



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

INTRODUÇÃO

Devido à sua importância econômica, a floração tem sido bastante estudada em todo o mundo e é 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 é um dos mais dramáticos e ainda enigmáticos eventos na vida das plantas superiores. 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, otimizando as colheitas e disponibilizando produtos em função das necessidades e demandas do mercado.

Estudos sobre a indução e o desenvolvimento floral, assim como abordagens científicas sobre a qualidade e a 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 re-

lativamente pequeno de espécies, geralmente herbáceas e de regiões temperadas, sendo nosso 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 superiores apresentam três fases de desenvolvimento relativamente bem definidas e que ocorrem numa seqüência obrigatória: a *fase juvenil*, a *fase adulta vegetativa* e a *fase adulta reprodutiva*.

Diferentemente dos animais, as mudanças de fase nas plantas são centralizadas numa única região, o *meristema apical caulinar*. Existem três tipos diferentes de meristemas caulinares: o vegetativo, o floral e o de inflorescência. Os dois últimos são 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.

A transição da fase juvenil para a fase adulta vegetativa é geralmente um processo gradual, podendo ser acompanhada por alterações em algumas características vegetativas, como a morfologia e a disposição (filotaxia) das folhas ou a modificação na capa-

cidade de enraizamento de ramos ou mesmo de folhas. Por outro lado, a transição da fase adulta vegetativa para a fase adulta reprodutiva, caracterizando a primeira etapa da reprodução sexuada, está associada a mudanças profundas nos padrões de morfogênese e de diferenciação celular do ápice meristemático caulinar ou das gemas axilares próximas a ele.

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

A *transição floral* envolve uma seqüência de etapas associadas a mudanças profundas nos padrões de morfogênese e diferenciação celular do ápice meristemático caulinar, apical ou lateral, resultando no meristema reprodutivo, suficientemente apto a produzir *flores* ou *inflorescências*. Por conveniência, subdivide-se o processo de floração em três fases: *indução*, *evocação* e *desenvolvimento floral*.

INDUÇÃO DA FLORAÇÃO

A indução floral 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, podendo também se dar em outros órgãos.

O estímulo indutor resulta tanto de fatores endógenos, tais como o estado nutricional, os teores hormonais e os ritmos circadianos, como de fatores ambientais, portanto externos à planta, dentre 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 fina da época de florescimento, garantindo o sucesso reprodutivo. Relacionadas diretamente a esses proces-

sos, menciona-se a disponibilidade de polinizadores e, a seguir, a dispersão de frutos e sementes (por animais, vento, água etc.) e, finalmente, temperatura, luminosidade e umidade adequadas para a germinação, crescimento e estabelecimento da nova planta (ver Cap. 17, Germinação).

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, permite 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 ocorre a percepção e a transdução 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 através do floema juntamente aos assimilados.

Para a floração, as plantas podem apresentar *respostas qualitativas* ou *obrigatórias*, isto é, quando há necessidade absoluta de um ou mais fatores ambientais para que o processo 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 terem como característica não apresentar durante o ano variações substanciais de *temperatura* e *fotoperíodo*, são encontradas plantas suficientemente sensíveis às pequenas mudanças no comprimento relativo do dia, na *irradiância* (quantidade) e *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, e representa 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 Cap. 15, Ritmos Circadianos nas Plantas).

Dentre os processos do desenvolvimento vegetal regulados através do comprimento do dia, encontram-se a tuberização, a dormência e brotação de gemas, a senescência, o enraizamento de estacas e a floração, sendo esta última a mais estudada. Enquanto as plantas que crescem mais próximas ao Equador tendem a florescer e produzir sementes em resposta a dias ligeiramente mais curtos, antes da seca e evitando as temperaturas elevadas do verão, nas espécies de regiões temperadas a floração ocorre principalmente na primavera e verão, de tal modo que a germinação e o crescimento inicial das plantas não ocorrem sob as condições adversas do inverno.

A resposta fotoperiódica de uma planta é determinada geneticamente e a sua classificação é baseada na transição floral. Dessa maneira, distinguem-se as *plantas de dias curtos* (PDC) ou de noites longas, que flo-

rescem quando mantidas em fotoperíodos inferiores a determinado valor crítico (*fotoperíodo crítico*), e as *plantas de dias longos* (PDL) ou de noites curtas que têm sua floração promovida quando o comprimento do dia excede certa duração (*fotoperíodo crítico*), num ciclo de 24 horas (Fig. 16.1). Existem também espécies que não têm a floração regulada através do comprimento dos dias, sendo denominadas plantas neutras, indiferentes ou autônomas (Fig. 16.2).

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 num intervalo de apenas 15 minutos. Essa sensibilidade ao *fotoperíodo* tende a ser mais aguçada em algumas plantas da região equatorial, onde as oscilações no comprimento dos dias são pequenas entre as estações do ano. Em contrapartida, nos locais de maior latitude, a resposta ao *fotoperíodo* pode ser mais ampla, como observado na mostarda (*Sinapis alba*).

Experimentos detalhados, modificando-se a duração dos períodos relativos de luz e escuro, assim como a interrupção da noite através de uma exposição curta à luz (tornando ineficiente o período de escuro), ou a interrupção do dia com um período breve 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 plantas de dia longo florescem quando períodos de noites curtas são fornecidos (Fig. 16.1). Para estas últimas, o período mais prolongado de luz pode estar associado à necessidade dos produtos fotossintéticos para continuação dos processos bioquímicos iniciados no escuro.

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

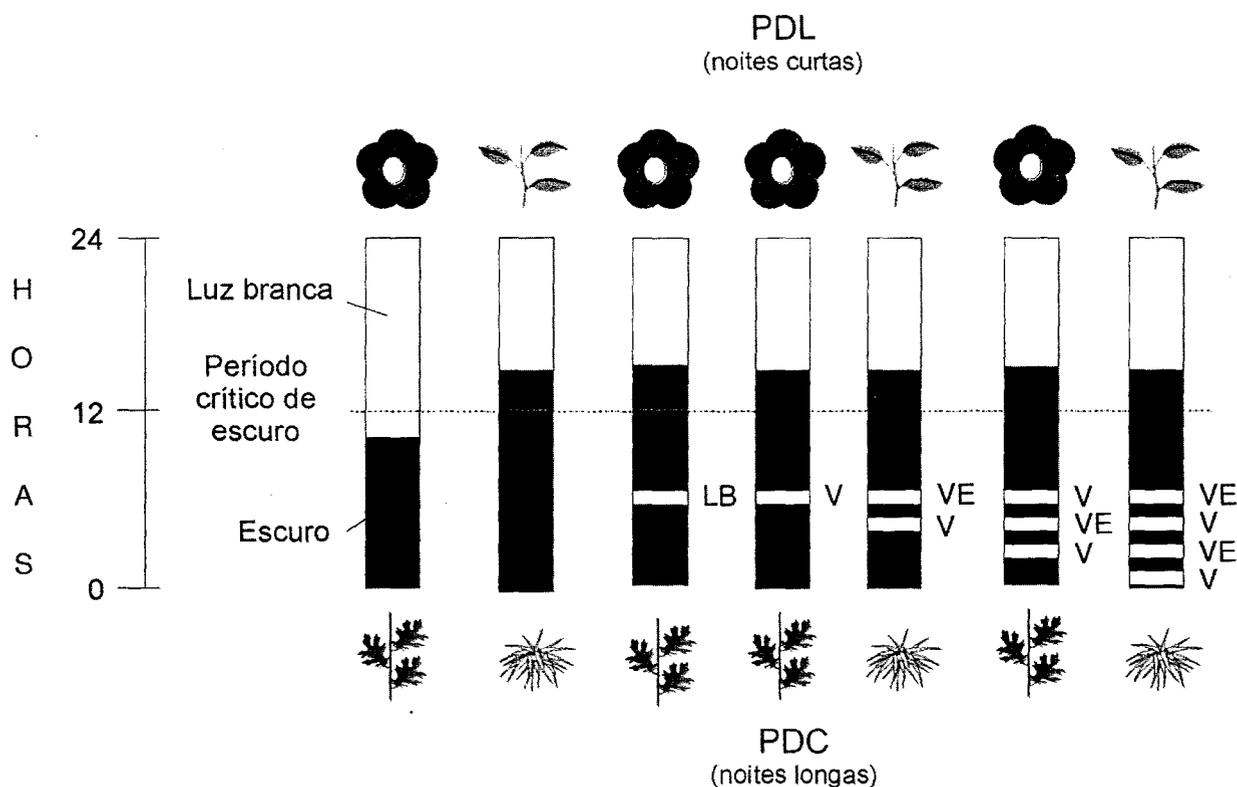


Fig. 16.1 Controle fotoperiódico da floração. Plantas de dias curtos (PDC – noites longas) florescem quando submetidas a períodos de escuro superiores ao valor crítico. Plantas de dias longos (PDL – noites curtas) florescem quando cultivadas sob períodos de escuro inferiores ao valor crítico. A interrupção do período de escuro por um pulso de luz branca (LB) promove a floração nas PDL, enquanto esse processo é inibido nas PDC. 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. 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.

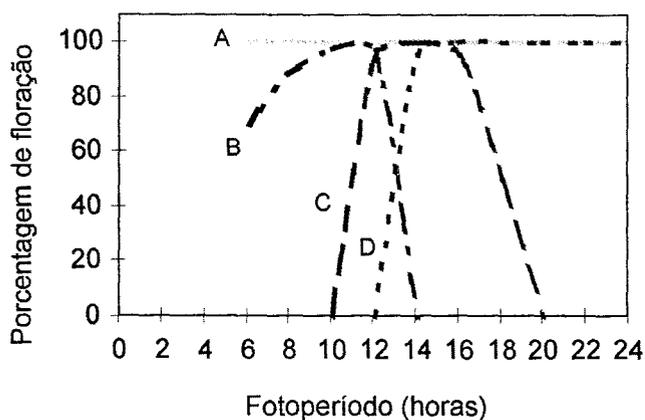


Fig. 16.2 Tipos de respostas de floração. A. Planta indiferente ao fotoperíodo. B. Planta de dia curto qualitativa. C. Planta de dia longo qualitativa. D. Planta de dia intermediário.

Essas respostas morfogênicas nas plantas estão associadas à detecção de cinco regiões do espectro visível, através de, no mínimo, três classes de fotorreceptores, sendo elas: (1) *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); (2) *criptocromo*, cuja denominação se deve à sua importância nas respostas morfogênicas das criptógamas; é constituído por um conjunto de pigmentos ainda não identificados, os quais absorvem a luz na faixa do azul e do ultravioleta-A (entre 320 e 400 nm, ultravioleta longo); e (3) *fitocromo*, cuja absorção ocorre principalmente no comprimento de onda vermelho (660 nm) e vermelho extremo (730 nm).

Os fotorreceptores controlam vários processos morfogênicos 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 30 e 40, 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 ocorria na presença de vermelho extremo. Em 1952, Harry Borthwick e cols. 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, e o resultado final, inibição ou promoção da germinação, era dependente do último comprimento de onda oferecido às sementes (Tabela 16.1).

A participação do fitocromo na floração foi sugerida por Borthwick e cols., entre os anos de 1945 e 1948. Através de 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, foi reproduzida, na indução da floração e em outros processos morfogênicos, a reversão dos efeitos dos dois tipos

de luz (vermelho, vermelho extremo), sendo que o último tipo de luz fornecida à planta determinava a ocorrência ou não da floração (Fig. 16.1). Na década de 50, Harry Borthwick e Sterling Hendricks elaboraram a hipótese da existência de um pigmento fotorreversível, cuja absorção ocorria 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) (Fig. 16.3). O Fv é a forma fisiologicamente inativa, sendo a única produzida no escuro. Na presença de luz, principalmente sob comprimento de onda vermelho, o Fv é convertido em Fve, sendo esta última a forma fisiologicamente ativa. Essa fotoconversão $Fv \rightleftharpoons Fve$ é reversiva e tem a mesma cinética em ambas as direções. O Fve formado a partir do estímulo luminoso será 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 vermelho extremo. A luz verde, por sua vez, é pouco absorvida pelo fitocromo, sendo sua interferência evitada nos experimentos com esses fotorreceptores através do uso de filtros.

Quimicamente, o fitocromo é uma cromoproteína formada por dois polipeptídeos de 120 kDa idênticos, e dois cromóforos ligados ao resíduo de cisteína de cada polipeptídeo por meio de um átomo de enxofre. O cromóforo corresponde ao sítio de absorção da luz no fitocromo, sendo um composto tetrapirrólico de cadeia aberta, semelhante ao pigmento fotossintético ficobilina presente nas algas vermelhas e cianobactérias. Quando sob luz com comprimento de onda vermelho, a forma Fv é convertida para Fve, ocorrendo uma isomerização *cis-trans* na estrutura do cromóforo e resultando em alterações na porção protéica do fitocromo (Fig. 16.3). 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

TABELA 16.1 Efeitos da luz com comprimento de onda vermelho (V) e vermelho extremo (VE) sobre a germinação de sementes de alface (conforme H. A. Borthwick *et al.*, 1952)

Tratamento de Luz	Germinação (%)
Escuro	8,8
V	98,0
V: VE	54,0
V: VE: V	100,0
V: VE: V: VE	43,0
V: VE: V: VE: V	99,0

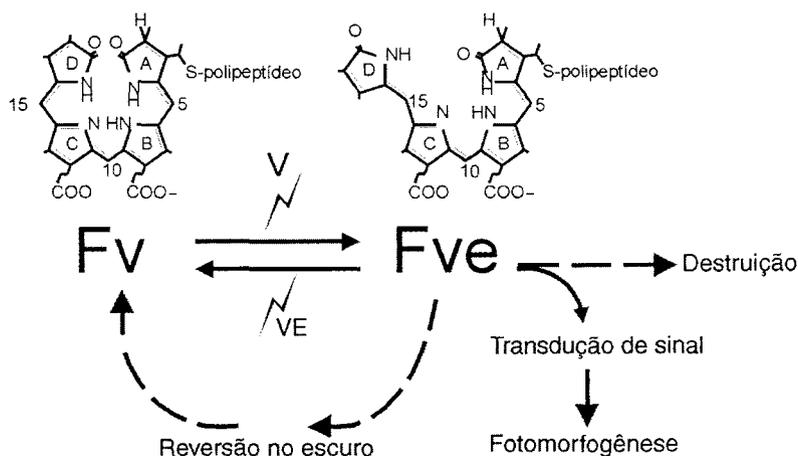


Fig. 16.3 Representação esquemática da fotorreversão entre as duas formas do fitocromo, Fv e Fve, provocada pela presença de luz com comprimento de onda vermelho (V) ou vermelho extremo (VE). As linhas pontilhadas salientam a destruição e reversão no escuro que ocorrem, principalmente, com os fitocromos 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).

alguns casos, é uma pré-condição para a indução floral. Por outro lado, na maioria das PDL, a promoção da floração ocorre quando o teor de Fve é elevado na metade do período noturno (Fig. 16.4). 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.

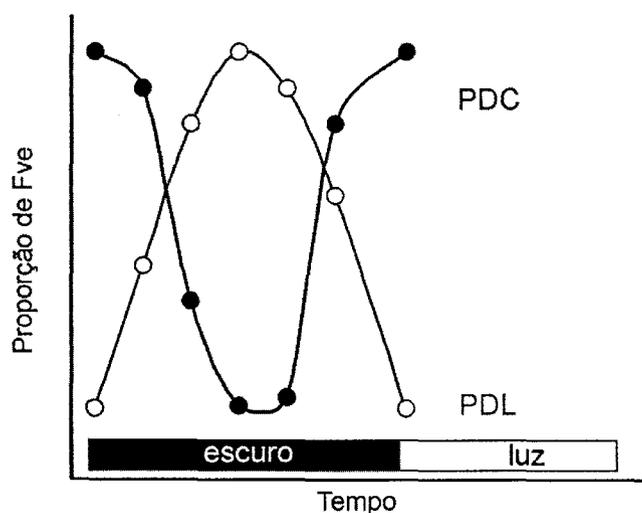


Fig. 16.4 Variações na proporção de fitocromo Fve em plantas de dias longos (PDL) e plantas de dias curtos (PDC). Uma maior proporção de Fve no início do período de escuro é promotora da floração nas PDC.

Em meados da década de 80, 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 (Fig. 16.3).

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 são diferentes. Contudo, as diferenças restringem-se apenas à porção protéica, não tendo sido evidenciadas diferenças no grupo cromóforo dos dois tipos de fitocromo.

Uma vez que a luz é absorvida pelos fotorreceptores, ocorre a interpretação morfogênica do estímulo luminoso pela planta. Conforme é mostrado na Fig. 16.5, o fitocromo é o fator central na cadeia de reação e atua em cooperação com os demais fotorreceptores. Considerando suas propriedades físicas, o fitocromo

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 através do floema.

A idade e o tamanho 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, dentre estes a temperatura e a irradiância, esta última envolvendo alterações na capacidade fotossintética.

A floração induzida fotoperiodicamente parece estar associada à modificação nos teores de citocininas, giberelinas ou nas concentrações de açúcares. Entretanto, na grande maioria das vezes, aplicações hormonais não substituem totalmente o tratamento fotoperiódico na indução floral, assim como, para 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 presença de uma ou mais substâncias móveis, entre as partes da planta, capazes de induzir a floração, mas que, até o presente momento, não foram identificadas. Apesar disso, 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-papagaio, PDC).

TEMPERATURA

Nas plantas, a temperatura do ambiente também é um fator determinante de algumas respostas sazonais. No início do século XX, 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 denomi-

nado *vernalização* e, muitas vezes, está associado à necessidade posterior de dias longos, como verificado no centeio (*Secale cereale*) e em diversos cultivares de plantas anuais, dentre estas a beterraba, repolho, couve e aipo.

As plantas bianuais são as que necessitam completar dois ciclos de vida antes da floração. Nessas plantas, a germinação ocorre na primavera, seguindo-se o período de crescimento da parte aérea; durante o inverno, as folhas senescem e caem; na primavera seguinte, novas folhas são formadas e, desde que tenha ocorrido a exposição apropriada ao frio, 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 têm demonstrado que os receptores do tratamento de frio são os tecidos com atividade mitótica, dentre 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, tais como a iniciação e o desenvolvimento das gemas florais.

As temperaturas ótimas para a floração podem variar dependendo da idade e do estado fisiológico da planta. Enquanto algumas espécies respondem à vernalização em estágios precoces do desenvolvimento, ainda na fase de embrião ou no início da germinação, como observado em alguns cereais, outras se tornam sensíveis após adquirirem um tamanho mínimo. Entretanto, as temperaturas mais favoráveis à floração podem resultar em plantas com características menos atrativas, tais 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 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 vernali-

zação e, na orquídea *Phalaenopsis*, um aumento nos teores endógenos de citocininas (ver Cap. 9, Citocininas) e açúcares foi associado à diminuição da temperatura. Em outra orquídea tropical, *Dendrobium* sp., modificações na temperatura alteraram também positivamente os teores de citocininas. 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 nas plantas orquídeas, como *Phalaenopsis*, *Cymbidium* e *Dendrobium* (Fig. 16.7), e também em algumas variedades de *Chrysanthemum*, quando satisfeitas suas necessidades de dia curto.

UMIDADE

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

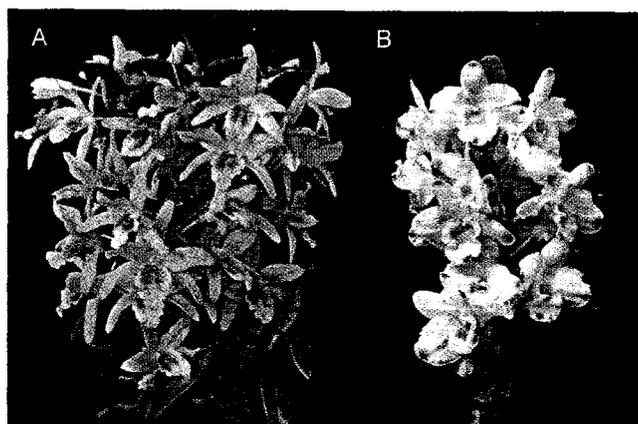


Fig. 16.7 Floração de A. *Dendrobium* Stardust e B. *Dendrobium* Second Love, após tratamento de frio (10°C no período de escuro e 25°C no período luminoso). A quantificação dos hormônios endógenos evidenciou níveis elevados de citocininas durante a indução floral. (Mestrado Kátia O. Campos, Laboratório de Fisiologia Vegetal, IB-USP, 2000.)

Dentre as plantas comerciais, pode-se destacar como exemplo as gemas florais de café, que necessitam ser submetidas a certo estresse hídrico para se diferenciarem, entrando em dormência e apenas retomando seu desenvolvimento após o fornecimento de água.

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.

Fatores endógenos

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

Acredita-se que a passagem para a fase reprodutiva viria acompanhada por modificações profundas nas relações fonte e 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.

NUTRIÇÃO

Os mecanismos de controle da floração através 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 massa seca, 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 das flores, frutos e sementes.

Para algumas espécies, a duração do período juvenil é mais longa sob condições promotoras de cresci-

mento vigoroso. A hipótese de que os processos de desenvolvimento vegetativo e reprodutivo poderiam ser antagônicos devido à competição pela partição de assimilados é bastante antiga, baseando-se 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 assimilado, implicando, portanto, numa diminuição da adubação nitrogenada. Em algumas plantas, a utilização de nitrato foi associada à inibição da floração, porém, para outras espécies, o favorecimento desse processo foi observado sob condições *in vitro*.

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

Plantas de *Sinapis alba* (mostarda) 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.

Um aumento pronunciado no teor de potássio foi observado na orquídea tropical epífita *Psychmorchis pusilla* induzida à floração. Não foram evidenciadas alterações significativas nas concentrações de magnésio durante a indução floral dessa planta.

AÇÚCARES

A participação dos carboidratos no controle da floração tem sido sugerida há várias décadas, porém

sua exata contribuição nesse processo ainda não foi bem estabelecida. Enquanto, para muitos pesquisadores, os açúcares atuam apenas como fonte energética durante a iniciação floral, outros autores 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 ou 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 a existência de concentrações ótimas de açúcares, as quais deveriam 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 também seria essencial para a indução floral, estimulando a exportação e o acúmulo desses hormônios no meristema.

A sacarose translocada ao meristema durante a transição floral poderia resultar da mobilização de carboidratos de reserva. Em plantas orquídeas, como *Catasetum* e *Oncidium*, o crescimento e a reprodução são eventos dependentes do tamanho e da idade das plantas, estando a floração associada às reservas acumuladas nos pseudobulbos. Entretanto, poucos estudos têm sido realizados sobre a interação entre a floração e o metabolismo do amido.

Porém, uma 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 sido sugerido o envolvimento dos hormônios vegetais, tanto quantitativa quanto qualitativamente, sobre a indução floral, atuando possivelmente através da regulação da expressão gênica.

Citocininas

A promoção da floração após tratamentos com citocininas foi observada em várias plantas. A aplicação de benziladenina (6-BA), uma citocinina, tem sido utilizada no cultivo de plantas orquídeas como *Aranda*, *Dendrobium*, *Aranthera* e *Oncidium*, visando o controle e a 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 Cap. 9, Citocininas). Modificações nos teores desses hormônios, através de um aumento na biossíntese ou na taxa de exportação, alterariam seu conteúdo 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 (Fig. 16.8).

Uma elevação nos teores endógenos de citocininas foi observada nos meristemas induzidos de *Chenopodium rubrum* e *Chenopodium murale*, assim como um aumento 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 ve-

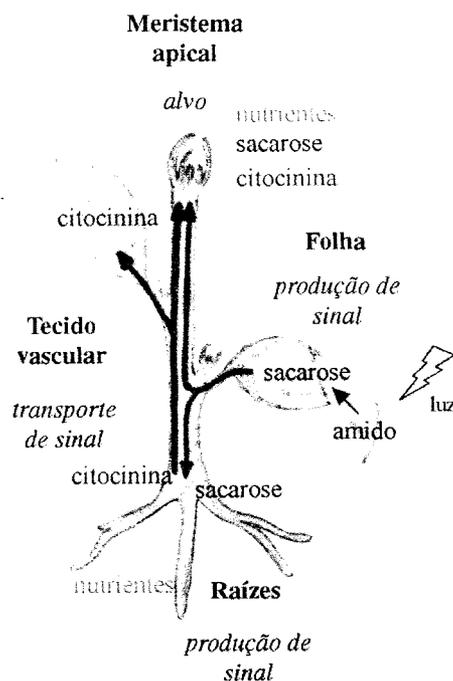


Fig. 16.8 Modelo simplificado de alguns componentes da indução floral. Além de estímulos internos intrínsecos à planta, as folhas são as responsáveis pela percepção do estímulo externo (luz), promovendo a formação e exportação via floema dos sinais florais (por exemplo, sacarose). Os sinais florais produzidos nas folhas podem ser transportados diretamente para o meristema caulinar ou induzir, nas raízes, a produção e transporte de outras substâncias (por exemplo, citocininas e nutrientes). Quando o conjunto de sinais florais, tanto de folhas quanto de raízes, atinge o meristema caulinar de uma planta num estágio competente à floração, inicia-se a transição floral.

rificado 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 *de per se*, havendo dúvidas, até o momento, 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 através dos 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 tem sido associada a uma diminuição nos teores de ácido indolilacético (AIA) livre e a um aumento na concentração das formas conjugadas, durante a diferenciação floral foi observado o oposto, ou seja, a hidrólise do hormônio conjugado, liberando AIA livre.

Porém, 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 na forma de roseta (entrenós curtos) e nas plantas induzidas à floração por baixas temperaturas ou fotoperíodos longos. Para estas 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 espécies em forma de 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.

Porém, a importância das giberelinas no sistema de sinalização e controle da iniciação floral ainda é difícil de ser estabelecida, sendo sua eficiência dependen-

te da espécie, da época de aplicação e do tipo de AG (ver Cap. 10, Giberelinas).

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 madeiras induzidas à floração, tendo sido relacionado aos teores mais elevados de açúcares no vacúolo e, portanto, a uma maior força-dreno. Porém, os resultados relatados na literatura não são suficientemente claros para relacionar esse hormônio à floração.

Etileno

Não obstante seja bem conhecido e aplicado comercialmente, o fato de induzir uma rápida formação de flores em bromélias, como no abacaxizeiro (*Ananas comosus*), por exemplo, 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, via de regra, 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 freqüentemente utilizadas nesses estudos.

O estímulo floral seria aparentemente transportado via floema, sendo as taxas de transporte em relação às respostas florais consistentes com a existên-

cia 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 três modelos objetivando explicar a transição floral. Embora a idéia de que a floração estaria sob o controle de uma substância específica produzida nas folhas tenha sido proposta por Julius von Sachs no final do século XIX, o conceito do *florigeno*, atuando como um hormônio vegetal universal, foi elaborado por Mikhail Chailakhyan em 1936, com base nos seus resultados com experimentos de enxertia. Segundo o autor, a floração de plantas fotoperiodicamente não induzidas e enxertadas com espécies ou gêneros próximos reprodutivos sugeria a transmissão de substâncias ou sinais florais através do floema, após a conexão dos tecidos vegetais. Portanto, o produto final da indução fotoperiódica seria fisiologicamente equivalente nessas plantas.

Chailakhyan também propôs o envolvimento de outra substância transmissível, porém inibitória da floração: o *antiflorígeno*, que interferiria sobre a síntese, transporte e ação do sinal floral. Entretanto, apesar do direcionamento de muitas pesquisas ao isolamento e à identificação do florigeno e do antiflorígeno, nunca se logrou sucesso nesse sentido.

A não-identificação dos hormônios florais resultou na elaboração do segundo modelo, o da hipótese da *diversidade nutricional*, sugerida por Roy Sachs & Hackett, em 1969, e revista posteriormente, em 1983. Os tratamentos indutores promoveriam alterações na partição de nutrientes entre órgãos-fontes 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, ocorria um fluxo maior de carboidratos para o meristema apical. No entanto, apenas um balanço favorável de carboidratos é insuficiente para desencadear os processos morfogênicos 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 idéia de que os assimilados não seriam os únicos componentes importantes na transição floral foi proposta por Georges Bernier e cols., em 1981, sugerindo que a floração estaria sob um *controle multifatorial*. Fatores químicos promotores e inibitórios, dentre os quais os fotoassimilados e os hormônios conhecidos, ou até mesmo o transporte de RNAm específicos, seriam induzidos por uma ampla gama de estímulos ambientais e atuariam em conjunto nos vários órgãos da planta. Independentemente da diversidade dos processos indutores, a floração seria resultante de um balanço entre essas substâncias promotoras e inibitórias, necessárias no ápice caulinar no tempo e na concentração apropriados, e reguladas através de 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.

Entretanto, 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. Definir as bases bioquímicas da floração permanece como um dos grandes desafios da Fisiologia Vegetal.

EVOCÇÃO FLORAL

Após a indução floral, os eventos localizados especificamente no meristema caulinar vegetativo que resultam na formação das flores são coletivamente denominados de evocção floral. Portanto, a evocção 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 para o reprodutivo. Tal situa-

ção torna a compreensão da evocação floral ainda mais complexa do 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. Representando a principal distinção entre as fases juvenil e adulta vegetativa, o meristema caulinar é capaz de florescer quando fornecido um estímulo indutor apropriado; portanto, o meristema é competente à floração. A capacidade ou *competência reprodutiva* do meristema caulinar pode estar relacionada à sua idade ou ao tamanho da planta, representando um ponto importante no controle da taxa de crescimento vegetativo (Tabela 16.2).

Enquanto o 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 cotilédone. Em outras espécies, a duração da fase juvenil aparentemente está associada à formação de um número mínimo de folhas, como, por exemplo, no picão *Bidens pilosa* e *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 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 aos eventos que ocorrem nas raízes, folhas e caule. Vários estudos associam a transição floral a um au-

mento na taxa respiratória, assim como 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 seria necessária tanto na iniciação quanto na manutenção do desenvolvimento reprodutivo.

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 as mesmas encontram-se determinadas para a floração, seguindo esse novo programa de desenvolvimento, mesmo na ausência do estímulo indutor inicial (Fig. 16.9). Entretanto, em algumas plantas, como em *Impatiens*, a floração não está associada à determinação exclusiva do meristema caulinar, mas sim à produção constante de um sinal floral nas folhas, sugerindo um controle da floração externo ao meristema caulinar.

Assim, a transição do estágio vegetativo para o floral está associada inicialmente à aquisição de competência das células meristemáticas caulinares. Através da 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 determinação para uma nova via de desenvolvimento, com a iniciação e formação dos elementos florais.

TABELA 16.2

Duração da fase juvenil em algumas plantas lenhosas

Planta	Duração da Fase Juvenil
Rosa	20-30 dias
Uva	2-4 anos
Maçã	4-8 anos
Laranja	5-8 anos
Sequóia	5-15 anos
Carvalho	25-30 anos

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 com a *expressão floral* (início da diferenciação do primórdio floral). Facilmente distinguível do meristema vegetativo, o meristema reprodutivo apresenta tamanho maior, evidencian-

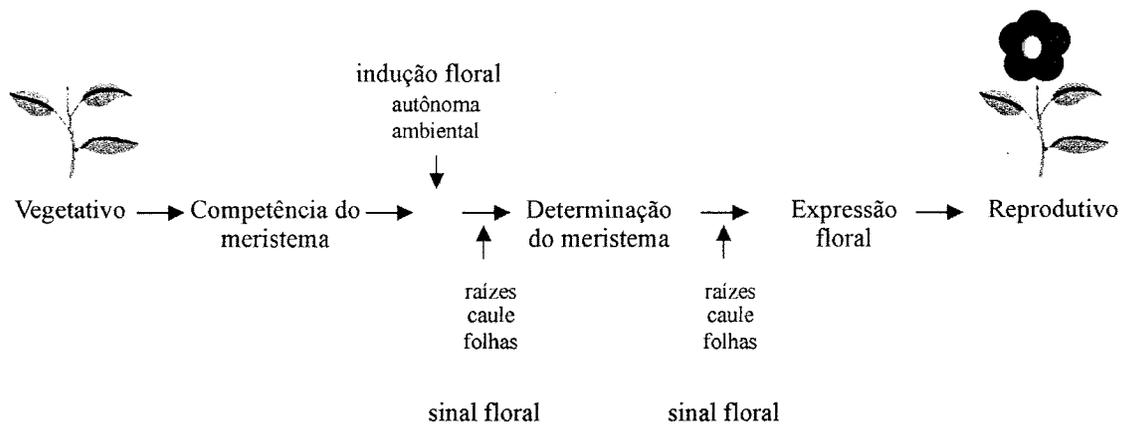


Fig. 16.9 Eventos associados à transição do meristema caulinar vegetativo em meristema floral.

do duas etapas fisiologicamente distintas: a iniciação e o desenvolvimento floral (Fig. 16.10).

A iniciação floral está associada ao aumento da atividade mitótica nos limites da região meristemática das gemas apicais e/ou laterais, 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, onde, num segundo pico de atividade mi-

tótica, serão formados os *elementos florais*: sépalas, pétalas, estames e carpelos, representando uma complexa interação entre estruturas funcionalmente especializadas e completamente distintas da planta vegetativa.

A produção dos elementos florais se dá em posição e número precisos, formando os *verticilos*, que são anéis concêntricos ao redor do meristema (Fig. 16.11). Apesar do número quase infinito de variações, a estrutura básica das flores é relativamente simples, constituída, fundamentalmente, de um ramo com nós

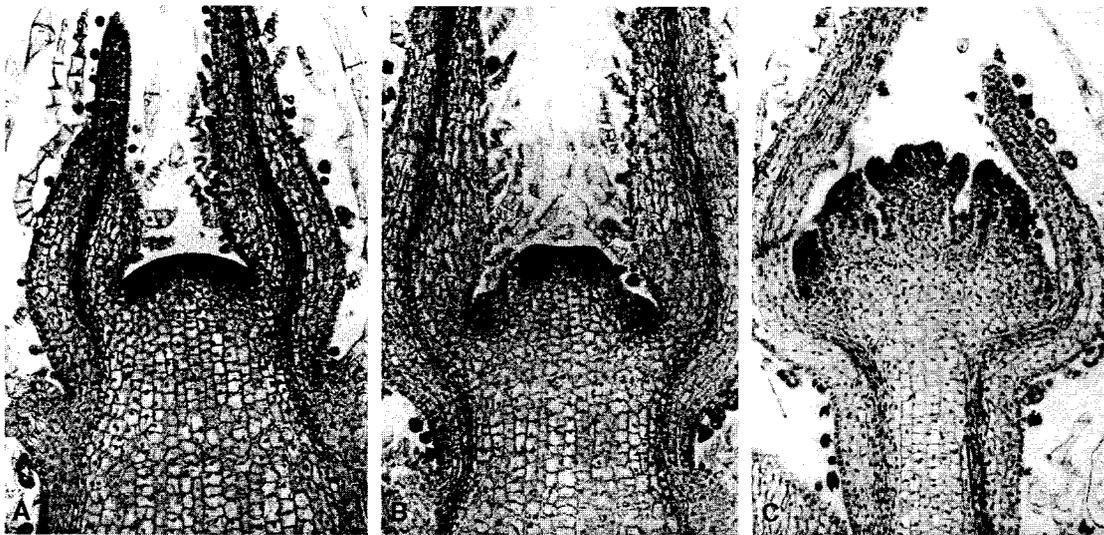


Fig. 16.10 Cortes longitudinais da região apical caulinar de *Hyptis brevipes*. A. Meristema vegetativo, responsável pela formação dos primórdios foliares. B. Meristema reprodutivo em início de desenvolvimento. C. Meristema floral em estágio avançado de desenvolvimento, com a diferenciação dos primórdios de flores distribuídos na periferia do ápice. (Doutorado de Lílian Beatriz Penteado Zaidan, UNICAMP, 1987.)

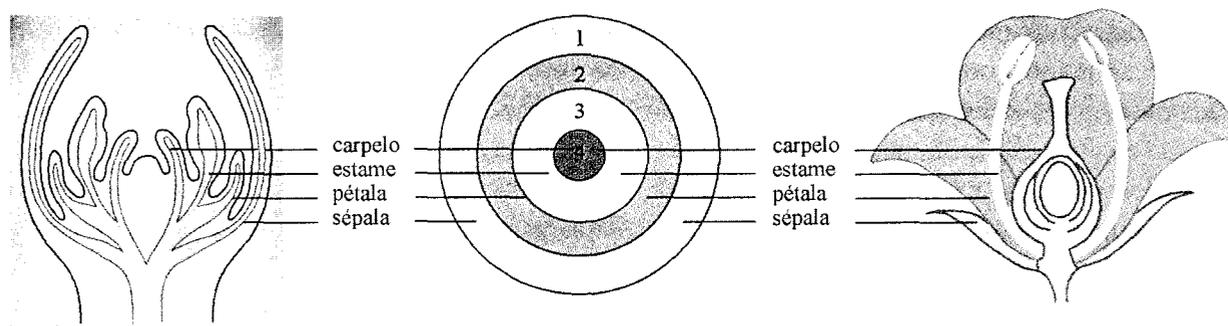


Fig. 16.11 Representação esquemática de uma flor idealizada de Angiosperma. Os órgãos florais são sequencialmente produzidos pelo meristema floral, em verticilos sucessivos, iniciando pelas sépala e progredindo, respectivamente, para as pétalas, estames e carpelos, onde é formada a placenta contendo os óvulos.

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 elemento floral. Em muitas espécies, o meristema vegetativo é primeiramente transformado em um meristema de inflorescência, que pode ser determinado ou indeterminado, e cuja característica é a produção de brácteas com meristemas florais em suas axilas.

ASPECTOS MOLECULARES

A floração de diferentes plantas pode estar sob controle de um mesmo grupo de genes, porém sua expressão 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.

De certa forma, os estudos gênicos realizados até o presente têm sustentado a hipótese multifatorial da floração, ou seja, a floração estaria também sob controle de vários genes. Atualmente são conhecidos cerca de 80 genes envolvidos nos diferentes estágios desse processo, aparentemente organizados de maneira hierárquica, coordenada e sequencial.

A floração envolve a atividade de três grupos de genes: o primeiro deles seria representado pelos genes

da *transição floral*, responsáveis pela mudança de fase do meristema vegetativo em meristema floral, 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 primórdio floral. No terceiro grupo, encontram-se os genes *homeóticos* de identidade dos elementos florais, associados à formação dessas estruturas.

Em *Arabidopsis thaliana*, foram identificadas até o momento quatro vias promotoras da transição floral: por meio do fotoperíodo, da vernalização, das giberelinas ou por regulação autônoma. Também foram identificados genes repressores da floração, fortalecendo a hipótese da existência de inibidores florais.

Os genes repressores da floração inativam os genes responsáveis pela identidade floral do meristema, podendo 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. O gene *emf* (*embryonic flower*) identificado por meio de fenótipos mutantes que floresciam imediatamente após a germinação, representa um mecanismo de controle negativo da floração. Outro repressor da transição da fase vegetativa para a reprodutiva é o gene *flc* (*flowering locus c*) que, quando expresso em quantidade elevada, inibe a floração. O gene *flc* desempenha um papel central na resposta à

vernalização, e os tratamentos de frio diminuem sua transcrição, enquanto o oposto, isto é, uma maior atividade desse gene, é observado através da expressão do gene *fri* (“frígida”). Por sua vez, os genes *ft* e *fwa*, induzidos por fotoperíodo, são repressores da floração (Fig. 16.12).

Antagonicamente ao processo de repressão, o produto de genes autônomos (*fca*, *fpa*, *fve*, *ld* (*luminidependens*)) associados ao estágio de desenvolvimento da planta, ou de genes induzidos por estímulos ambientais, como o fotoperíodo (genes *co* (*constans*) e *gi* (*gigantea*)) e a vernalização (gene *vrn*), pode promover a floração. Esses genes podem atuar inativando um

gene repressor central (gene *flc*), permitindo então a atividade dos genes responsáveis pela identidade floral do meristema, ou agindo diretamente sobre a região promotora destes últimos genes. Portanto, os genes de transição floral regulam a atividade de outros genes, dentre eles o gene de identidade floral do meristema *lfy* (*leafy*), um dos primeiros a ser ativado (Fig. 16.12).

Alguns estudos indicam a necessidade, durante a floração, de um aumento quantitativo na expressão do gene *lfy*, também expresso na fase vegetativa, porém em níveis baixos. Aparentemente, os sinais oriundos das diferentes vias de indução apresentam

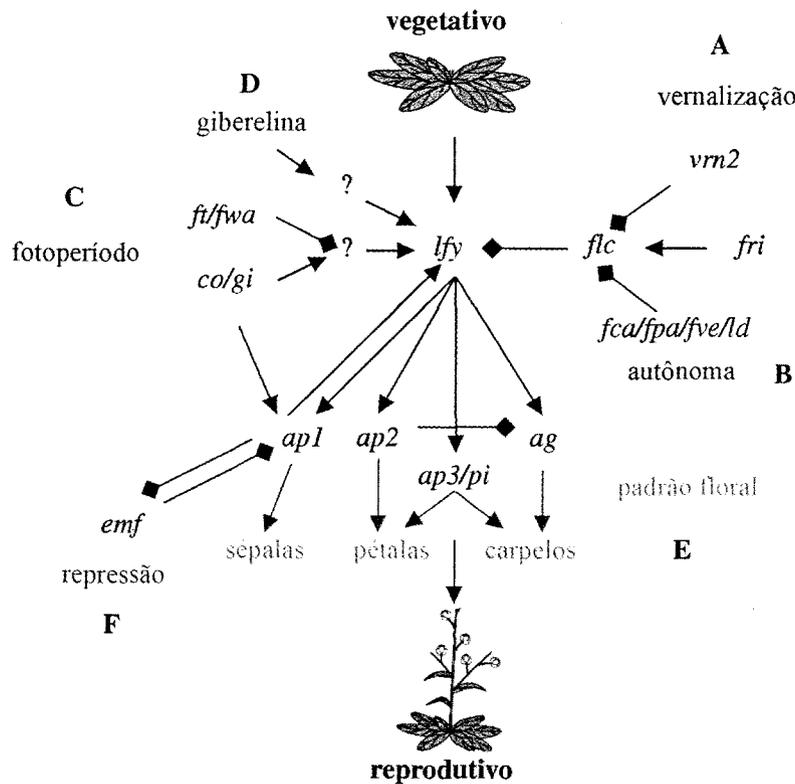


Fig. 16.12 Possíveis interações moleculares envolvidas na floração de *Arabidopsis*, cuja transição floral é controlada por várias vias gênicas. A. O tratamento de frio ativa o gene de vernalização, *vrn2*. B. A via autônoma, através dos genes *fca*, *fpa*, *fve* e *ld*, promove a floração em conjunto com o gene *vrn2*, diminuindo a expressão do gene repressor *flc*. O gene *flc*, por sua vez, tem seu teor de RNAm promovido pelo gene *fri*. C. Dias longos promovem a floração em *Arabidopsis*, sendo a resposta positiva mediada pelos genes *co* e *gi*, e a resposta negativa mediada pelos genes *ft* e *fwa*. D. A giberelina é promotora da floração sob condições de dias curtos, porém não substituindo completamente o tratamento fotoperiódico. E. As vias promotoras da floração podem ter efeitos interativos sobre a atividade dos genes *lfy* e *ap1* que conferem a identidade floral do meristema e regulam a expressão de outros genes homeóticos (*ap2*, *ap3*, *pi* e *ag*). F. O gene *emf* pode inibir a floração, interagindo com os genes de identidade floral do meristema. Repressão ◆, promoção → e genes homeóticos →.

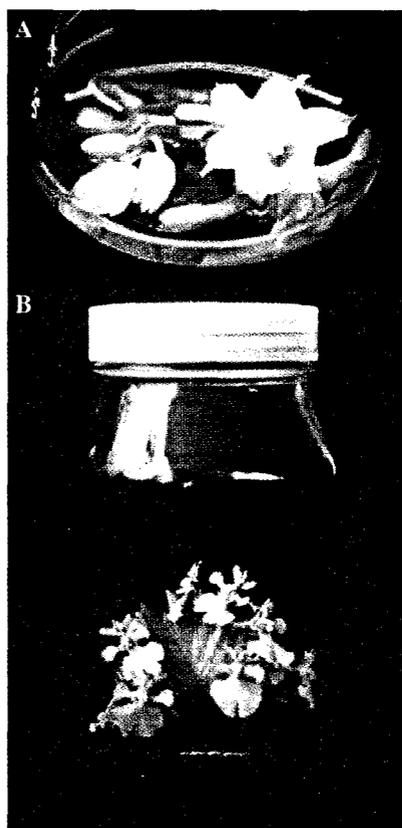


Fig. 16.14 Floração *in vitro* de plantas orquídeas. A. Ápices caulinares com cerca de 1,5 cm de comprimento isolados de plantas ainda jovens de *Dendrobium* Second Love cultivadas em meio de cultura adicionado de Thidiazuron (TDZ), uma citocinina sintética. (Doutorado de Wagner de Melo Ferreira, Laboratório de Fisiologia Vegetal, IB-USP, 2004.) B. Planta adulta de *Psymorchis pusilla*. (Doutorado de Ana Paula Artimonte Vaz, Laboratório de Fisiologia Vegetal, IB-USP, 2002.)

PERSPECTIVAS NO ESTUDO DA FLORAÇÃO

As informações geradas pelos estudos fisiológicos, bioquímicos e gênicos têm enfatizado a complexidade do processo de floração, controlado por sistemas selecionados ao longo do processo evolutivo nos diferentes grupos de plantas de formas potencialmente independentes.

Um fenômeno tão complexo e preciso como a floração requer a participação de algumas substâncias reguladoras positivas e negativas, conforme observado na grande maioria dos sistemas biológicos.

As falhas no isolamento dos sinais florais podem resultar de vários fatores, dentre os quais a possibilida-

de de a molécula ou moléculas serem extremamente lábeis e possivelmente degradadas durante a extração. Por outro lado, o florígeno, em vez de ser um único hormônio ainda desconhecido, pode representar uma interação complexa entre as várias substâncias reguladoras já identificadas, substanciando a proposta de um controle multifatorial da floração.

Os recentes avanços na aplicação da biologia molecular têm permitido uma melhor compreensão da floração, através 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 representam oportunidades para o isolamento e identificação de genes específicos reguladores da juvenilidade e de genes envolvidos na produção, transporte e sensibilidade ao sinal floral.

A utilização de técnicas modernas de biologia molecular, dentre as quais a clonagem de genes, a análise de *chips* de DNA (*microarrays*) e a imunolocalização de proteínas específicas, tem mostrado a ocorrência de alterações no padrão de expressão gênica em várias regiões do meristema caulinar durante a transição floral. No futuro, as aplicações dessas técnicas nos estudos de floração certamente deverão contribuir para avanços significativos na compreensão desse complexo processo.

BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

- Bernier G. The control of flower evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1988; 39:175-219.
- 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, 10:1973-1989.
- 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; 4:106-127.
- Thomas B, Vince-Prue D. The physiology of photoperiodic floral induction. In: Thomas B, Vince-Prue D (eds). *Photoperiodism in Plants*. San Diego, Academic Press, pp 143-179.