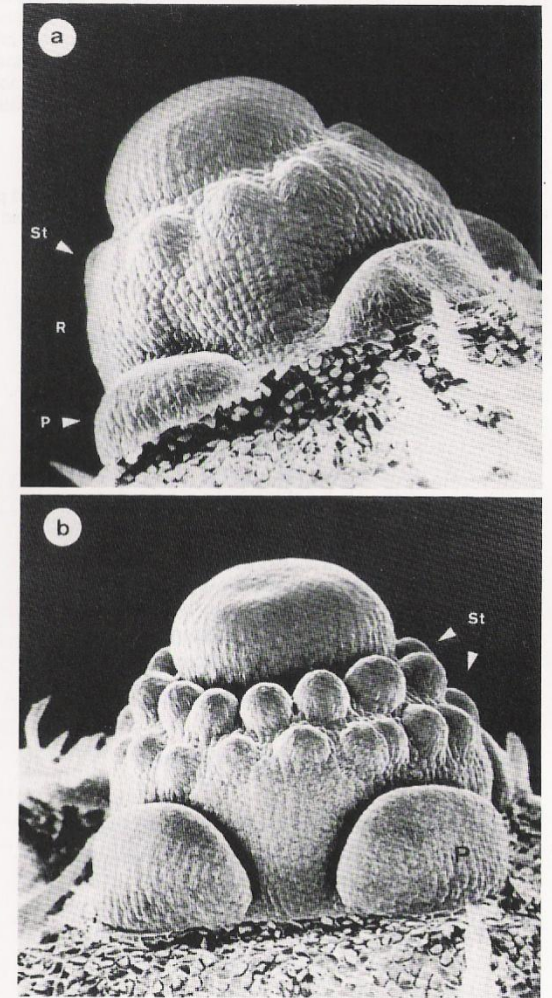
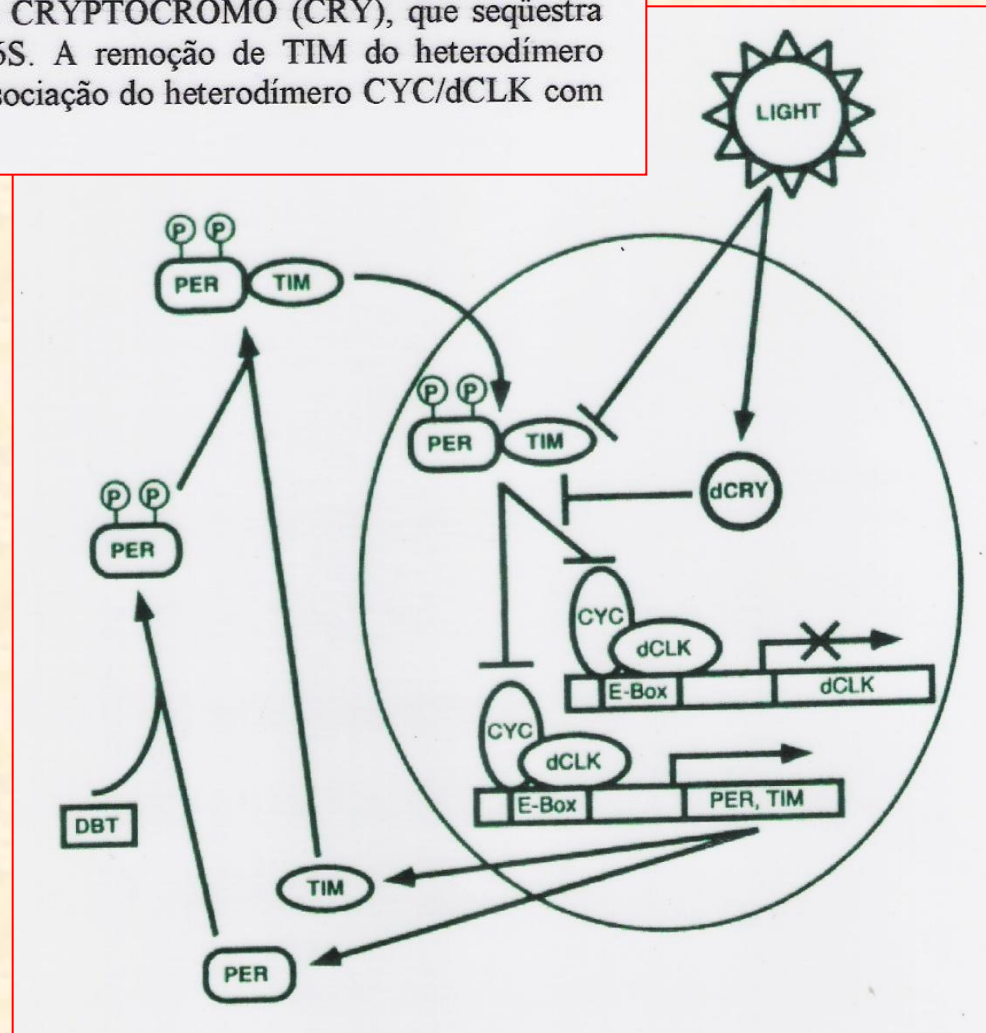


Fig. 25.4. Developmental stages of staminate inflorescence structures of cocklebur (*Xanthium strumarium*). *Left top* Vegetative apex. (After Salisbury 1955)

Figura 9. Modelo do oscilador central em *Drosophila*. O heterodímero CYC(dCLK)/dCLOCK (dCLK) liga-se a elementos do promotor *E-box* tornando-se um regulador positivo da transcrição dos genes *PERIOD* (*PER*) e *TIMELESS* (*TIM*). Em contrapartida, o heterodímero torna-se um regulador negativo da transcrição de *dCLK* (indicado pelo X na flecha transcricional). As proteínas *PER* e *TIM* acumulam no citoplasma, embora *PER* seja desestabilizado pela fosforilação mediada por *DOUBLETIME* (*DBT*) – (indicado pelos P nos círculos). A heterodimerização de *PER* com *TIM* estabiliza *PER* e possibilita o seu acúmulo, embora a cinética de heterodimerização e a localização nuclear promova um atraso no acúmulo de *PER*. O heterodímero *PER/TIM* complexa com o heterodímero *CYC/dCLK*, abolindo a regulação positiva da transcrição de *PER* e de *TIM* aliviando a regulação negativa da transcrição de *dCLK*. A luz ativa o *CRYPTOCROMO* (*CRY*), que seqüestra *TIM*, que é ubiquitinado e degradado via proteasomo 26S. A remoção de *TIM* do heterodímero *PER/TIM* possibilita recomeçar a transcrição através da associação do heterodímero *CYC/dCLK* com *E-boxes* contendo promotores. Fonte: McClung, 2000.

Relógio Biológico em *Drosophila*



Componentes do Relógio Biológico das Plantas:

4. A redução progressiva dos níveis de expressão de *LHY* e *CCA1* durante o dia permite o aumento nos níveis de transcrição de *TOC1* e atingir o nível máximo em direção ao final do dia.

5. *TOC1* aumenta a expressão de *LHY* e *CCA1*, os quais atingem os níveis máximos ao amanhecer, iniciando o ciclo novamente.

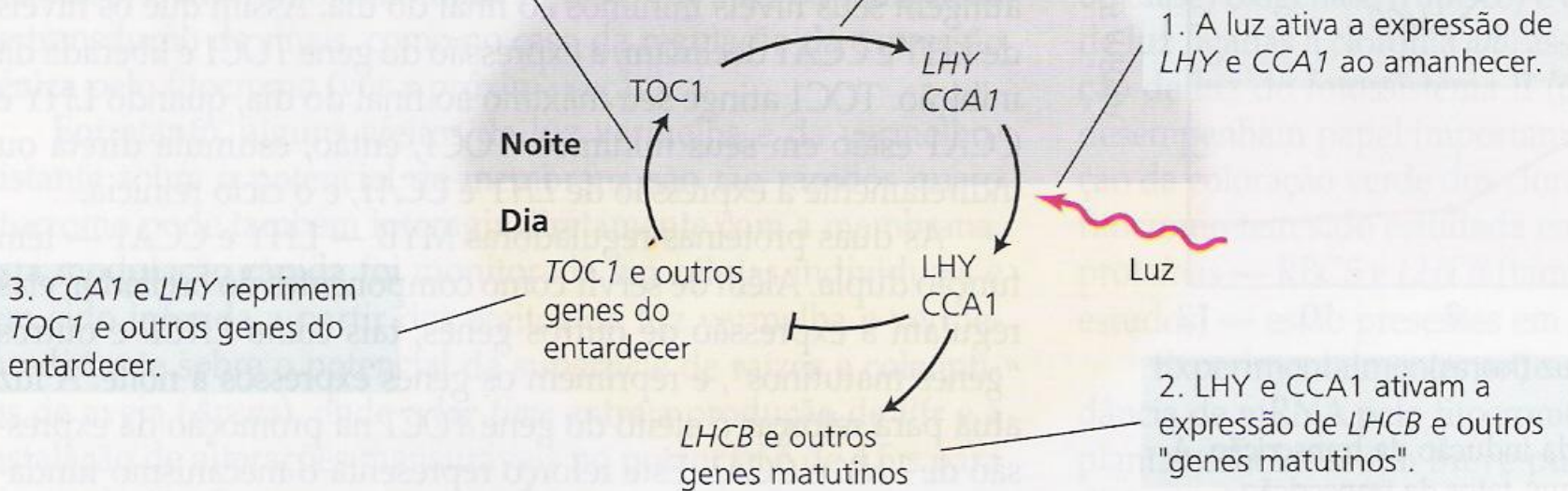
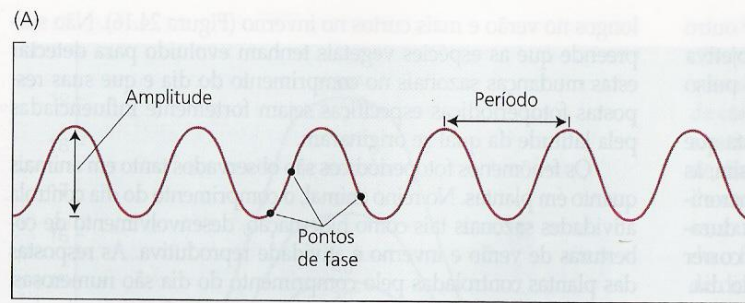
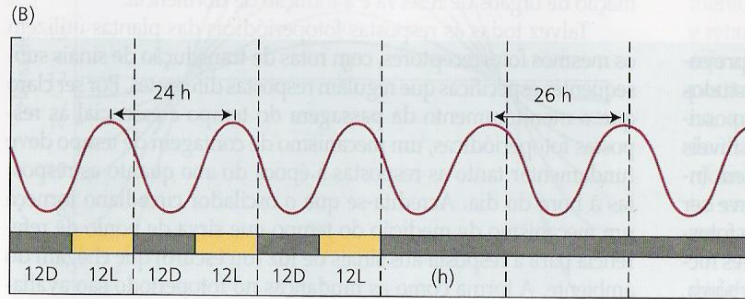


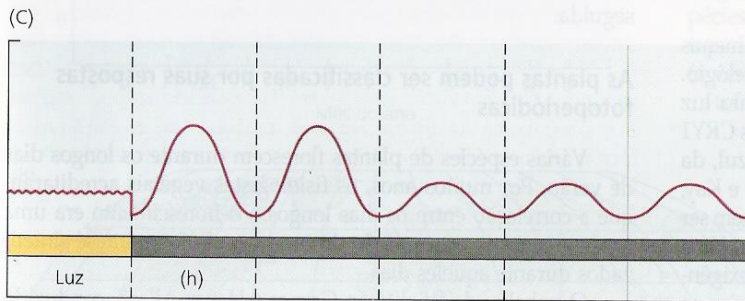
FIGURA 17.18 Modelo do oscilador circadiano, mostrando as interações hipotéticas entre os genes *TOC1* e os genes *MYB*, *LHY* e *CCA1*. A luz atua ao amanhecer para aumentar a expressão de *LHY* e *CCA1*. *LHY* e *CCA1* atuam para regular outros genes diurnos e do anoitecer.



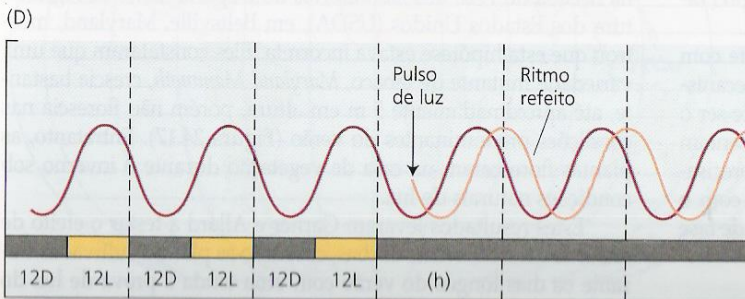
Um ritmo circadiano típico. O **período** é o tempo entre pontos comparáveis no ciclo repetitivo; a **fase** é qualquer ponto no ciclo reconhecível por seu relacionamento com o restante do ciclo; a **amplitude** é a distância entre um pico e um vale.



Um ritmo circadiano sincronizado a um ciclo de 24 horas de luz — escuro (L — D) e sua reversão para o período de curso livre (26 horas neste exemplo) após a transferência para o escuro contínuo.

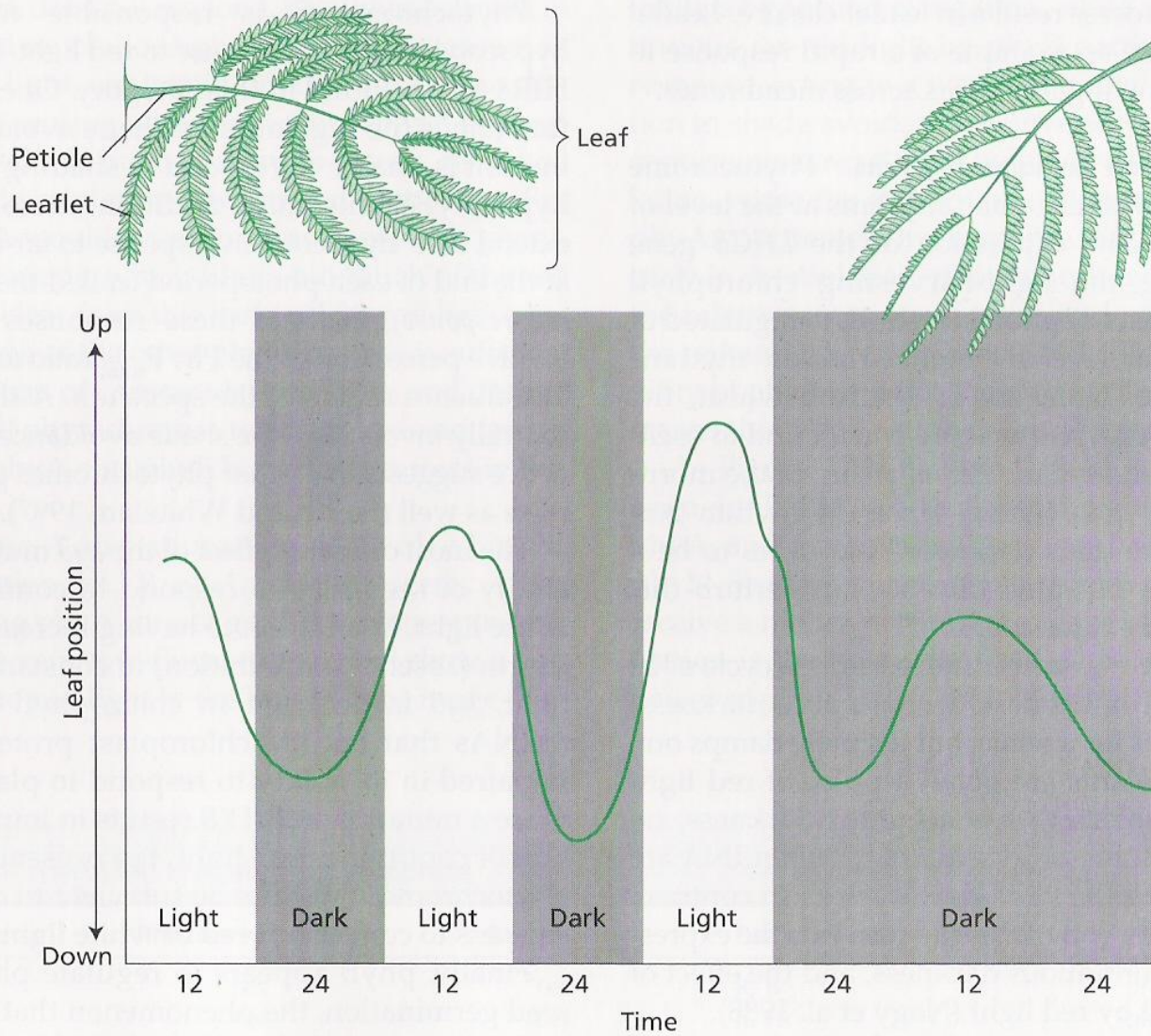


Suspensão de um ritmo circadiano em luz intensa contínua e a liberação ou reinício do ritmo após a transferência para a escuridão.



Típica mudança de fase em resposta a um pulso de luz aplicado logo após a transferência para o escuro. O ritmo tem sua fase alterada (atrasado) sem alteração no período.

FIGURA 24.15 Algumas características dos ritmos circadianos.



Nictinastismo

Figure 17.14 Circadian rhythm in the diurnal movements of *Albizzia* leaves. The leaves are elevated in the morning and lowered in the evening. In parallel with the raising and lowering of the leaves, the leaflets open and close. The rhythm persists at a lower amplitude for a limited time in total darkness.

Genes Envolvidos na Regulação do Desenvolvimento Floral:

- **Genes Homeóticos:**

- Codificam fatores de transcrição que determinam a localização na qual estruturas específicas se desenvolvem. Conferem identidade aos órgãos.

- **Genes de Identidade dos Meristemas:**

- Reguladores positivos dos genes de identidade dos órgãos florais
⇒ AGAMOUS-LIKE-20 e LEAFY;

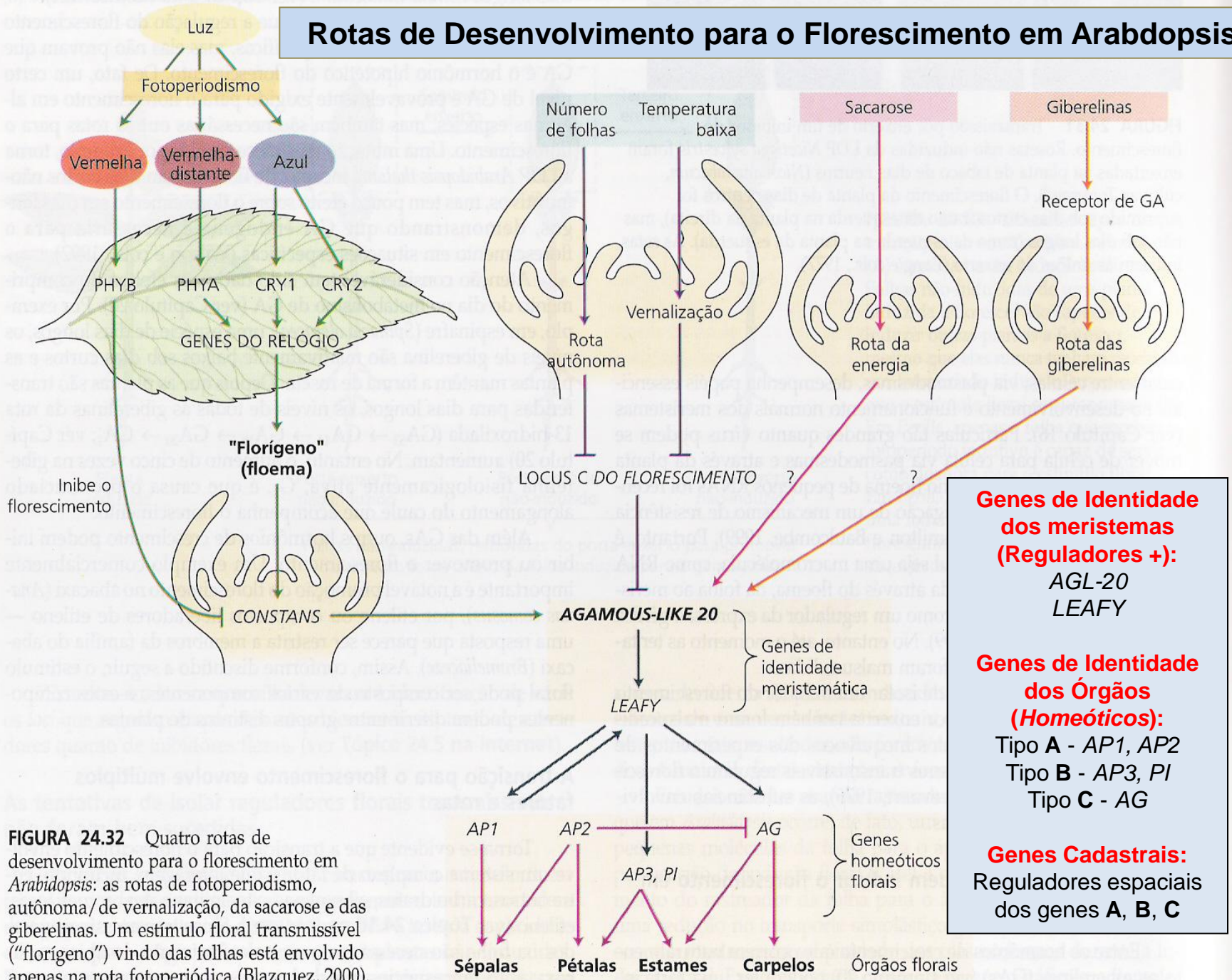
- **Genes de Identidade dos Órgãos Florais:**

- Controlam diretamente a identidade floral. As proteínas codificadas por esses genes são fatores de transcrição que controlam a expressão de outros genes, cujos produtos estão envolvidos na formação e/ou função dos órgãos florais (verticilos florais) ⇒ AGAMOUS/APETALA/PISTILLATA;

- **Genes Cadastrais:**

- Atuam como reguladores espaciais dos genes de identidade dos órgãos florais (AGAMOUS/APETALA/PISTILLATA), definindo os limites de sua expressão.

Rotas de Desenvolvimento para o Florescimento em Arabidopsis



Genes de Identidade dos meristemas (Reguladores +):
 AGL-20
 LEAFY

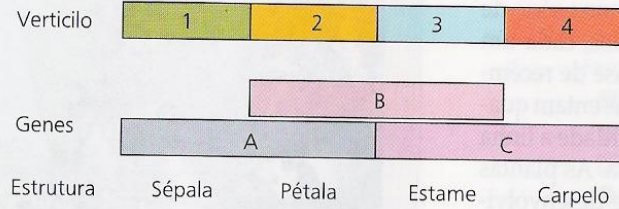
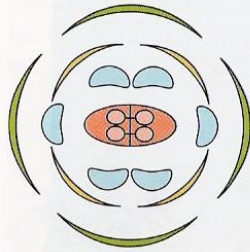
Genes de Identidade dos Órgãos (Homeóticos):
 Tipo A - AP1, AP2
 Tipo B - AP3, PI
 Tipo C - AG

Genes Cadastrais:
 Reguladores espaciais dos genes A, B, C

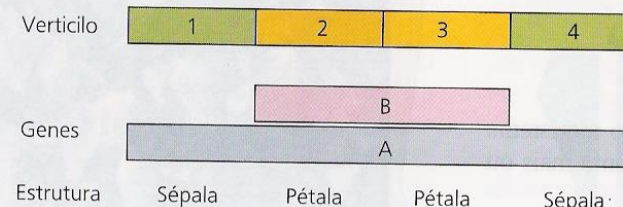
FIGURA 24.32 Quatro rotas de desenvolvimento para o florescimento em *Arabidopsis*: as rotas de fotoperiodismo, autônoma/de vernalização, da sacarose e das giberelinas. Um estímulo floral transmissível ("florigeno") vindo das folhas está envolvido apenas na rota fotoperiódica (Blazquez, 2000).

Modelo ABC: Identidade dos Verticilos Florais

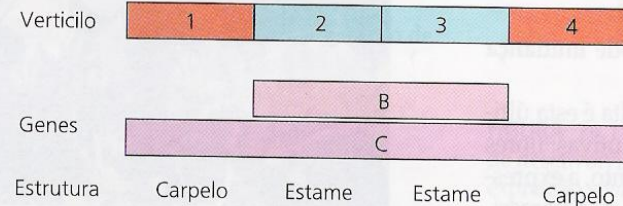
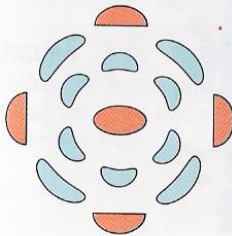
(A) Tipo selvagem



(B) Perda da função C



(C) Perda da função A



(D) Perda da função B

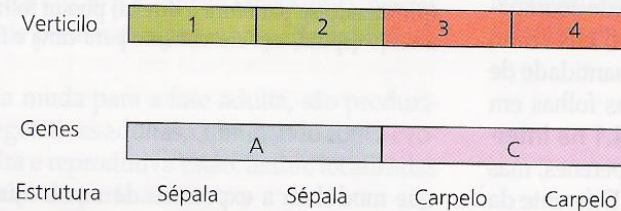
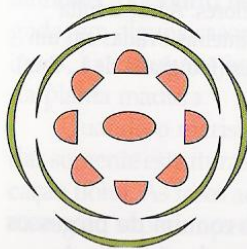


FIGURA 24.8 Interpretação dos fenótipos de mutantes florais homeóticos baseados no modelo ABC. (A) Tipo selvagem. (B) A perda da função C resulta na expansão da função A ao longo do meristema floral. (C) A perda da função A resulta na distribuição da função C ao longo do meristema. (D) A perda da função B resulta na expressão somente das funções A e C.

- Atividade isolada de **A** especifica **sépalas**;
- Atividades de **A** e **B** são necessárias para formar **pétalas**;
- Atividades de **B** e **C** formam **estames**;
- Atividade isolada de **C** especifica **carpelos**.

Modelo ABC:

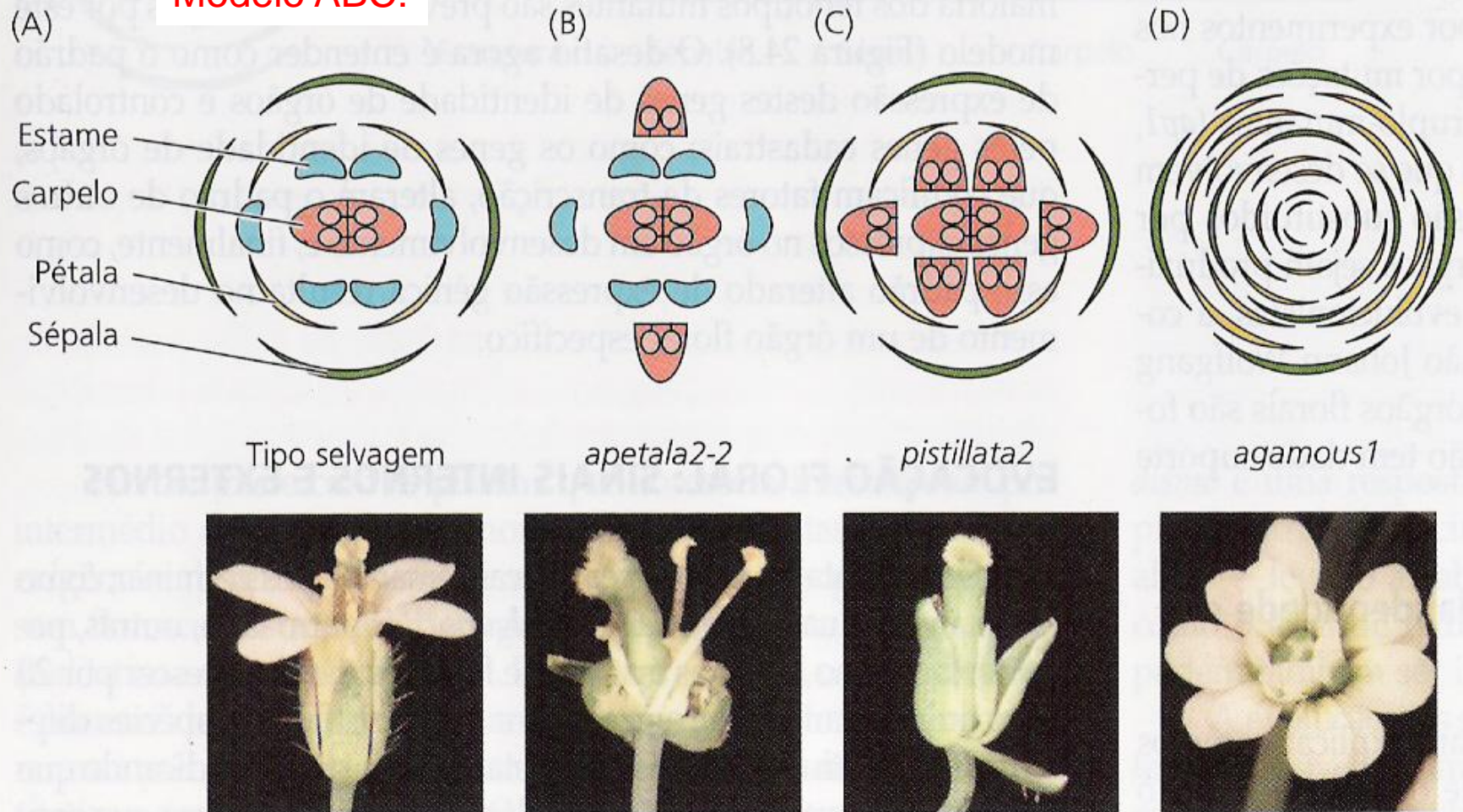


FIGURA 24.5 As mutações nos genes de identidade de órgãos florais alteram drasticamente a estrutura da flor. (A) Tipo selvagem; (B) mutantes *apetala2-2* não possuem sépalas e pétalas; (C) mutantes *pistillata2* não possuem pétalas e estames; (D) mutantes *agamous1* não possuem estames e carpelos (Bewley e cols., 2000).

Modelo ABC:

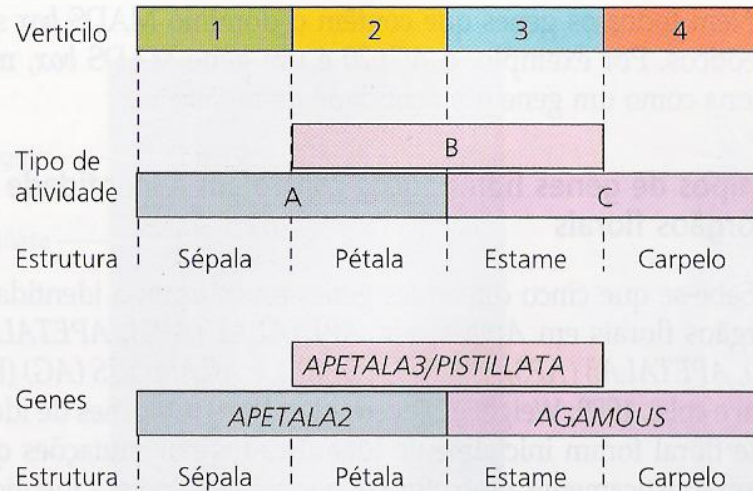
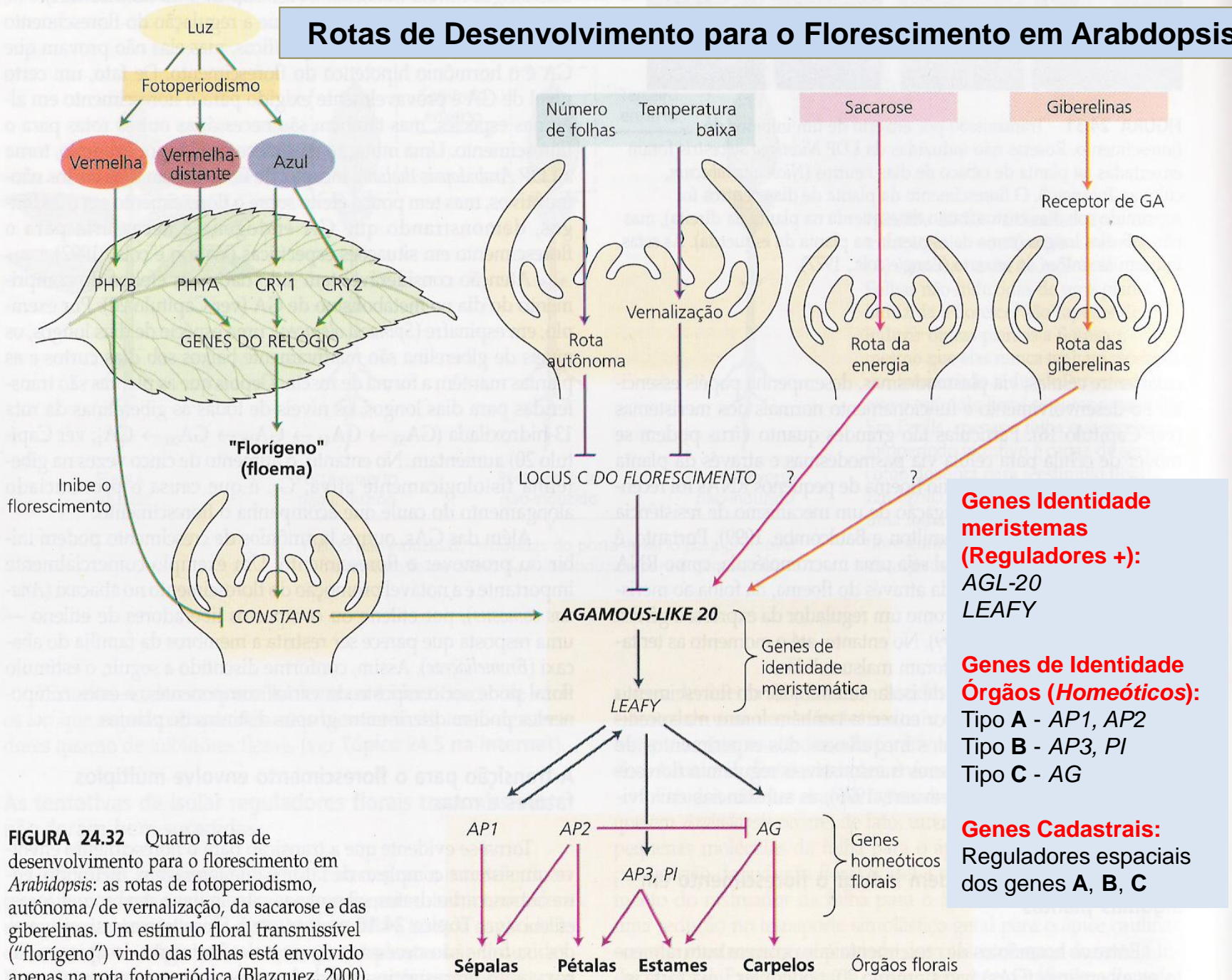


FIGURA 24.6 O modelo ABC para a aquisição da identidade de órgão floral está baseado nas interações de três tipos diferentes de atividades de genes homeóticos florais: A, B, e C. No primeiro verticilo, a expressão do tipo A (*AP2*) sozinho resulta na formação de sépalas. No segundo, a expressão dos tipos A (*AP2*) e B (*AP3/PI*) resulta na formação de pétalas. No terceiro verticilo, a expressão do B (*AP3/PI*) e C (*AG*) causa a formação de estames. No quarto verticilo, a atividade C (*AG*) sozinha especifica carpelos. Além disso, a atividade A (*AP2*) reprime a atividade C (*AG*) nos verticilos 1 e 2, enquanto a atividade C reprime a atividade A nos verticilos 3 e 4.



FIGURA 24.7 Um mutante quádruplo (*api1, ap2, ap3/pi, ag*) resulta na produção de estruturas tipo folha, em lugar de órgãos florais (cedida por John Bowman).

Rotas de Desenvolvimento para o Florescimento em Arabidopsis



Genes Identidade meristemas (Reguladores +):
 AGL-20
 LEAFY

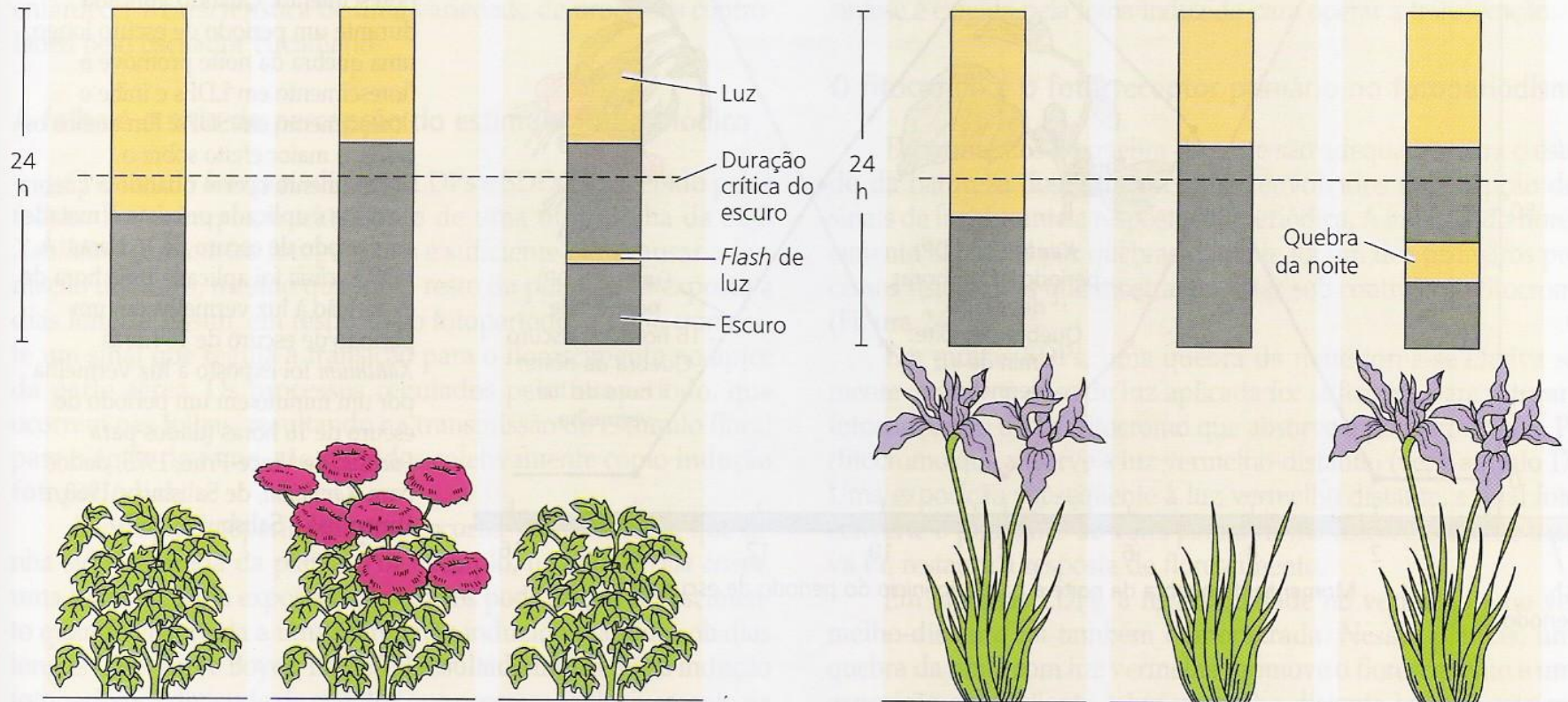
Genes de Identidade Órgãos (Homeóticos):
 Tipo A - AP1, AP2
 Tipo B - AP3, PI
 Tipo C - AG

Genes Cadastrais:
 Reguladores espaciais dos genes A, B, C

FIGURA 24.32 Quatro rotas de desenvolvimento para o florescimento em *Arabidopsis*: as rotas de fotoperiodismo, autônoma/de vernalização, da sacarose e das giberelinas. Um estímulo floral transmissível ("florigeno") vindo das folhas está envolvido apenas na rota fotoperiódica (Blazquez, 2000).

Fotoperiodismo:

(A)



Plantas de dias curtos

Plantas de dias curtos (noites longas) florescem quando o comprimento da noite excede um período crítico de escuro. A interrupção do período de escuro por um breve tratamento de luz (uma quebra da noite) impede o florescimento.

Plantas de dias longos

Plantas de dias longos (noites curtas) florescem se o comprimento da noite é mais curto do que um período crítico. Em algumas plantas de dias longos, o encurtamento da noite com uma quebra de noite induz o florescimento.

(B)

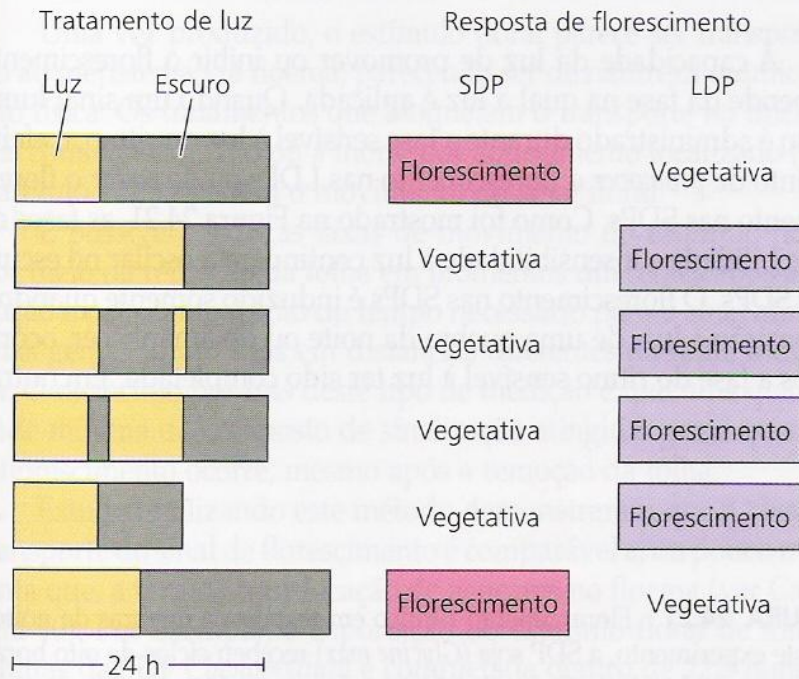
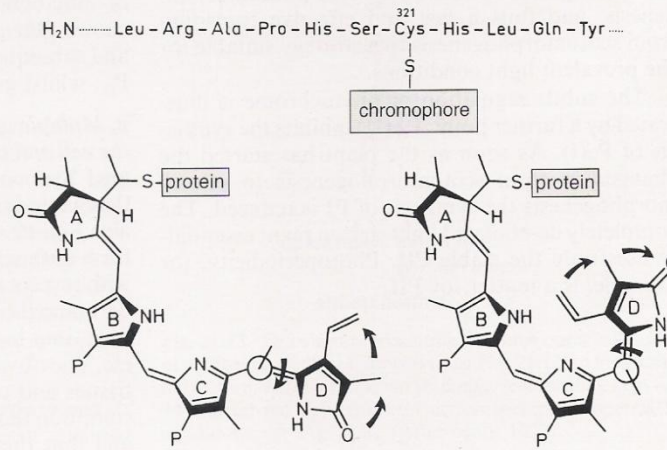
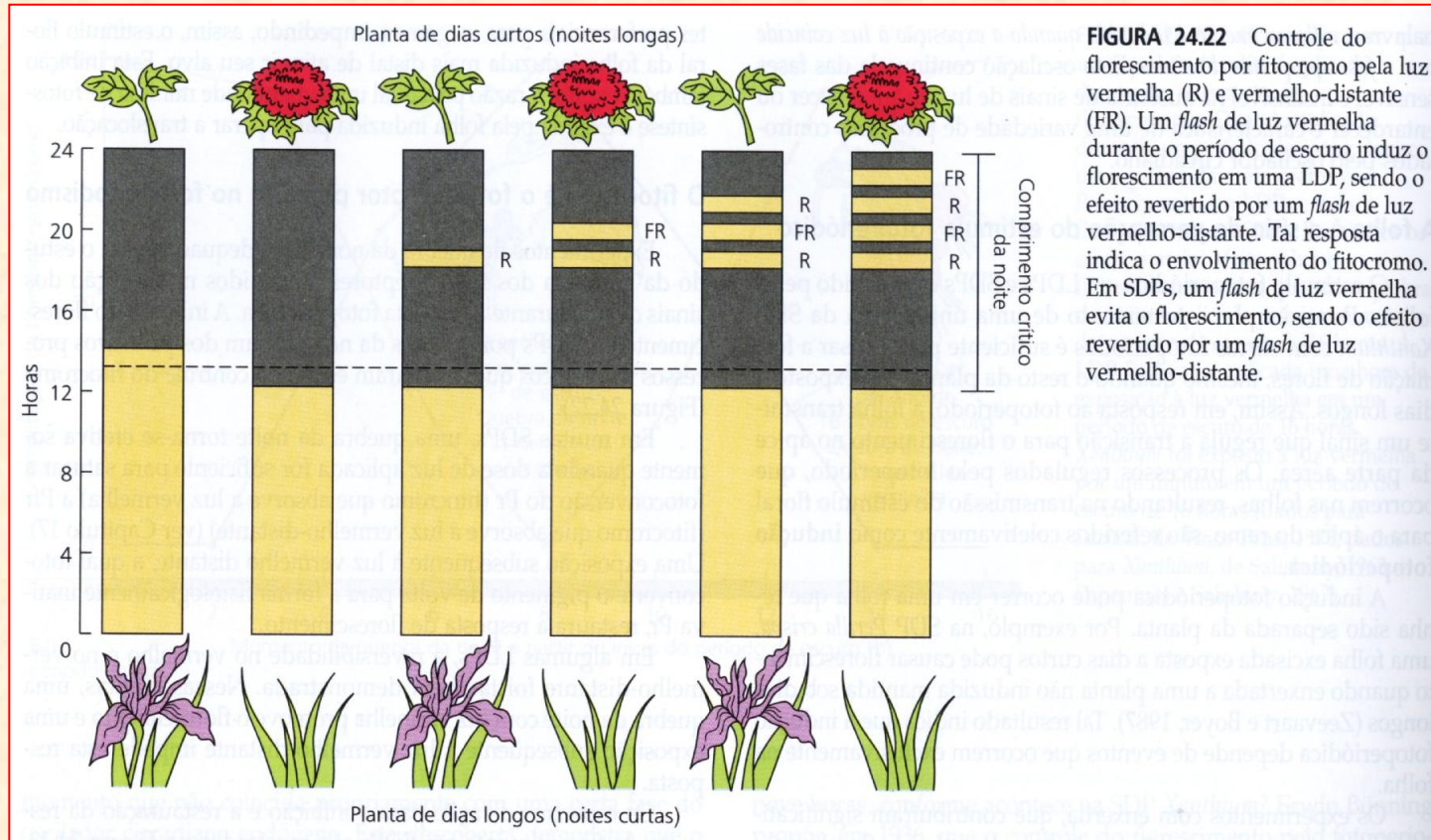


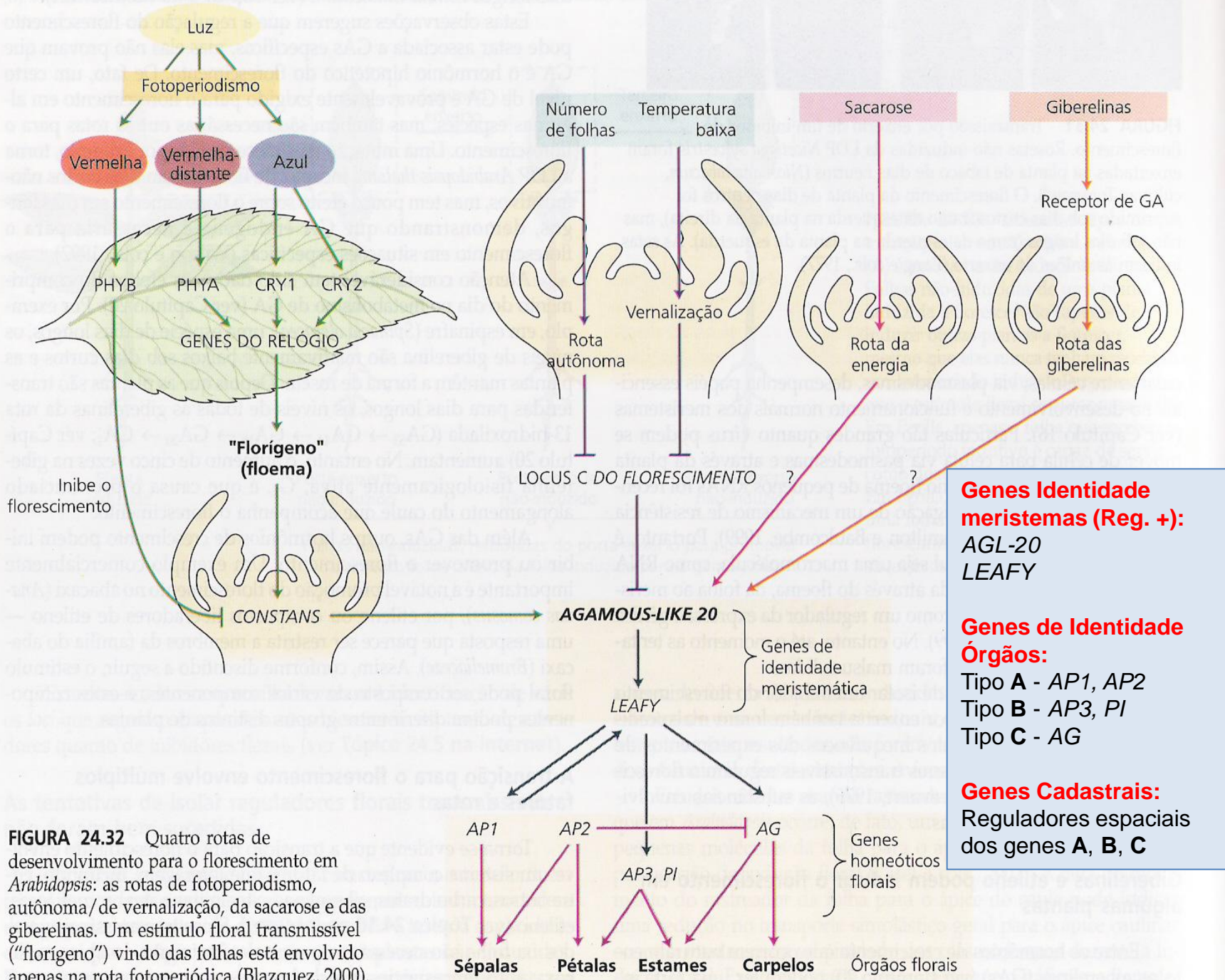
FIGURA 24.19 A regulação fotoperiódica do florescimento. (A) Efeitos sobre SDPs e LDPs. (B) Efeitos da duração do período de escuro sobre o florescimento. O tratamento de plantas de dias curtos e longos com fotoperíodos diferentes mostra claramente que a variável crítica é o comprimento do período escuro.

Fig. 21.10. Structure of phytochromobilin (phytochrome chromophore) in the P_r form (left) and P_{fr} form (right). Photoconversions of phytochrome involve the cis/trans isomerisation of the chromophore at the double bond between pyrrole rings C and D. This causes the methine bridge between rings C and D to fold back. Arrows indicate the assumed movement of ring D upon photoconversion. Changes in conformation of the apoprotein are a consequence of the photoconversion of the chromophore. Top Section of the polypeptide chain in the region of the chromophore domain (see Fig. 21.11). (After Rüdiger 1990)



Fitocromos





Genes Identidade meristemas (Reg. +):
AGL-20
LEAFY

Genes de Identidade Órgãos:
 Tipo A - *AP1*, *AP2*
 Tipo B - *AP3*, *PI*
 Tipo C - *AG*

Genes Cadastrais:
 Reguladores espaciais dos genes A, B, C

FIGURA 24.32 Quatro rotas de desenvolvimento para o florescimento em *Arabidopsis*: as rotas de fotoperiodismo, autônoma/de vernalização, da sacarose e das giberelinas. Um estímulo floral transmissível ("florigeno") vindo das folhas está envolvido apenas na rota fotoperiódica (Blazquez, 2000).

Dias curtos para dias longos no tempo 0

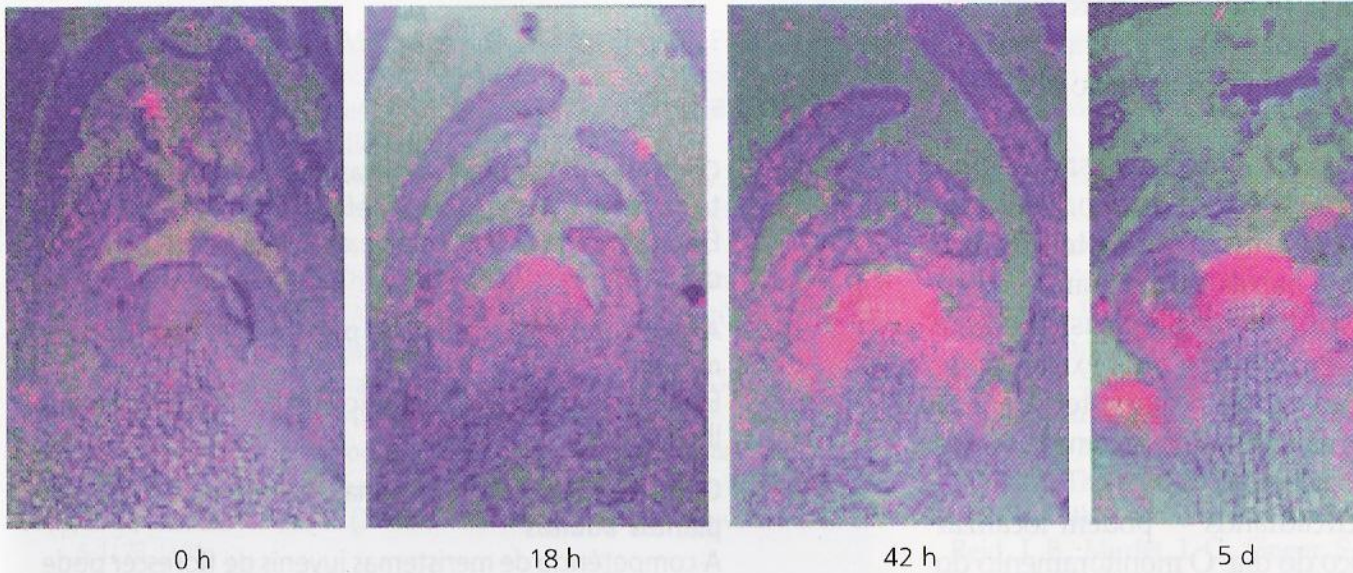


FIGURA 24.33 Aumento na expressão do gene *AGAMOUS-LIKE 20* (*AGL20*) durante o desencadeamento do florescimento no meristema apical do caule de *Arabidopsis*. Os tempos após a troca das plantas de SDs para LDs são indicados (Borner e cols., 2000).

Examples of flowering induction by gibberellins in plants with different environmental requirements for flowering

Flowering requirement	Plant	Effect of gibberellins
Long-day plants	<i>Arabidopsis</i>	Promotes in SD
	<i>Lolium</i>	Promotes in SD
	<i>Fuchsia</i>	Inhibits in LD
	<i>Anagallis</i>	No effect
Short-day plants	<i>Zinnia</i>	Promotes in LD
	<i>Fragaria</i>	Inhibits in SD
	<i>Xanthium</i>	No effect
Dual-day length plants	<i>Bryophyllum</i> (LSDP)	Promotes in SD
	<i>Coreopsis</i> (SLDP)	Promotes in SD
	<i>Cestrum</i> (LSDP)	Inhibits
Day-neutral plants	Many conifers	Promotes
	Many woody angiosperms	Inhibits
Plants requiring vernalization	<i>Daucus</i>	Promotes
	<i>Oenothera</i>	No effect

Note: LSDP, long-short-day-plants; SLDP, short-long-day plants; LD, long days; SD, short days.

PDC	PDL	PDCL	PDLC	PDN
Soja	Aveia	<i>Bryophyllum</i>	<i>Triflium repens</i> (trevo-branco)	<i>Phaseolus vulgaris</i> (feijão)
Milho	Trigo	<i>Kalanchoe</i>	<i>Campanula medium</i> (campainha)	<i>Castilleja chromosa</i>
Morango	Beterraba	<i>Cestrum nocturnum</i>	<i>Echeveria harmsii</i>	<i>Abronia villosa</i>
Fumo (tabaco)	<i>Arabidopsis</i>			
<i>Xanthium</i> (carrapicho)				

Teoria do Florígeno:

“Sob condições fotoperiódicas indutivas ocorre a produção de um sinal bioquímico (florígeno) nas folhas. Esse sinal é rapidamente translocado (via floema) para o ápice onde estimula a transformação (diferenciação) das gemas vegetativas em gemas florais”

Mikhail K. Chailakhyan (1902 - 1991)

FIGURA 25.31

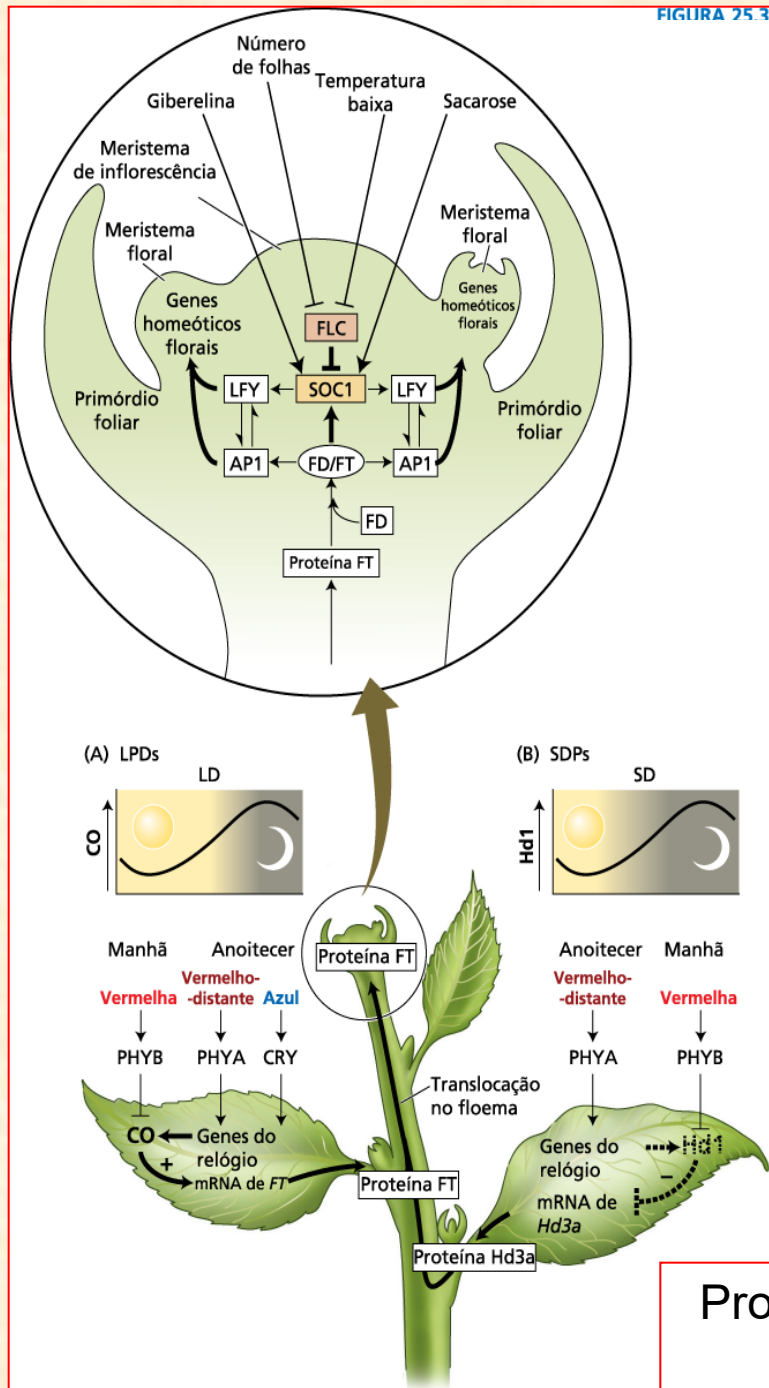


FIGURA 25.31 Múltiplas rotas de desenvolvimento para o florescimento em *Arabidopsis*: as rotas de fotoperiodismo, a autônoma e a de vernalização (temperatura baixa), assim como as rota da giberelina, podem afetar o florescimento. A rota fotoperiódica está localizada nas folhas e envolve a produção de um estímulo floral transmissível, que se acredita ser a proteína FT. (A) Em LPDs, como *Arabidopsis*, o mRNA de FT é produzido no floema, em resposta ao acúmulo da proteína CO sob dias longos. A proteína FT é, então, translocada via tubos crivados para o meristema apical. (B) Em SDPs, como o arroz, *Hd3a* (um FT relativo) é expresso quando a proteína repressora, Hd1, deixa de se acumular sob dias curtos (linhas pontilhadas indicam que os genes do relógio não ativam Hd1 em SD). No meristema (em destaque), as proteínas FT ou Hd3a interagem com outra proteína, FD. O complexo FT/FD, então, ativa os genes *AP1* e *SOC1*, o que desencadeia a expressão do gene *LFY*. Então, *LFY* e *AP1* desencadeiam a expressão dos genes homeóticos florais. As rotas autônoma e de vernalização regulam negativamente *FLC*, o qual atua como um regulador negativo de *SOC1*, no meristema, e um regulador negativo de FT, nas folhas.

Proteína FT = "Florígeno"
Hd3a (FT relativo)

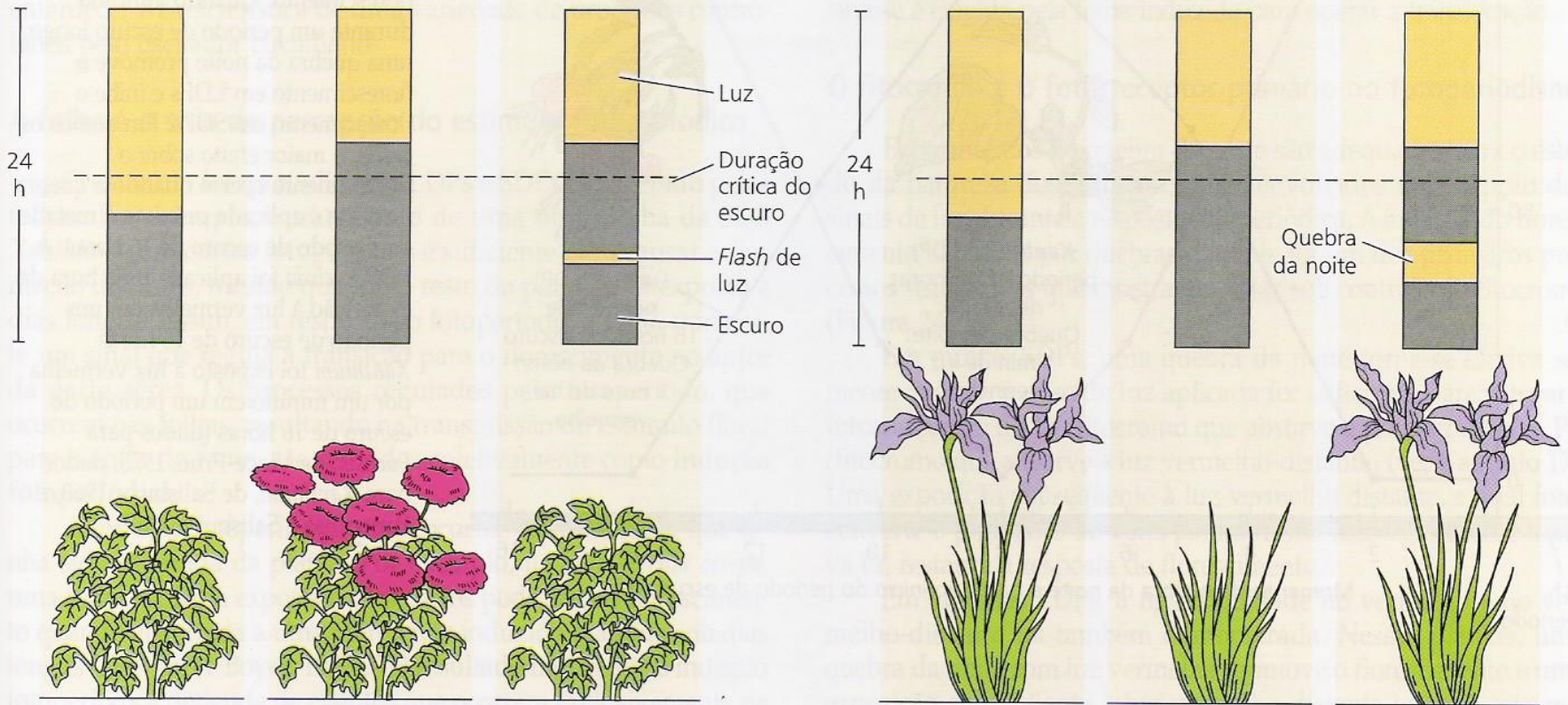
Experimentos de Enxertia

Evidências da existência do “Florígeno”

Espécie doadora (<u>induzida</u>) *Condição de cultivo (DL ou DC)	Classificação fotoperiódica da espécie doadora	Espécie receptora (<u>não-induzida</u>) *Condição de cultivo (DL ou DC)	Classificação fotoperiódica da espécie receptora	Resultado
<i>Perilla crispa</i> - DC	PDC	<i>Perilla crispa</i> - DL	PDC	Florescimento da planta receptora
<i>Nicotiana sylvestris</i> - DL	PDL	Maryland mammoth – DL	PDC	Florescimento da planta receptora
<i>Glycine max</i> var. agate	PDN	<i>Glicine max</i> var. biloxi – DL	PDC	Florescimento da planta receptora
<i>Nicotiana tabacum</i> var. trapezond	PDN	<i>Nicotiana sylvestris</i> - DC	PDL	Florescimento da planta receptora

Fotoperiodismo:

(A)



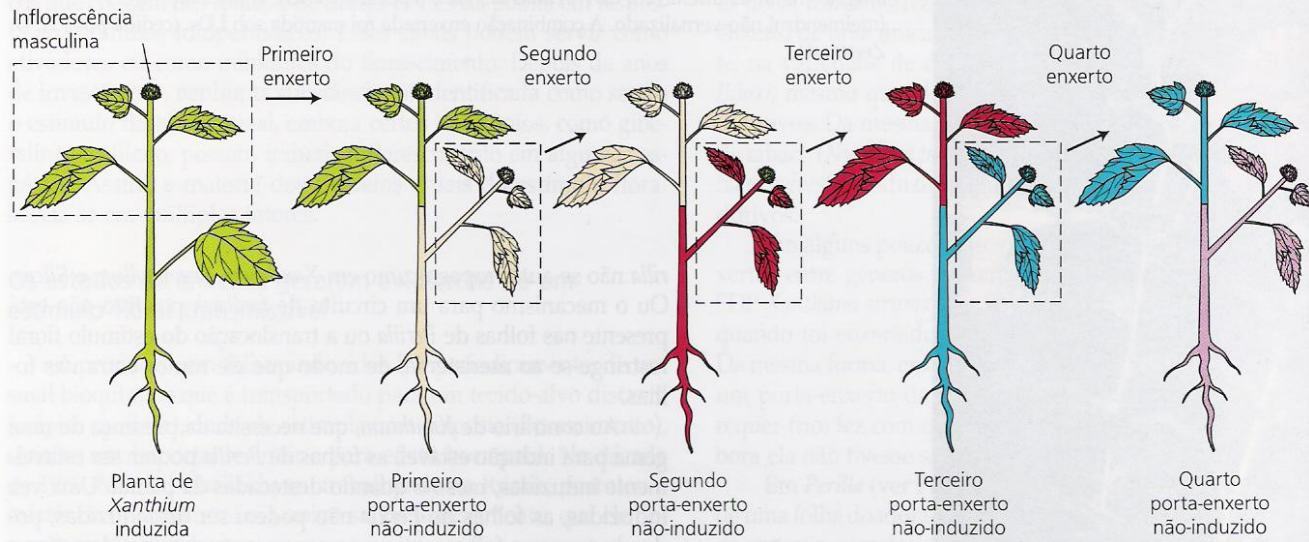
Plantas de dias curtos

Plantas de dias curtos (noites longas) florescem quando o comprimento da noite excede um período crítico de escuro. A interrupção do período de escuro por um breve tratamento de luz (uma quebra da noite) impede o florescimento.

Plantas de dias longos

Plantas de dias longos (noites curtas) florescem se o comprimento da noite é mais curto do que um período crítico. Em algumas plantas de dias longos, o encurtamento da noite com uma quebra de noite induz o florescimento.

(A) A indução indireta pode ser demonstrada em experimentos de enxertia em série, em *Xanthium*.



(B) A enxertia de folha induzida em ramo não-induzido provoca o florescimento em múltiplos enxertos, em *Perilla*.

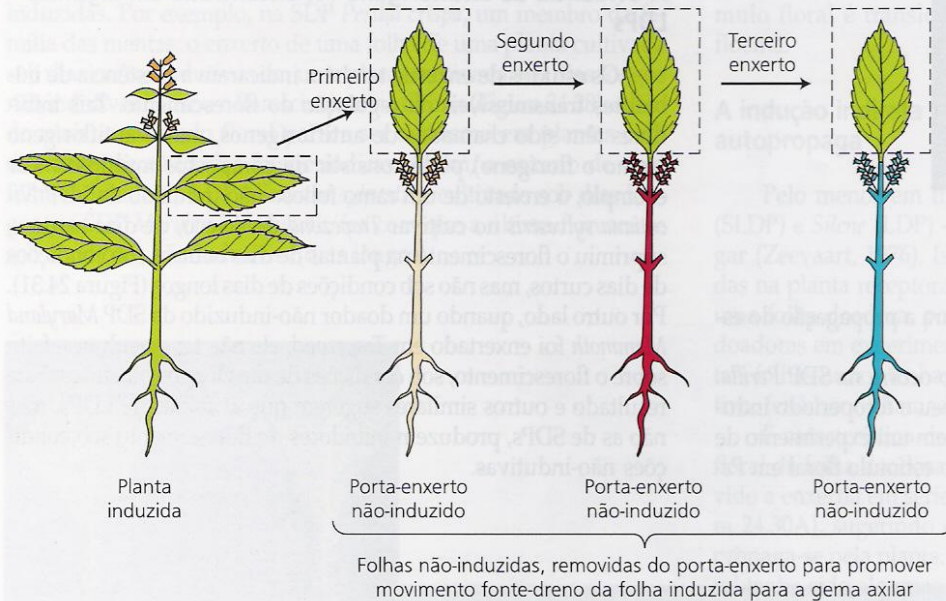


FIGURA 24.30 Diferentes tipos de indução foliar em *Xanthium* e *Perilla*. (A) *Xanthium* exibe indução indireta. Folhas não-induzidas de uma planta induzida a florescer são capazes de induzir outras plantas a florescer, mesmo que elas nunca tenham recebido um fotoperíodo indutivo, sugerindo que o estímulo floral se autopropaga. (B) Em *Perilla*, apenas a folha que recebeu o fotoperíodo indutivo é capaz de servir como doadora para o estímulo floral. Em *Perilla*, bem como em *Xanthium*, uma folha pode continuar a induzir o florescimento em experimentos sucessivos de enxertia (Lang, 1965).



Doador induzido do enxerto

Doador não-induzido do enxerto

FIGURA 24.28 Demonstração, por enxertia, de um estímulo floral gerado na folha na SDP *Perilla*. (Esquerda) O enxerto de uma folha induzida de uma planta cultivada sob dias curtos em um ramo não-induzido fez com que os ramos axilares produzissem flores. A folha da doadora foi aparada para facilitar a enxertia e as folhas superiores do porta-enxerto foram removidas para promover a translocação no floema do enxerto para os ramos receptores. (Direita) Enxertando uma folha não induzida de uma planta cultivada sob LDs resultou na formação de apenas ramos vegetativos (cedida por J. A. D. Zeevaart).

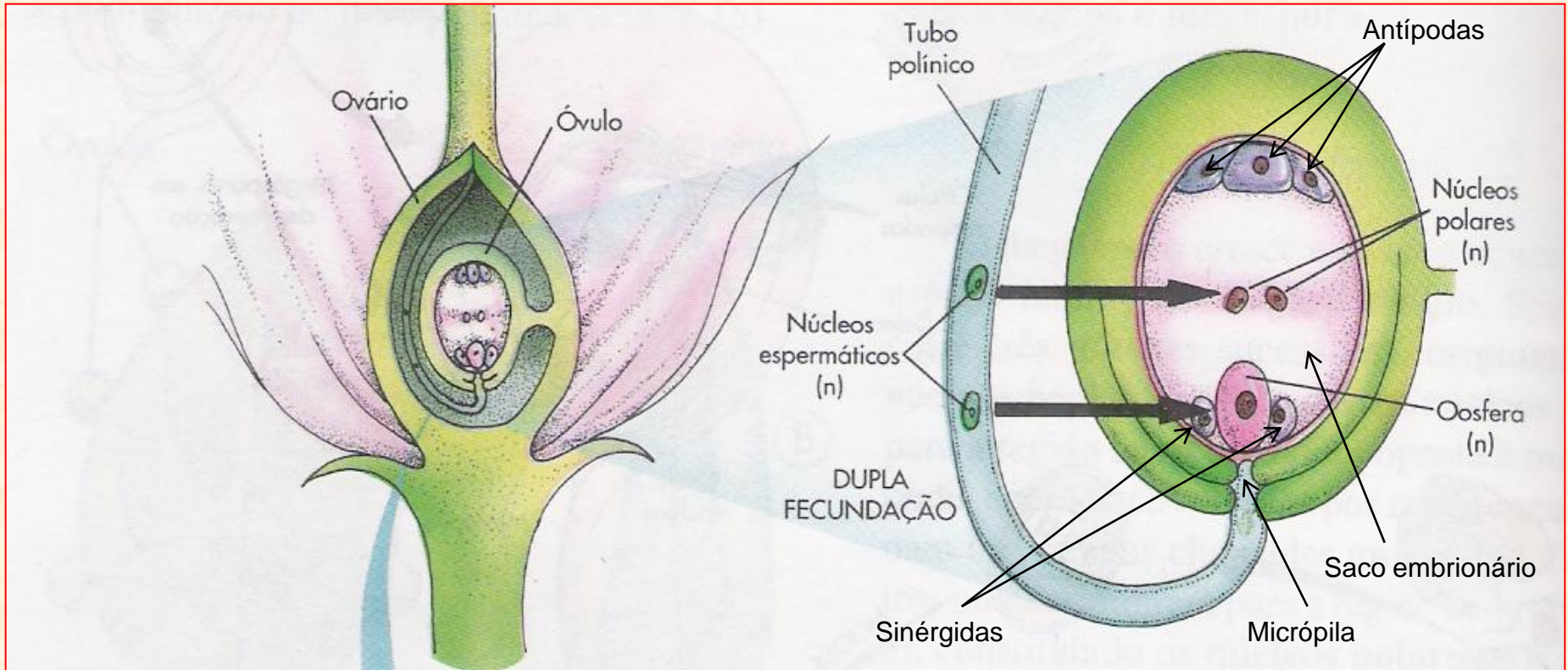


FIGURA 24.29 Transferência bem-sucedida do estímulo floral entre diferentes gêneros: o enxerto (ramo da direita) é a LDP *Petunia híbrida* e o porta-enxerto é *Hyosциamus niger* (meimendo) não-vernalizado. A combinação enxertada foi mantida sob LDs. (cedida por J.A. D. Zeevaart).



FIGURA 24.31 Transmissão por enxerto de um inibidor do florescimento. Rosetas não-induzidas da LDP *Nicotiana sylvestris* foram enxertadas na planta de tabaco de dias neutros (*Nicotiana tabacum*, cultivar *Trapezond*). O florescimento da planta de dias neutros foi suprimido sob dias curtos (ramo da esquerda na planta da direita), mas não sob dias longos (ramo da esquerda na planta da esquerda). As setas indicam as uniões do enxerto (Lang e cols., 1977).

Dupla-Fecundação:



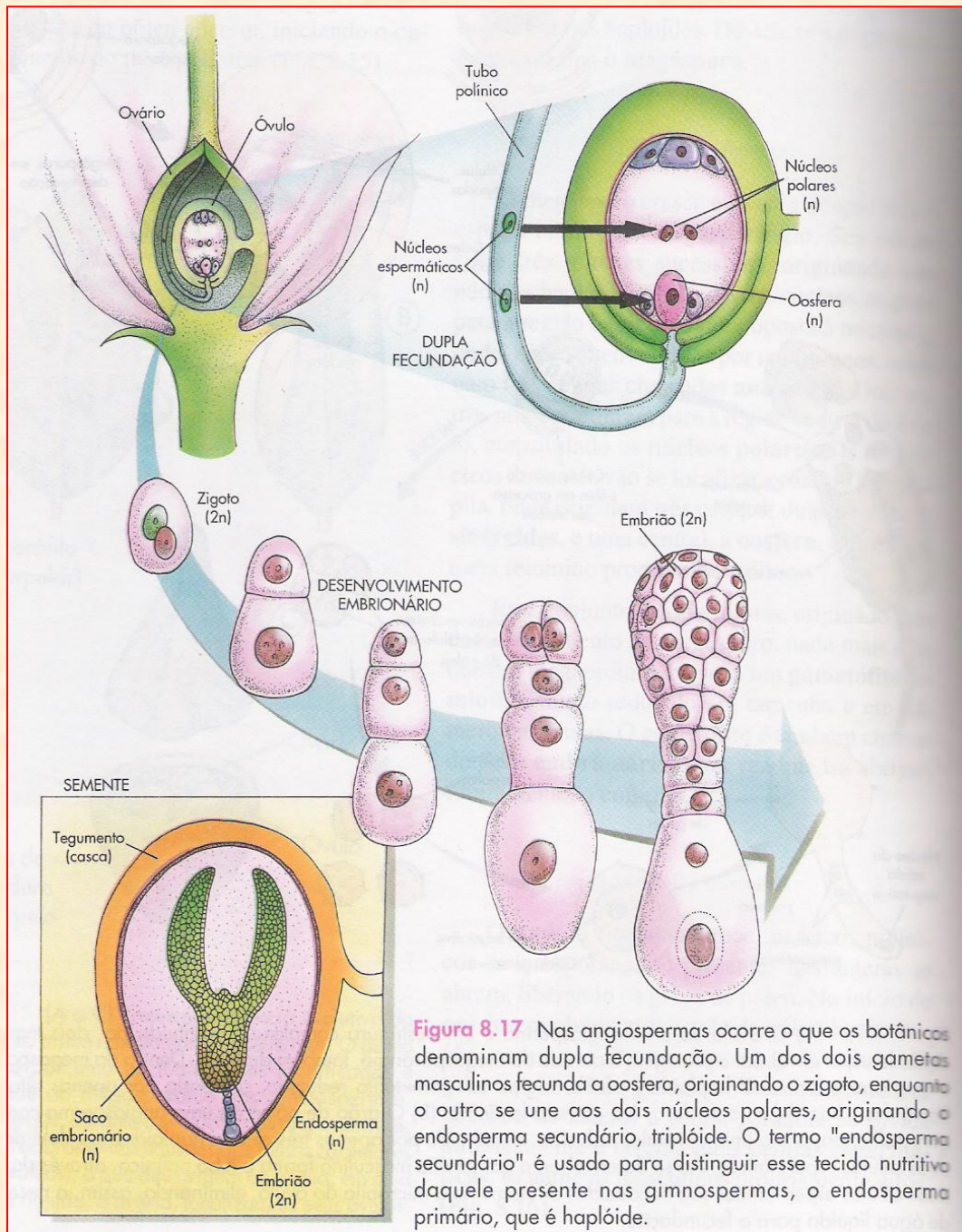


Figura 8.17 Nas angiospermas ocorre o que os botânicos denominam dupla fecundação. Um dos dois gametas masculinos fecunda a oosfera, originando o zigoto, enquanto o outro se une aos dois núcleos polares, originando o endosperma secundário, triploide. O termo "endosperma secundário" é usado para distinguir esse tecido nutritivo daquele presente nas gimnospermas, o endosperma primário, que é haploide.

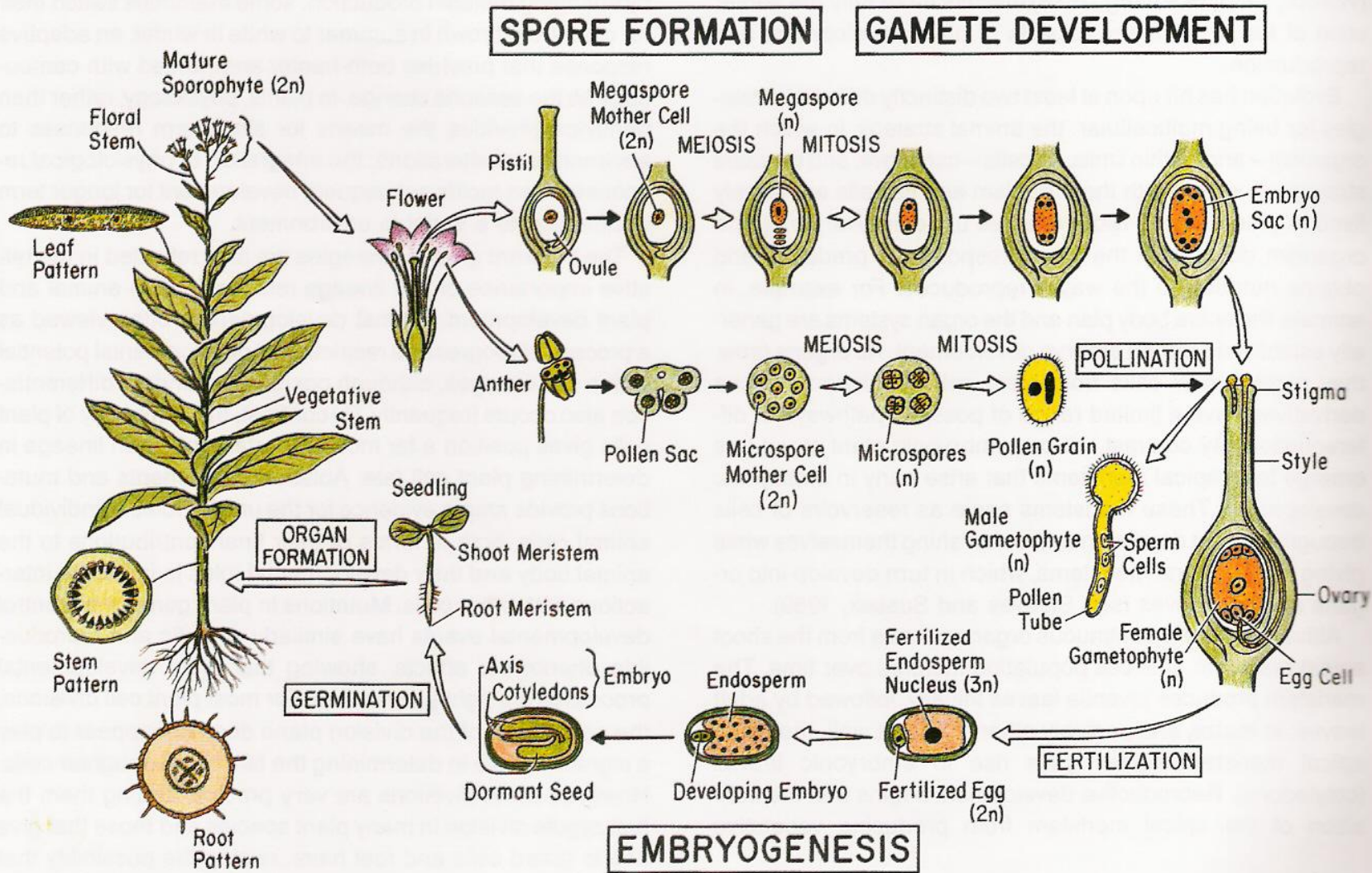


Figure 1. Life Cycle of a Flowering Plant.

From Goldberg (1988) and reproduced with permission of AAAS.

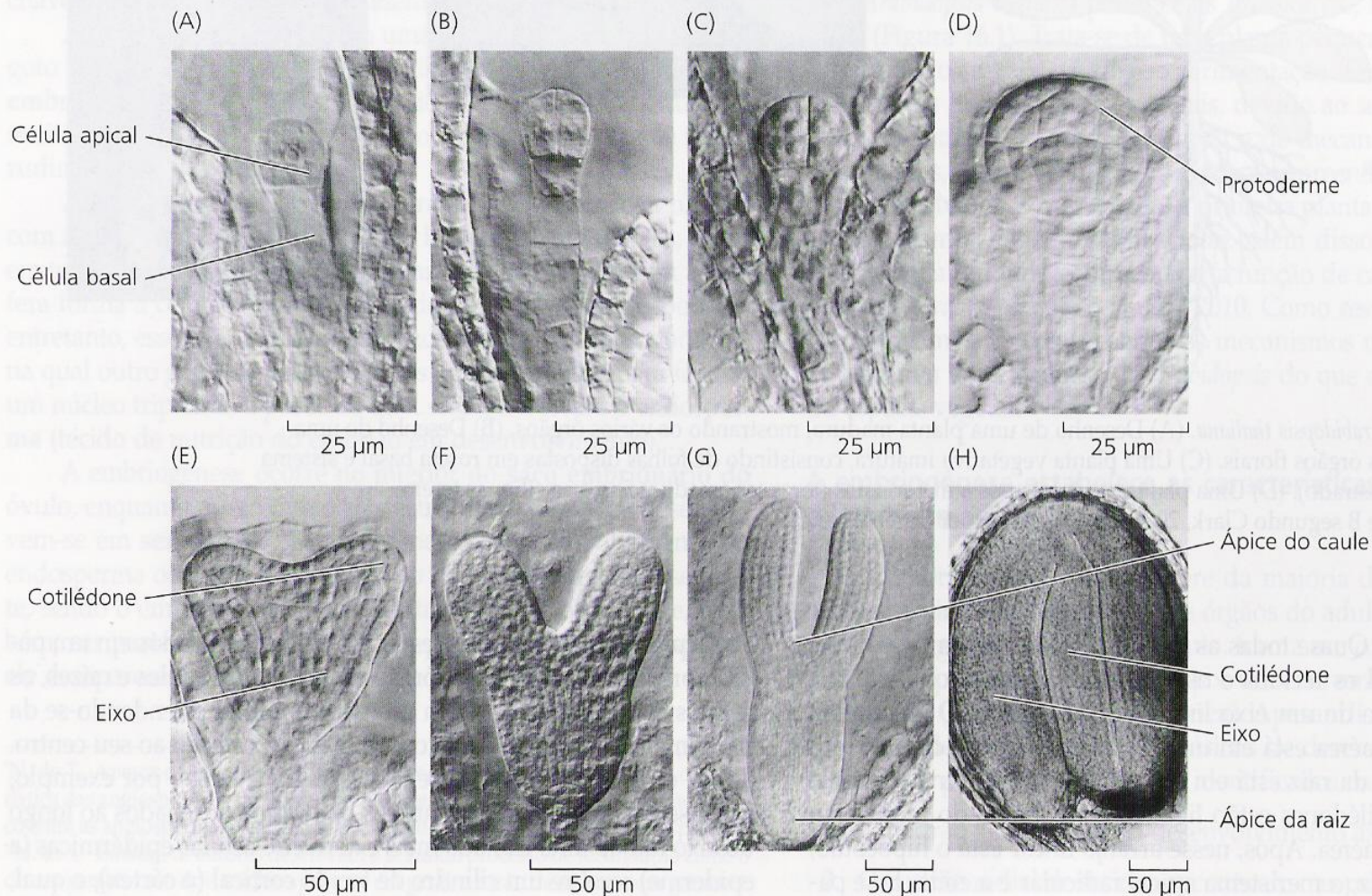


FIGURA 16.3 A embriogênese de *Arabidopsis* é caracterizada por um padrão definido de divisões celulares. Os estádios sucessivos da embriogênese estão aqui representados. (A) Embrião de uma célula após a primeira divisão do zigoto, formando as células apical e basal; (B) embrião de duas células; (C) embrião de oito células; (D) estádio globular inicial, que desenvolveu uma protoderme distinta (camada da superfície); (E) estádio de coração inicial; (F) estádio de coração tardio; (G) estádio de torpedão; (H) embrião maduro (West e Harada, 1993, fotografias de K. Matsudaira Yee; cedidas por John Harada, © American Society of Plant Biologists, impresso com permissão).

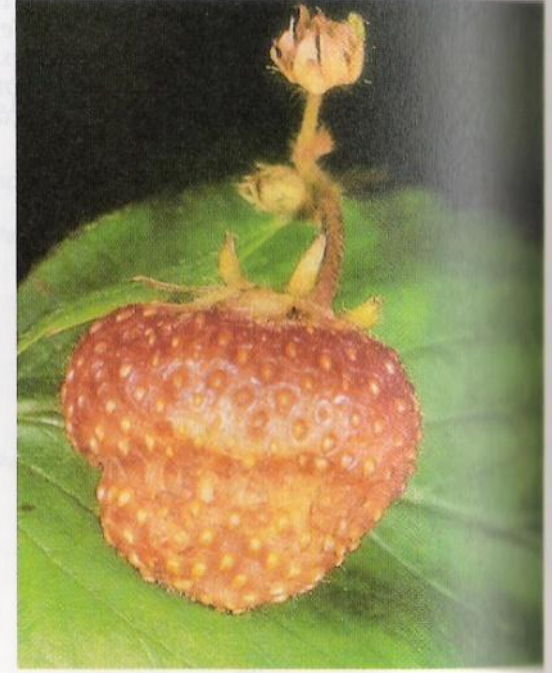
*N. de T. Segundo a nomenclatura atual, o meristema pró-vascular origina o sistema vascular primário, sem menção do termo procâmbio.



(a)



(b)



(c)

28.7

A auxina, produzida por embriões em desenvolvimento, promove a maturação da parede do ovário e o desenvolvimento de frutos carnosos. (a) Morango normal (*Fragaria ananassa*), (b) morango no qual todas as sementes foram removidas, e (c) morango no qual uma linha horizontal de sementes foi removida. Se uma pasta contendo auxina for aplicada ao (b), o morango poderá crescer normalmente.*

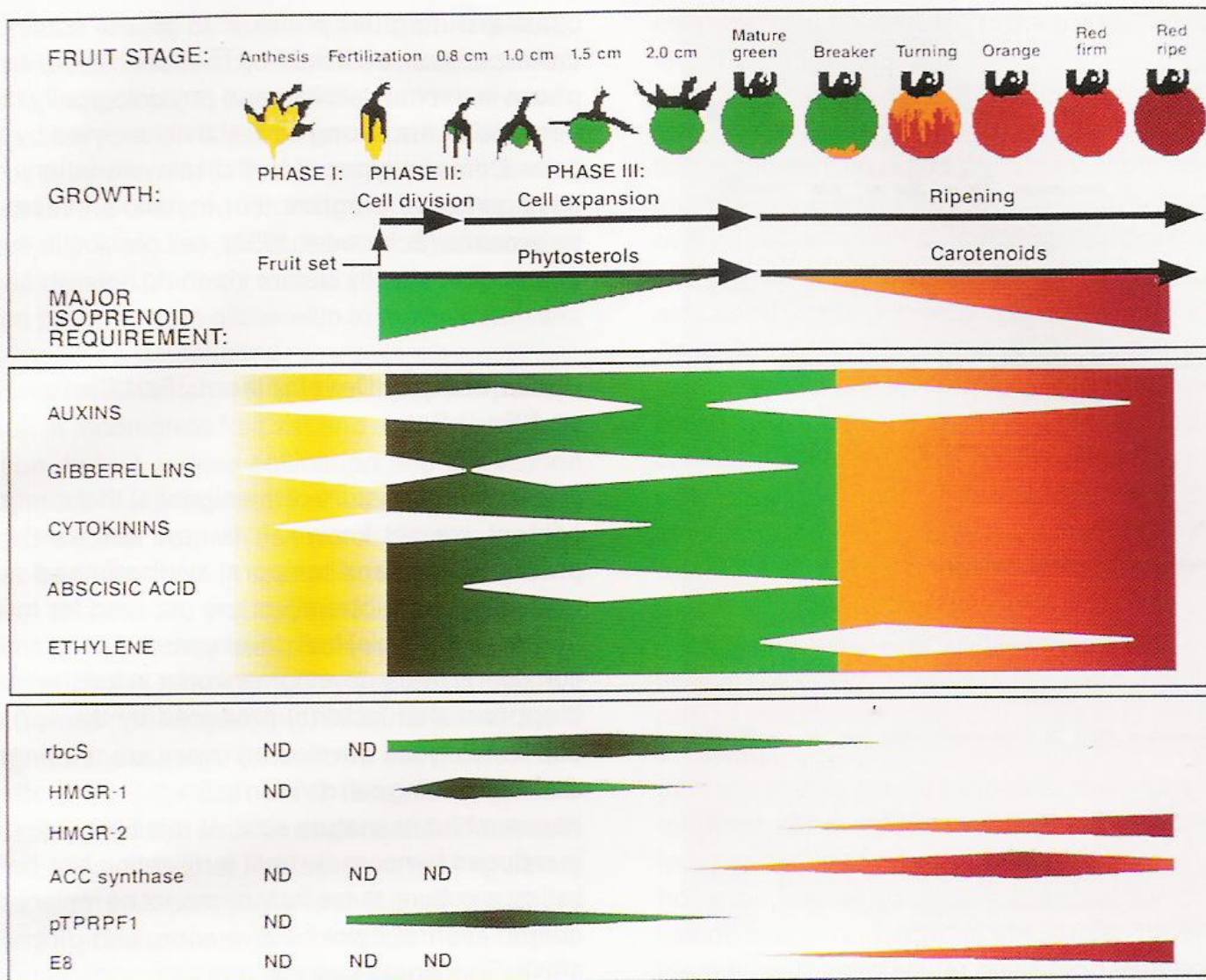


Figure 2. Hormonal Changes and Differential Gene Expression during Fruit Development.

Changes in hormone levels throughout tomato fruit development are indicated by white diamonds. Changes in steady state levels of selected mRNAs are indicated by green (phase II and III) and red (fruit ripening) diamonds.



Frutos e Infrutescências:

