

Ray F. Evert

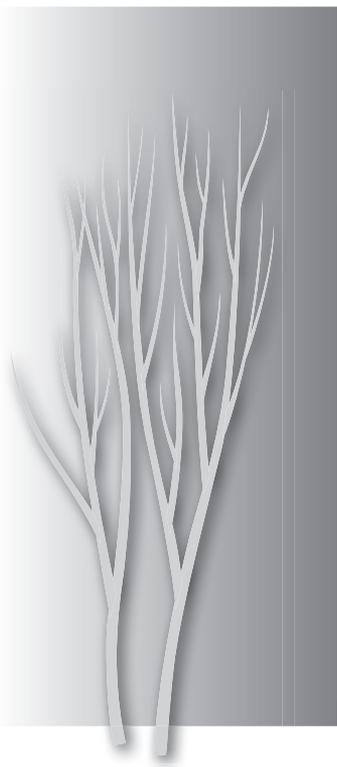


***ANATOMIA DAS
PLANTAS DE ESAU***

Meristemas, células e tecidos do
corpo da planta: sua estrutura, função
e desenvolvimento

*Tradução da Terceira
Edição Americana*

Blucher



ANATOMIA DAS PLANTAS DE ESAU

Blucher



ANATOMIA DAS PLANTAS DE ESAU

Tradução da Terceira Edição Americana

MERISTEMAS, CÉLULAS E TECIDOS DO CORPO DA PLANTA: SUA ESTRUTURA, FUNÇÃO E DESENVOLVIMENTO

RAY F. EVERT

Katherine Esau Professor Emérito de Botânica e Patologia de Plantas,
Universidade de Wisconsin, Madison

Com a assistência de **Susan E. Eichhorn**, Universidade de Wisconsin,
Madison

Trabalho de Tradução

Coordenação da tradução

Carmen Regina Marcati

Trabalho de tradução

Carmen Regina Marcati

Marcelo Rodrigo Pace

Maria das Graças Sajo

Patricia Soffiatti

Silvia Rodrigues Machado

Tatiane Maria Rodrigues

Veronica Angyalossy

Anatomia das plantas de Esau, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento

© 2013 Ray F. Evert

Editora Edgard Blücher Ltda.

Imagem da capa: folha diafanizada de *Styrax camporum* (Styracaceae), gentilmente cedida pela Dra. Silvia Rodrigues Machado.

Todos os Direitos Reservados. Tradução autorizada da edição em língua inglesa publicada pela John Wiley & Sons Limited. A responsabilidade pela precisão da tradução é exclusivamente da Editora Blucher, e não da John Wiley & Sons Limited. Nenhuma parte deste livro pode ser reproduzida, de nenhum modo, sem a autorização por escrito da John Wiley & Sons Limited, detentora original de seus direitos.

Blucher

Rua Pedroso Alvarenga, 1245, 4º andar
04531-012 – São Paulo – SP – Brasil
Tel.: 55 11 3078-5366
contato@blucher.com.br
www.blucher.com.br

Segundo Novo Acordo Ortográfico, conforme 5. ed.
do *Vocabulário Ortográfico da Língua Portuguesa*,
Academia Brasileira de Letras, março de 2009.

É proibida a reprodução total ou parcial por quaisquer meios sem
autorização escrita da editora.

Todos os direitos reservados pela Editora Edgard Blücher Ltda.

FICHA CATALOGRÁFICA

Evert Ray Franklin

Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento / Ray F. Evert: coordenação e tradução de Carmen Regina Marcati. – São Paulo: Blucher, 2013.

Tradução da 3ª edição Americana
Bibliografia.
ISBN 978-85-212-0712-2

Título original: *Esau's Plant Anatomy – Meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function and development.*

1. Plantas – anatomia 2. Botânica – morfologia I. Título
II. Esau, Katerine, 1989-1997 III. Marcati, Carmen Regina

13.0087

CDD 581.4

Índices para catálogo sistemático:

1. Botânica – morfologia

Dedicado a Katherine Esau (*in memoriam*), mentora e amiga

“Em reconhecimento ao serviço diferenciado prestado à comunidade americana de botânicos, e pela excelência na sua pesquisa pioneira em estrutura e desenvolvimento de plantas, tanto básica quanto aplicada, que se estende por mais de seis décadas, por sua atuação superlativa como educadora, tanto em classe quanto por meio de seus livros, pelo encorajamento e inspiração que tem dado a uma legião de jovens, aspirantes a botânicos; por proporcionar um modelo especial para as mulheres na ciência.”

Citação, Medalha Nacional da Ciência, 1989



Katherine Esau

Dedicatória

Dedicamos esta versão traduzida do livro “Esau’s Plant Anatomy” com o título “Anatomia das Plantas de Esau” a uma mulher que fez história na área de botânica no Brasil. Professora do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da USP, São Paulo, foi quem traduziu o livro “Anatomy of Seed Plants” de Katherine Esau para o idioma português, publicado em 1974 com o título “Anatomia de Plantas com Sementes”, a única obra traduzida de Esau para o nosso idioma. Essa professora, de grande conhecimento em anatomia de plantas, está completando 70 anos de trabalho como docente na USP e, com mais de 90 anos, a Dra. Berta Lange de Morretes ainda dá aulas e faz pesquisa nessa instituição. Nunca se casou, mas segundo palavras dela mesma, é casada com a USP (ver reportagem online do Estadão no site <http://www.estadao.com.br/noticias/impresso,a-biologa-que-lectiona-na-usp-ha-70-anos,725305,0.htm>).

Incansável, amante das plantas, formou a maioria dos anatomistas de plantas do Brasil, tendo orientado dezenas de Mestres e Doutores. Deu uma grande contribuição científica para o conhecimento da anatomia e das adaptações das plantas do cerrado. Em reconhecimento a essa importante anatomista, dedicamos a ela esta obra.

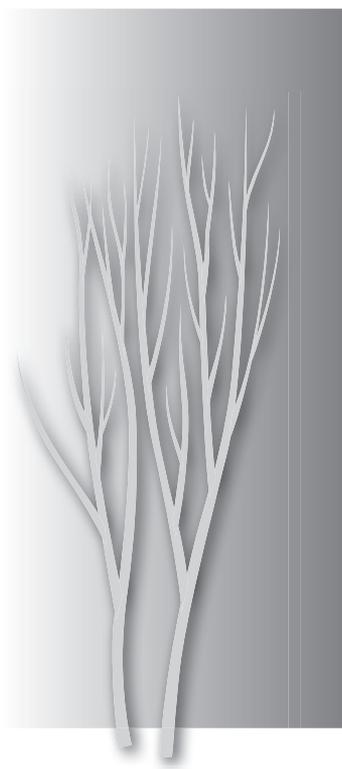
Carmen Regina Marcati

“Pediram que eu escrevesse algumas palavras sobre o novo livro publicado por Ray Evert. Li o volume todinho, da primeira a última frase, e só posso dizer: é uma obra muito bonita. Se nosso magistério do segundo grau estivesse baseado em livros desse padrão, a situação do ensino seria outra. A clareza e a objetividade são modelares, fazem que o aluno queira saber mais.”

Berta Lange de Morretes



Berta Lange de Morretes



CONTEÚDO

Prefácio..	19
Apresentação..	21
Agradecimentos	23
Referências gerais	25
Capítulo 1 Estrutura e desenvolvimento do corpo vegetal – uma visão geral..	29
Organização interna do corpo vegetal	31
O corpo de uma planta vascular é composto por três sistemas de tecidos	31
Estruturalmente, raiz, caule e folha diferem primariamente na distribuição relativa dos tecidos vascular e fundamental..	32
Resumo dos tipos de células e tecidos	34
Desenvolvimento do corpo vegetal	35
O plano do corpo da planta é estabelecido durante a embriogênese.	35
Com a germinação da semente, o embrião inicia o seu crescimento e, gradualmente, se desenvolve numa planta adulta	40
REFERÊNCIAS	41
Capítulo 2 O protoplasto: membrana plasmática, núcleo e organelas citoplasmáticas.	43
Células procarióticas e eucarióticas	44
Citoplasma..	47
Membrana plasmática..	48
Núcleo	51
Ciclo celular	53
Plastídios	54
Os cloroplastos contêm clorofila e pigmentos carotenoides	55
Os cromoplastos contêm somente pigmentos carotenoides	58
Os leucoplastos são plastídios sem pigmentos	58
Todos os plastídios são inicialmente derivados de proplastídios.	59
Mitocôndria	62
Peroxisomos.	63

Vacúolos	65
Ribossomos	67
REFERÊNCIAS	68
Capítulo 3 O protoplasto: sistema de endomembranas, vias secretoras, citoesqueleto e compostos armazenados	77
Sistema de endomembranas	77
O retículo endoplasmático é um sistema de membranas tridimensional contínuo que percorre todo o citosol	77
O aparato de Golgi é um sistema de membranas altamente polarizado, envolvido no processo de secreção	79
Citoesqueleto	81
Os microtúbulos são estruturas cilíndricas, compostas de subunidades de tubulina	81
Os filamentos de actina consistem de duas cadeias lineares de moléculas de actina na forma de uma hélice	82
Compostos armazenados	83
O amido se desenvolve na forma de grãos nos plastídios	84
O local de organização do corpo proteico depende da composição da proteína	85
Corpos de óleo brotam das membranas do RE liso por um processo mediado por oleosina	86
Os taninos ocorrem geralmente em vacúolos, mas também são encontrados nas paredes celulares	88
Os cristais de oxalato de cálcio geralmente se desenvolvem em vacúolos, mas também são encontrados nas paredes celulares e na cutícula	88
A sílica é mais comumente depositada nas paredes celulares	91
REFERÊNCIAS	92
Capítulo 4 Parede celular	99
Componentes macromoleculares da parede celular	100
A celulose é o principal componente das paredes celulares das plantas	100
As microfibrilas de celulose estão embebidas em uma matriz de moléculas não celulósicas	101
Principais hemiceluloses	101
Pectinas	102
Proteínas	103
A calose é um polissacarídeo de parede celular amplamente distribuído	104
As ligninas são polímeros fenólicos depositados principalmente nas paredes celulares de tecidos de sustentação e condução	104
Cutina e suberina são polímeros lipídicos insolúveis mais comumente encontrados nos tecidos de proteção na superfície da planta	106
Camadas da parede celular	107
Com frequência, é difícil distinguir a lamela média da parede primária	107
A parede primária é depositada enquanto a célula está aumentando em tamanho	107
A parede secundária é depositada internamente à parede primária, em grande parte ou somente após a parede primária ter cessado seu aumento na área superficial	109
Pontoações e campos de pontoações primárias	110
Origem da parede durante a divisão celular	112
A citocinese ocorre pela formação de um fragmoplasto e de uma placa celular	112
A calose é o principal polissacarídeo de parede presente no início do	

desenvolvimento da placa celular	114
A banda pré-prófase prenuncia o plano da futura placa celular	115
Crescimento da parede celular	116
A orientação das microfibrilas de celulose dentro da parede primária influencia a direção da expansão celular	118
Quando se considera o mecanismo de crescimento da parede, é necessário distinguir entre crescimento em superfície (expansão da parede) e crescimento em espessura	119
Expansão da parede celular primária	120
O término da expansão da parede	121
Espaços intercelulares	121
Plasmodesmos	122
Os plasmodesmos podem ser classificados como primários ou secundários, de acordo com sua origem	122
Os plasmodesmos contêm dois tipos de membranas: membrana plasmática e desmotúbulo	124
Os plasmodesmos possibilitam a comunicação das células	126
O simplasto reorganiza-se durante o crescimento e desenvolvimento da planta	128
REFERÊNCIAS	129

Capítulo 5 Meristemas e diferenciação	143
Meristemas	143
Classificação dos meristemas	144
Uma classificação comum dos meristemas se baseia na sua posição no corpo da planta	144
Os meristemas também são classificados segundo a natureza das células que dão origem às suas células iniciais	146
Características das células meristemáticas	146
Padrões de crescimento nos meristemas	148
Atividade meristemática e crescimento da planta	149
Diferenciação	150
Termos e conceitos	150
Senescência (morte celular programada)	152
Mudanças celulares na diferenciação	154
Um fenômeno citológico comumente observado em células de angiospermas em diferenciação é a endopoliploidia	154
Uma das primeiras mudanças visíveis em tecidos em diferenciação é o aumento desigual no tamanho celular	155
O ajuste celular nos tecidos em diferenciação envolve um crescimento coordenado e intrusivo	156
Fatores que causam diferenciação	157
Técnicas de cultura de tecidos têm sido úteis na determinação das necessidades para o crescimento e a diferenciação	157
A análise do mosaico genético pode revelar padrões de divisão e de destino celular, em plantas em desenvolvimento	159
A tecnologia genética aumentou drasticamente nossa compreensão sobre o desenvolvimento da planta	160
A polaridade representa um componente-chave na formação do padrão biológico e está relacionada ao fenômeno de gradientes	161
As células das plantas se diferenciam de acordo com sua posição	162

Hormônios vegetais	163
Auxinas	164
Citocininas	165
Etileno	166
Ácido abscísico	166
Giberelinas	166
REFERÊNCIAS	167
Capítulo 6 Meristemas apicais	177
Evolução do conceito de organização apical	178
Os meristemas apicais originalmente eram vistos como tendo somente uma célula inicial	178
A teoria da célula apical foi suplantada pela teoria histogênica	178
O conceito túnica-corpo na organização apical se aplica amplamente às angiospermas	179
O ápice caulinar da maioria das gimnospermas e angiospermas mostra um zoneamento citológico	180
Perguntas sobre a identidade das iniciais apicais	180
Ápice caulinar vegetativo	182
A presença de uma célula apical é característica de ápices caulinares de plantas vasculares sem sementes	183
O zoneamento encontrado no ápice de Ginkgo serviu como base para a interpretação do ápice caulinar de outras gimnospermas	184
A presença de zoneamento sobrepondo a configuração túnica-corpo é característica dos ápices caulinares das angiospermas	187
O ápice caulinar vegetativo de <i>Arabidopsis thaliana</i>	189
Origem das folhas	190
Durante todo o período vegetativo, o meristema apical caulinar produz folhas numa ordem regular	191
A iniciação do primórdio foliar encontra-se associada ao aumento na frequência das divisões periclinais no local de iniciação	193
O primórdio foliar aparece em locais que são correlacionados com a filotaxia do caule	194
Origem dos ramos	195
Na maioria das plantas com sementes os meristemas axilares se originam de meristemas isolados	196
Os caules podem se desenvolver a partir de gemas adventícias	198
Ápice radicular	198
A organização apical em raízes pode ser tanto aberta como fechada	199
O centro quiescente não é completamente desprovido de divisões em condições normais	203
O ápice radicular de <i>Arabidopsis thaliana</i>	206
O crescimento do ápice da raiz	208
REFERÊNCIAS	211
Capítulo 7 Parênquima e colênquima	225
Parênquima	225
As células parenquimáticas podem formar massas contínuas como em um tecido parenquimático ou estar associadas a outros tipos celulares em tecidos morfológicamente heterogêneos	226

O conteúdo das células parenquimáticas é um reflexo das atividades das células ... 227

A parede celular das células parenquimáticas pode ser delgada ou espessa ... 229

Algumas células parenquimáticas – células de transferência – contêm invaginações na parede. ... 229

As células parenquimáticas variam enormemente em sua forma e arranjo.. ... 231

Alguns tecidos parenquimáticos – aerênquima – contêm espaços intercelulares particularmente grandes ... 233

Colênquima. ... 234

A estrutura das paredes celulares do colênquima é a característica mais distintiva desse tecido ... 235

Caracteristicamente, o colênquima se encontra em regiões periféricas 237

O colênquima parece ser especialmente bem-adaptado para a sustentação de folhas e caules em crescimento ... 238

REFERÊNCIAS ... 239

Capítulo 8 Esclerênquima... 245

Fibras. ... 246

As fibras são amplamente distribuídas no corpo vegetal. ... 246

As fibras podem ser divididas em dois grandes grupos: xilemáticas ou extraxilemáticas ... 248

Tanto as fibras xilemáticas quanto extraxilemáticas podem ser septadas ou gelatinosas ... 251

As fibras comerciais são separadas em fibras macias e fibras duras 252

Esclereídes.. ... 252

Com base na forma e no tamanho, as esclereídes podem ser classificadas em diferentes tipos.. ... 253

Assim como as fibras, as esclereídes estão amplamente distribuídas no corpo vegetal ... 254

Esclereídes em caules. ... 255

Esclereídes em folhas 255

Esclereídes em frutos 256

Esclereídes em sementes.. ... 257

Origem e desenvolvimento de fibras e esclereídes ... 257

Fatores que controlam o desenvolvimento de fibras e esclereídes ... 262

REFERÊNCIAS ... 263

Capítulo 9 Epiderme ... 267

Células epidérmicas comuns ... 270

As paredes das células epidérmicas variam em espessura 270

A presença de cutícula é a característica mais distintiva da parede periclinal externa das células epidérmicas 271

Estômatos ... 274

Os estômatos ocorrem em todas as partes aéreas do corpo primário das plantas .. 274

As células-guarda geralmente apresentam formato de rim ... 277

As células-guarda têm paredes desigualmente espessadas, com microfibrilas de celulose dispostas radialmente ... 280

Luz azul e ácido abscísico são sinais importantes no controle dos movimentos estomáticos 282

O desenvolvimento de complexos estomáticos envolve uma ou mais divisões celulares assimétricas ... 282

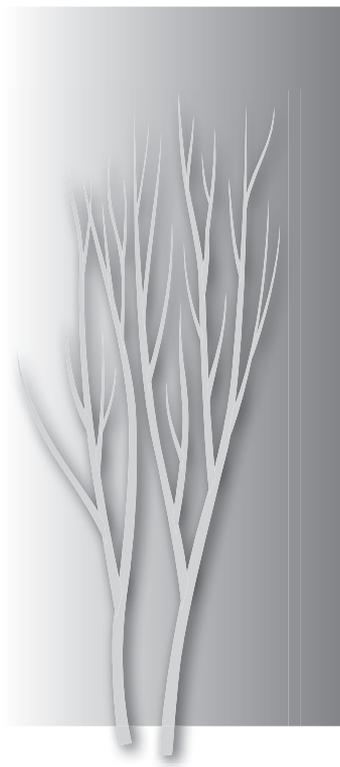
Diferentes sequências no desenvolvimento resultam em configurações diferentes de complexos estomáticos	286
Tricomas	287
Os tricomas apresentam uma variedade de funções	288
Os tricomas podem ser classificados em diferentes categorias morfológicas	289
Um tricoma é originado como uma protuberância a partir de uma célula epidérmica	289
A fibra do algodão	289
Pelos radiculares	292
O tricoma de <i>Arabidopsis</i>	293
Distribuição espacial das células na epiderme	295
A distribuição de estômatos e tricomas nas folhas não ocorre ao acaso	295
Há três principais tipos de distribuição espacial de células na epiderme da raiz de angiospermas	297
Outras células epidérmicas especializadas	299
As células silicosas e suberosas frequentemente ocorrem juntas	299
As células buliformes são altamente vacuoladas	300
Algumas células epidérmicas contêm cystólitos	301
REFERÊNCIAS	303
Capítulo 10 Xilema: tipos celulares e aspectos do desenvolvimento	317
Os tipos celulares do xilema	320
Elementos traqueais – traqueídes e elementos de vaso – são as células condutoras do xilema	320
As paredes secundárias da maioria dos elementos traqueais contêm pontuações	322
Os vasos são condutíveis de água mais eficientes do que as traqueídes	326
As fibras são especializadas como elementos de sustentação no xilema	329
As células vivas do parênquima ocorrem tanto no xilema primário quanto no secundário	330
Em algumas espécies as células de parênquima desenvolvem protruções – tilos – que penetram nos vasos	330
Especialização filogenética dos elementos traqueais e das fibras	331
As grandes tendências na evolução do elemento de vaso estão correlacionadas a uma diminuição no seu comprimento	334
Existem desvios nas tendências evolutivas do elemento de vaso	334
Como elementos de vaso e traqueídes, as fibras sofreram um encurtamento filogenético	335
O xilema primário	337
Existem algumas diferenças estruturais e de desenvolvimento entre as porções iniciais e tardias formadas no xilema primário	337
Os elementos traqueais primários possuem uma variedade de espessamentos de parede secundária	340
A diferenciação dos elementos traqueais	341
Os hormônios da planta estão envolvidos na diferenciação dos elementos traqueais	346
As células isoladas do mesofilo em cultura podem se transdiferenciar diretamente em elementos traqueais	348
REFERÊNCIAS	349

Capítulo 11 Xilema: xilema secundário e variações na estrutura da madeira	359
Estrutura básica do xilema secundário.	361
O xilema secundário consiste de dois sistemas distintos de células, o axial e o radial	361
Algumas madeiras são estratificadas e outras, não.	362
Os anéis de crescimento resultam da atividade periódica do câmbio vascular	362
Conforme a madeira se torna mais velha, gradualmente se torna não funcional em condução e armazenamento	366
O lenho de reação é um tipo de madeira que se desenvolve em ramos e caules inclinados ou curvados	368
Madeiras	371
A madeira das coníferas é relativamente simples em estrutura.	372
O sistema axial das coníferas é constituído principalmente ou inteiramente por traqueídes	372
Os raios de coníferas podem ser constituídos por células de parênquima e traqueídes	372
As madeiras de muitas coníferas contêm canais resiníferos.	374
A madeira das angiospermas é mais complexa e variada do que a das coníferas	377
Com base na porosidade, dois tipos principais de madeiras de angiospermas são reconhecidos: com porosidade difusa e anéis porosos ou semiporosos	378
A distribuição do parênquima axial mostra muitos padrões de gradação	380
Os raios de angiospermas geralmente contêm somente células de parênquima	380
Espaços intercelulares semelhantes aos canais resiníferos de gimnospermas ocorrem na madeira de angiospermas.	383
Alguns aspectos do desenvolvimento do xilema secundário	383
Identificação de madeira	387
REFERÊNCIAS	388
Capítulo 12 Câmbio vascular	397
Organização do câmbio	397
O câmbio vascular contém dois tipos de células iniciais: iniciais fusiformes e iniciais radiais.	397
O câmbio pode ser estratificado ou não estratificado.	399
Formação do xilema secundário e do floema secundário	400
Iniciais <i>versus</i> suas derivadas diretas	403
Mudanças no desenvolvimento	405
A formação de novas iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes ou de seus segmentos é um fenômeno comum	407
Os domínios podem ser reconhecidos dentro do câmbio	411
Mudanças sazonais na ultraestrutura da célula cambial	411
Citocinese das células fusiformes.	416
Atividade sazonal	417
O tamanho do incremento de xilema produzido durante um ano geralmente excede ao do floema	419
Uma sazonalidade distinta na atividade cambial também ocorre em muitas regiões tropicais	421
Relações causais em atividade cambial.	424
REFERÊNCIAS	425

Capítulo 13 Floema: tipos celulares e aspectos do desenvolvimento..	435
Tipos celulares do floema..	437
O elemento de tubo crivado das angiospermas ..	438
Em alguns táxons as paredes dos elementos de tubo crivado são notavelmente espessas ..	440
As placas crivadas geralmente ocorrem nas paredes terminais..	441
A calose aparentemente atua no desenvolvimento do poro crivado..	443
Mudanças na aparência dos plastídios e na aparência da proteína-P são indicadores iniciais do desenvolvimento do elemento de tubo crivado ..	444
A degeneração nuclear pode ser cromatolítica ou picnótica ..	452
Células companheiras..	455
O mecanismo de transporte floemático em angiospermas ..	459
A folha fonte e o floema da nervura de pequeno porte ..	462
Vários tipos de nervuras de pequeno porte ocorrem em folhas de dicotiledôneas ..	464
As espécies tipo 1 com células companheiras especializadas, denominadas células intermediárias, são carregadoras simplásticas ..	464
As espécies com nervuras de pequeno porte tipo 2 são carregadoras apoplásticas ..	465
A coleta de fotoassimilados pelas nervuras de pequeno porte pode não envolver um passo ativo em algumas folhas. ..	466
Algumas nervuras de pequeno porte contêm mais do que um tipo de célula companheira ..	466
As nervuras de pequeno porte de lâminas foliares de Poaceae contêm dois tipos de tubos crivados de metafloema ..	466
A célula crivada de gimnospermas ..	467
As paredes das células crivadas são caracterizadas como primárias ..	468
A calose não desempenha um papel no desenvolvimento do poro da área crivada em gimnospermas ..	468
Entre as gimnospermas há pouca variação na diferenciação das células crivadas..	469
Células de Strasburger. ..	470
O mecanismo de transporte do floema nas gimnospermas ..	471
Células parenquimáticas ..	472
Células esclerenquimáticas..	472
Longevidade dos elementos crivados ..	473
Tendências na especialização dos elementos de tubo crivado ..	474
Elementos crivados de plantas vasculares sem sementes ..	475
Floema primário..	476
REFERÊNCIAS ..	480
Capítulo 14 Floema: floema secundário e variações na sua estrutura ..	489
Floema de conífera ..	491
Floema de angiosperma ..	495
Os padrões formados pelas fibras podem ser de significância taxonômica ..	495
Os elementos de tubo crivado secundários mostram variação considerável em forma e distribuição ..	495
Diferenciação no floema secundário ..	500
As células esclerenquimáticas no floema secundário comumente são classificadas como fibras, esclereídes, e fibroesclereídes ..	502
O floema condutor constitui apenas uma pequena parte da casca interna ..	504
Floema não condutor ..	506
O floema não condutor difere estruturalmente do floema condutor ..	506

A dilatação é o meio pelo qual o floema se ajusta ao aumento em circunferência do eixo como resultado do crescimento secundário	507
REFERÊNCIAS	508
Capítulo 15 Periderme	511
Ocorrência	511
Características de seus componentes	513
O felogênio é relativamente simples em estrutura	513
Vários tipos de células do felema podem surgir do felogênio	513
Existe considerável variação na largura e composição da feloderme	516
Desenvolvimento da periderme	517
Os locais de origem do felogênio são variáveis	517
O felogênio tem origem por divisões de vários tipos de células	519
O tempo de surgimento da primeira e subsequentes peridermes varia	519
Morfologia da periderme e do ritidoma	522
Poliderme	524
Tecido protetor em monocotiledôneas	524
Periderme de cicatrização	525
Lenticelas	526
Três tipos estruturais de lenticelas são reconhecidos nas angiospermas lenhosas	527
A primeira lenticela frequentemente surge abaixo do estômato	528
REFERÊNCIAS	528
Capítulo 16 Estruturas secretoras externas	533
Glândulas de sal	535
Vesículas de sal secretam em um grande vacúolo central	535
Outras glândulas secretam sal diretamente para o exterior	536
As glândulas bicelulares das Poaceal	536
As glândulas multicelulares das eudicotiledôneas	537
Hidatódios	537
Nectários	540
Os nectários de <i>Lonicera japonica</i> exudam néctar dos tricomas unicelulares	542
Os nectários de <i>Abutilon striatum</i> exudam néctar a partir de tricomas multicelulares	542
Os nectários de <i>Vicia faba</i> exudam néctar via estômatos	543
Os açúcares mais comuns no néctar são sacarose, glicose e frutose	545
Estruturas intermediárias entre nectários e hidatódios	547
Coléteres	548
Osmóforos	549
Tricomas glandulares que secretam substâncias lipofílicas	550
Desenvolvimento dos tricomas glandulares	551
As estruturas glandulares das plantas carnívoras	552
Tricomas urticantes	554
REFERÊNCIAS	555
Capítulo 17 Estruturas secretoras internas	563
Células secretoras internas	563
As células de óleo secretam seus óleos em uma cavidade de óleo	565
As células de mucilagem depositam sua secreção entre o protoplasto e a parede celulósica	566

O tanino é a inclusão mais notável em numerosas células secretoras..	567
Cavidades e canais secretores	568
Os canais secretores mais conhecidos são os canais de resina das coníferas	569
O desenvolvimento das cavidades secretoras parece ser esquizógeno	570
Os canais e cavidades secretores podem surgir sob estímulo de injúria	572
As kino veias são um tipo especial de canais traumáticos..	574
Laticíferos	574
Com base na sua estrutura, os laticíferos são agrupados em duas classes principais: articulados e não articulados	575
O látex varia no aspecto e na composição	577
Os laticíferos articulados e não articulados aparentemente diferem citologicamente uns dos outros	578
Os laticíferos estão amplamente distribuídos no corpo da planta, refletindo seu modo de desenvolvimento	581
Laticíferos não articulados..	581
Laticíferos articulados	583
A principal fonte da borracha comercial é a casca da árvore da seringueira, <i>Hevea brasiliensis</i>	586
A função dos laticíferos não é clara.	587
REFERÊNCIAS	588
 Adendo: Outras referências pertinentes não citadas no texto	 597
 Glossário	 621
 Índice onomástico	 649
 Índice remissivo	 681



PREFÁCIO

Já se passaram mais de 40 anos desde a segunda edição do livro *Anatomia das plantas* de Katherine Esau. A enorme expansão do conhecimento biológico que tem tomado lugar durante esse período não tem precedentes. Em 1965, a microscopia eletrônica estava apenas começando para que tivesse um impacto na pesquisa de plantas em nível celular. Desde então, novas abordagens e técnicas, particularmente aquelas usadas na pesquisa genética-molecular, têm resultado em uma maior ênfase e tomado a direção para o reino molecular da vida. Conceitos e princípios antigos estão sendo desafiados virtualmente em todos os níveis, entretanto, geralmente, sem um claro entendimento das bases sobre as quais aqueles conceitos e princípios foram estabelecidos.

Um biólogo, independentemente de sua linha de especialização, não pode se dar ao luxo de perder de vista o organismo como um todo, se o seu objetivo é entender o mundo orgânico. O conhecimento dos aspectos mais grosseiros da estrutura é básico para a pesquisa e o ensino em todos os níveis de especialização. A tendência cada vez maior em direção a uma redução da ênfase em informações de fato no ensino contemporâneo e a aparente diminuição dos cursos em anatomia e morfologia das plantas, em muitas escolas e universidades, faz que uma fonte prontamente acessível de informação básica em estrutura de plantas seja mais importante do que nunca. A consequên-

cia disso é o uso menos preciso da terminologia e uma adoção inapropriada de termos animais para estruturas de plantas. A pesquisa em estrutura de plantas tem beneficiado grandemente as novas abordagens e técnicas agora disponíveis. Muitos anatomistas de plantas estão participando efetivamente na procura da interdisciplinaridade para conceitos integrados de crescimento e morfologia. Ao mesmo tempo, anatomistas de plantas que trabalham com análise comparada continuam a criar novos conceitos sobre as relações e evolução das plantas e dos tecidos de plantas com o auxílio de dados moleculares e análises cladísticas. A integração da anatomia ecológica e sistemática de plantas – anatomia ecofilética – está provocando um entendimento mais claro das forças motrizes por trás das diversificações evolucionárias dos atributos da madeira e da folha.

Um conhecimento completo da estrutura e desenvolvimento das células e tecidos é essencial para uma interpretação realística da função da planta, se a função em causa é fotossíntese, movimento da água, transporte de alimento, ou absorção da água e minerais pelas raízes. Um entendimento completo dos efeitos dos organismos patogênicos no corpo da planta só pode ser alcançado quando se conhece a estrutura normal da planta em questão. As práticas hortícolas, como enxerto, poda, propagação vegetativa, e os fenômenos associados à formação de “callus”, cicatrização, regeneração,

e desenvolvimento de raízes e gemas adventícias, são mais significativos se as características estruturais subjacentes a esses fenômenos são compreendidas apropriadamente.

Uma crença comum entre os estudantes e igualmente entre muitos pesquisadores é que nós sabemos, virtualmente, tudo o que há para se saber sobre a anatomia das plantas, entretanto, nada poderia estar mais longe da verdade. Embora o estudo da anatomia das plantas remonte ao final dos anos 1600, a maioria do nosso conhecimento em estrutura de plantas é baseada em plantas de regiões temperadas, e geralmente aquelas de interesse agrônomo. As características estruturais das plantas que crescem em ambientes subtropicais e tropicais são frequentemente caracterizadas como exceções ou anomalias, em vez de como adaptações aos diferentes ambientes. Com a grande diversidade de espécies de plantas nos trópicos, há uma riqueza de informações a serem descobertas na estrutura e desenvolvimento de tais plantas. Além disso, como observado pela Dra. Esau no prefácio da primeira edição de *Anatomia das plantas com sementes* (JOHN WILEY & SONS, 1960) “[...] a anatomia das plantas é interessante para o seu próprio bem. É uma experiência gratificante acompanhar o desenvolvimento ontogenético e evolucionário das características estruturais e entender o alto grau de complexidade e a regularidade notável na organização da planta”.

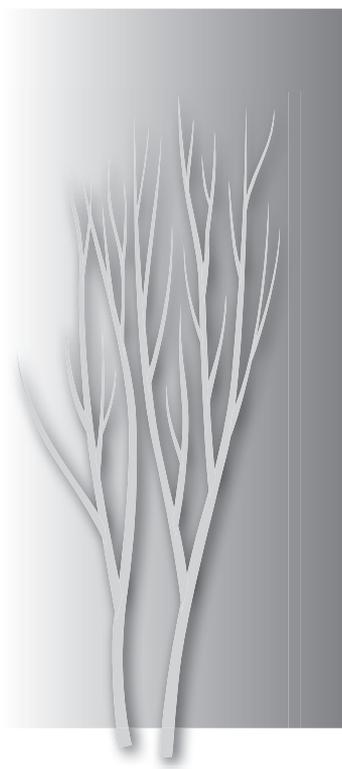
O principal objetivo deste livro é fornecer uma base firme nos meristemas, células e tecidos do corpo da planta, e, ao mesmo tempo, trazer algo sobre os muitos avanços pelas pesquisas moleculares na compreensão de sua função e desenvolvimento. Por exemplo, no capítulo de meristemas apicais, que tem sido o objeto de considerável pesquisa genética-molecular, uma revisão histórica do conceito de organização apical é apresentada para fornecer ao leitor uma compreensão do quanto

aquele conceito tem evoluído com a disponibilidade de metodologias mais sofisticadas. Por todo o livro, maior ênfase é dada nas relações estrutura-função do que nas duas edições anteriores. Como nas edições anteriores, as angiospermas são evidenciadas, mas algumas características de partes vegetativas das gimnospermas e das plantas vasculares sem sementes também são consideradas.

Esses são tempos estimulantes para os botânicos. Isso se reflete, em parte, pela grandiosidade da produção de literatura. As referências citadas neste livro representam apenas uma fração do total de artigos lidos para a preparação da terceira edição, particularmente para a literatura genética-molecular que é citada de forma mais seletiva. Foi importante não perder o foco na anatomia. Muitas das referências citadas na segunda edição foram lidas novamente, em parte para assegurar a continuidade entre a segunda e a terceira edições. Um grande número de referências selecionadas está listado para dar apoio às descrições e interpretações, e direcionar a pessoa interessada para uma leitura mais ampla. Indubitavelmente, alguns artigos pertinentes foram inadvertidamente negligenciados. Uma série de artigos de revisão, livros, e capítulos de livros com listas de referências úteis estão incluídos. Referências adicionais pertinentes estão listadas no adendo.

Este livro foi planejado principalmente para estudantes de nível superior em vários ramos da ciência das plantas, para pesquisadores (do nível molecular até a planta toda), e para professores de anatomia de plantas. Ao mesmo tempo, um esforço foi feito para atrair os estudantes menos avançados apresentando o assunto em um estilo convidativo, com muitas ilustrações, e para explicar e analisar termos e conceitos à medida que aparecem no texto. É minha esperança que este livro venha a iluminar muitos e a inspirar muitos outros no estudo da estrutura e desenvolvimento das plantas.

R. F. E.
Madison, Wisconsin
Julho, 2006



APRESENTAÇÃO

“Esau’s Plant Anatomy” de autoria de Ray F. Evert é uma atualização do livro “Plant Anatomy” de Katherine Esau, o mais importante livro sobre anatomia de plantas mundialmente reconhecido. O autor ampliou as informações contidas no livro de Esau para uma obra que explora os temas abordados em diferentes níveis, inclusive com informações sobre pesquisas de base molecular. É uma obra completa em anatomia de plantas na atualidade, sendo de grande valia para o aprimoramento desse conhecimento aos estudantes de graduação, pós-graduação, professores e pesquisadores que utilizam esse ramo da botânica como base de seus estudos ou pesquisas. Há uma enorme quantidade de referências, muitas delas citadas pelo autor nos capítulos do livro, e outras tantas não citadas,

mas incluídas em um adendo ao final do livro, que enriquece enormemente esta obra. Ainda no adendo, além da citação das referências separadas por capítulos, aquelas de maior importância tiveram os seus resumos incluídos dando-nos a possibilidade de saber o foco principal dos artigos.

Neste livro o leitor poderá procurar as informações de que precisa, tanto no conteúdo, que está na parte inicial do livro, quanto no índice remissivo. O glossário, também ao final do livro, contempla as definições dos termos em anatomia de plantas.

Aqueles que utilizam a anatomia de plantas como base de suas pesquisas encontrarão aqui um suporte de conhecimentos atualizado e bastante completo, uma obra de valor inestimável.

Carmen Regina Marcati



AGRADECIMENTOS

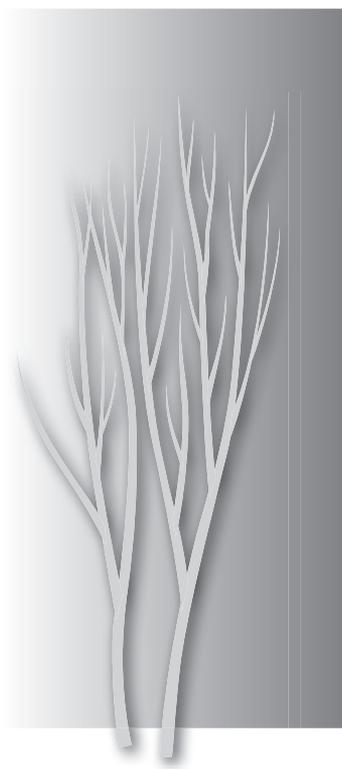
As ilustrações formam uma parte importante de um livro em anatomia de plantas. Estou em dívida com várias pessoas que gentilmente cederam ilustrações para incluir no livro e com outras, juntamente com editores e revistas científicas, pela permissão em reproduzir de uma forma ou de outra suas ilustrações publicadas. As ilustrações nas quais as fontes não são indicadas na legenda das figuras são originais. Várias figuras são de meus artigos de pesquisa ou de artigos com coautoria de colegas, incluindo meus estudantes. Um grande número de ilustrações é de trabalhos magníficos – ilustrações feitas à mão e micrografias – da Dra. Esau. Algumas figuras são ilustrações eletrônicas habilmente processadas por Kandis Elliot.

Agradecimentos sinceros são estendidos à Laura Evert e Mary Evert por sua assistência com o processo de obter as permissões.

Agradeço as seguintes pessoas, que tão generosamente cederam seu tempo para revisar partes

do manuscrito: Drs. Veronica Angyalossy, Pieter Baas, Sebastian Y. Bednarek, C. E. J. Botha, Anne-Marie Catesson, Judith L. Croxdale, Nigel Chaffey, Abraham Fahn, Donna Fernandez, Peter K. Helper, Nels R. Lersten, Edward K. Merrill, Regis B. Miller, Thomas L. Rost, Alexander Schulz, L. Andrew Staehelin, Jennifer Thorsch e Joseph E. Varner. Dois dos revisores, Judith L. Croxdale, que revisou o Capítulo 9 (Epiderme), e Joseph E. Varner, que revisou o rascunho inicial do Capítulo 4 (Parede celular), estão agora falecidos. Os revisores forneceram sugestões valiosas para o aprimoramento do livro. A responsabilidade final com os conteúdos do livro, incluindo todos os erros e omissões, entretanto, é minha.

Um agradecimento muito especial é conferido à Susan E. Eichhorn. Sem sua assistência não seria possível revisar a segunda edição do livro *Esau's plant anatomy*.



REFERÊNCIAS GERAIS

- ALEKSANDROV, V. G. 1966. *Anatomiia Rastenii (Anatomy of Plants)*, 4. ed. Izd. Vysshaya Shkola, Moscow.
- BAILEY, I. W. 1954. *Contributions to Plant Anatomy*. Chronica Botanica, Waltham, MA.
- BIEBL, R. e H. GERM. 1967. *Praktikum der Pflanzenanatomie*, 2. ed. Springer-Verlag, Vienna.
- BIERHORST, D. W. 1971. *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan, New York.
- BOLD, H. C. 1973. *Morphology of Plants*, 3. ed. Harper and Row, New York.
- BOUREAU, E. 1954-1957. *Anatomie végétale: l'appareil végétatif des phanérogames*, 3 vols. Presses Universitaires de France, Paris.
- BOWES, B. G. 2000. *A Color Atlas of Plant Structure*. Iowa State University Press, Ames, IA.
- BOWMAN, J., ed. 1994. *Arabidopsis: An Atlas of Morphology and Development*. Springer-Verlag, New York.
- BRAUNE, W., A. LEMAN e H. TAUBERT. 1971 (©1970). *Pflanzenanatomisches Praktikum: zur Einführung in die Anatomie der Vegetationsorgane der höheren Pflanzen*, 2. ed. Gustav Fischer, Stuttgart.
- BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM e R. L. JONES, eds. 2000. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD.
- CARLQUIST, S. 1961. *Comparative Plant Anatomy: A Guide to Taxonomic and Evolutionary Application of Anatomical Data in Angiosperms*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- CARLQUIST, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, 2. ed. Springer-Verlag, Berlin.
- CHAFFEY, N. 2002. *Wood Formation in Trees: Cell and Molecular Biology Techniques*. Taylor and Francis, London.
- CUTLER, D. F. 1969. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. IV, Juncales. Clarendon Press, Oxford.
- CUTLER, D. F. 1978. *Applied Plant Anatomy*. Longman, London.
- CUTTER, E. G. 1971. *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*, part 2, Organs. Addison-Wesley, Reading, MA.
- CUTTER, E. G. 1978. *Plant Anatomy, part 1, Cells and Tissues*, 2. ed. Addison-Wesley, Reading, MA.
- DAVIES, P. J., ed. 2004. *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!*, 3. ed. Kluwer Academic, Dordrecht.
- DE BARY, A. 1884. *Comparative Anatomy of the Vegetative Organs of the Phanerogams and Ferns*. Clarendon Press, Oxford.
- DICKISON, W. C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt/Academic Press, San Diego.

- DIGGLE, P. K. e P. K. ENDRESS, eds. 1999. *Int. J. Plant Sci.* 160 (6, suppl.: *Development, Function, and Evolution of Symmetry in Plants*), S1–S166.
- EAMES, A. J. 1961. *Morphology of Vascular Plants: Lower Groups*. McGraw-Hill, New York.
- EAMES, A. J. e L. H. MACDANIELS. 1947. *An Introduction to Plant Anatomy*, 2. ed. McGraw-Hill, New York.
- ESAU, K. 1965. *Plant Anatomy*, 2. ed. Wiley, New York.
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*, 2. ed. Wiley, New York.
- ESCHRICH, W. 1995. *Funktionelle Pfl anzenanatomie*. Springer, Berlin.
- FAHN, A. 1990. *Plant Anatomy*, 4. ed. Pergamon Press, Oxford.
- GIFFORD, E. M. e A. S. FOSTER. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3. ed. Freeman, New York.
- HABERLANDT, G. 1914. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London. *Handbuch der Pfl anzenanatomie (Encyclopedia of Plant Anatomy)*. 1922-1943; 1951–. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- HARTIG, R. 1891. *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Forstgewächse*. Springer, Berlin.
- HAYWARD, H. E. 1938. *The Structure of Economic Plants*. Macmillan, New York.
- HIGUCHI, T. 1997. *Biochemistry and Molecular Biology of Wood*. Springer, Berlin.
- HOWELL, S. H. 1998. *Molecular Genetics of Plant Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUBER, B. 1961. *Grundzüge der Pfl anzenanatomie*. Springer-Verlag, Berlin.
- IQBAL, M., ed. 1995. *The Cambial Derivatives*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- JANE, F. W. 1970. *The Structure of Wood*, 2. ed. Adam and Charles Black, London.
- JEFFREY, E. C. 1917. *The Anatomy of Woody Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- JURZITZA, G. 1987. *Anatomie der Samenpfl anzen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- KAUSSMANN, B. 1963. *Pfl anzenanatomie: unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpfl anzen*. Gustav Fischer, Jena.
- KAUSSMANN, B. e U. SCHIEWER. 1989. *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pfl anzen*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- LARSON, P. R. 1994. *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Springer-Verlag, Berlin.
- MANSFIELD, W. 1916. *Histology of Medicinal Plants*. Wiley, New York.
- MAUSETH, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- METCALFE, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. I, Gramineae. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. 1971. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. V, Cyperaceae. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. e L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons: Leaves, Stems, and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses*, 2 vols. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. e L. CHALK, eds. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2. ed., vol. I. *Systematic Anatomy of Leaf and Stem, with a Brief History of the Subject*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. e L. CHALK, eds. 1983. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2. ed., vol. II. *Wood Structure and Conclusion of the General Introduction*. Clarendon Press, Oxford.
- RAUH, W. 1950. *Morphologie der Nutzpfl anzen*. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- ROMBERGER, J. A. 1963. *Meristems, Growth, and Development in Woody Plants: An Analytical Review of Anatomical, Physiological, and Morphogenic Aspects*. Tech. Bull. No. 1293. USDA, Forest Service, Washington, DC.
- ROMBERGER, J. A., Z. HEJNOWICZ e J. F. HILL. 1993. *Plant Structure: Function and Development: A Treatise on Anatomy and Vegetative Development, with Special Reference to Woody Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- RUDALL, P. 1992. *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development*, 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- SACHS, J. 1875. *Text-Book of Botany, Morphological and Physiological*. Clarendon Press, Oxford.

- SINNOTT, E. W. 1960. *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill, New York.
- SOLEREDER, H. 1908. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons: A Handbook for Laboratories of Pure and Applied Botany*, 2 vols. Clarendon Press, Oxford.
- SOLEREDER, H. e F. J. MEYER. 1928-1930, 1933. *Systematische Anatomie der Monokotyledonen*, No. 1 (*Pandales, Helobiae, Triuridales*), 1933; No. 3 (*Principes, Synanthae, Spathiflorae*), 1928; No. 4 (*Farinosae*), 1929; No. 6 (*Scitamineae, Microspermae*), 1930. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- SRIVASTAVA, L. M. 2002. *Plant Growth and Development: Hormones and Environment*. Academic Press, Amsterdam.
- STEEVES, T. A. e I. M. SUSSEX. 1989. *Patterns in Plant Development*, 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- STRASBURGER, E. 1888-1909. *Histologische Beiträge*, nos. 1-7. Gustav Fisher, Jena.
- TOMLINSON, P. B. 1961. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. II. *Palmae*. Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P. B. 1969. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. III. *Commelinales—Zingiberales*. Clarendon Press, Oxford.
- TROLL, W. 1954. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, vol. 1, *Der vegetative Aufbau*. Gustav Fischer, Jena.
- TROLL, W. 1957. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, vol. 2, *Die blühende Pflanze*. Gustav Fischer, Jena.
- WARDLAW, C. W. 1965. *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, Green and Co., London.



CAPÍTULO UM

ESTRUTURA E DESENVOLVIMENTO DO CORPO VEGETAL – UMA VISÃO GERAL

Patricia Soffiatti e Marcelo Rodrigo Pace

O corpo multicelular e complexo de uma planta vascular é o resultado de uma especialização evolutiva de longo prazo – especialização essa que acompanhou a transição de organismos multicelulares que ocupavam um hábitat aquático para um hábitat terrestre (Niklas, 1997). As demandas de ambientes novos e mais hostis levaram ao estabelecimento de diferenças morfológicas e fisiológicas entre as partes da planta que se tornaram mais ou menos especializadas com respeito a certas funções. O reconhecimento dessas especializações se tornou definido pelos botânicos por meio do conceito de **órgãos vegetais** (Troll, 1937; Arber, 1950). Em um primeiro momento, os botânicos vislumbraram a existência de vários órgãos, mas posteriormente, à medida que o entendimento das inter-relações entre as partes da planta se tornou mais evidente, o número de órgãos vegetativos foi reduzido a três: **raiz, caule e folha** (Eames, 1936). Dentro deste conceito, caule e folha são geralmente tratados em conjunto, como uma unidade morfológica e funcional, o **ramo**.

Em estudos evolutivos, pesquisadores postulam que a organização da planta vascular ancestral era extremamente simples, talvez muito parecida àquela da Devoniana *Rhynia*, que eram plantas áfilas e sem raízes (Gifford e Foster, 1989; Kenrick e Crane, 1997). Se as plantas com sementes evoluíram a partir de plantas ancestrais semelhantes às “rhynias”, que consistiam de eixos ramificados

dicotomicamente, sem apêndices, a raiz, o caule e a folha poderiam ser considerados como intimamente inter-relacionados a partir da mesma origem filogenética (Stewart e Rothwell, 1993; Taylor e Taylor, 1993; Raven, J. A. e Edwards, 2001). A origem comum desses três órgãos é ainda mais óbvia na sua ontogenia (desenvolvimento de uma entidade individual), pois estes são iniciados ao mesmo tempo no embrião, à medida que este se desenvolve, a partir de um zigoto, em um organismo multicelular. No ápice do ramo, a folha e o caule são formados como uma unidade. Na maturidade, também a folha e o caule, imperceptivelmente, continuam um no outro, externa e internamente. Paralelamente, a raiz e o caule também formam um *continuum* – uma estrutura contínua – e possuem muitas características em comum com respeito à forma, anatomia, função e modo de crescimento.

À medida que o embrião cresce e se torna uma plântula, o caule e a raiz cada vez mais divergem um do outro em sua organização (Fig. 1.1). A raiz cresce mais ou menos como um órgão cilíndrico ramificado; o caule é composto por nós e entrenós, com folhas e ramos conectados aos nós. Finalmente a planta entra no estágio reprodutivo, quando os ramos formam as inflorescências e flores (Fig. 1.2). A flor pode ser considerada um órgão, mas o conceito clássico trata a flor como um conjunto de órgãos homólogos aos ramos. Esse conceito também implica que as partes florais – algumas das quais

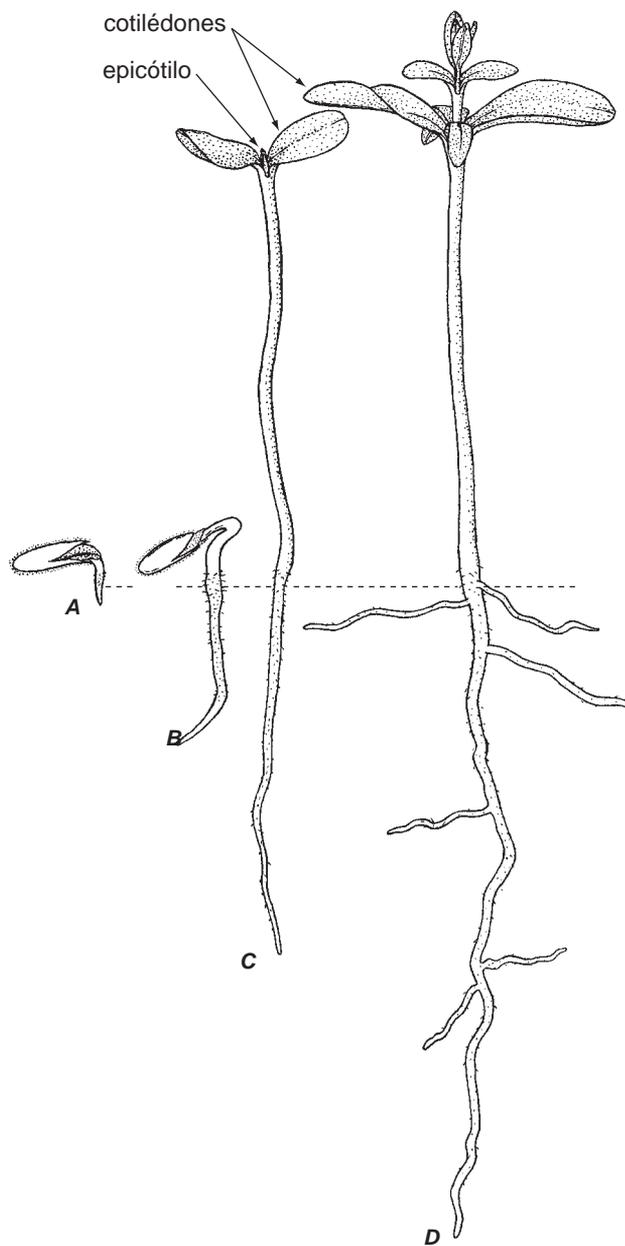


FIGURA 1.1

Alguns estágios do desenvolvimento da plântula da linhaça (*Linum usitatissimum*). **A**, semente germinando. A raiz principal pivotante (abaixo da linha pontilhada) é a primeira estrutura a romper a testa da semente. **B**, o hipocótilo em alongamento (acima da linha pontilhada) formou um gancho, que subsequentemente vai se endireitar, puxando os cotilédones e o ápice caulinar acima do solo. **C**, após a emergência acima do solo, os cotilédones, que na linhaça persistem por cerca de 30 dias, aumentam e engrossam. O epicótilo em desenvolvimento – o eixo caulinar ou ramo localizado acima dos cotilédones – está agora evidente entre os cotilédones. **D**, o epicótilo em desenvolvimento originou várias folhas e a raiz principal originou várias ramificações. (Obtido de Esau, 1977; desenho feito por Alva D. Grant.)

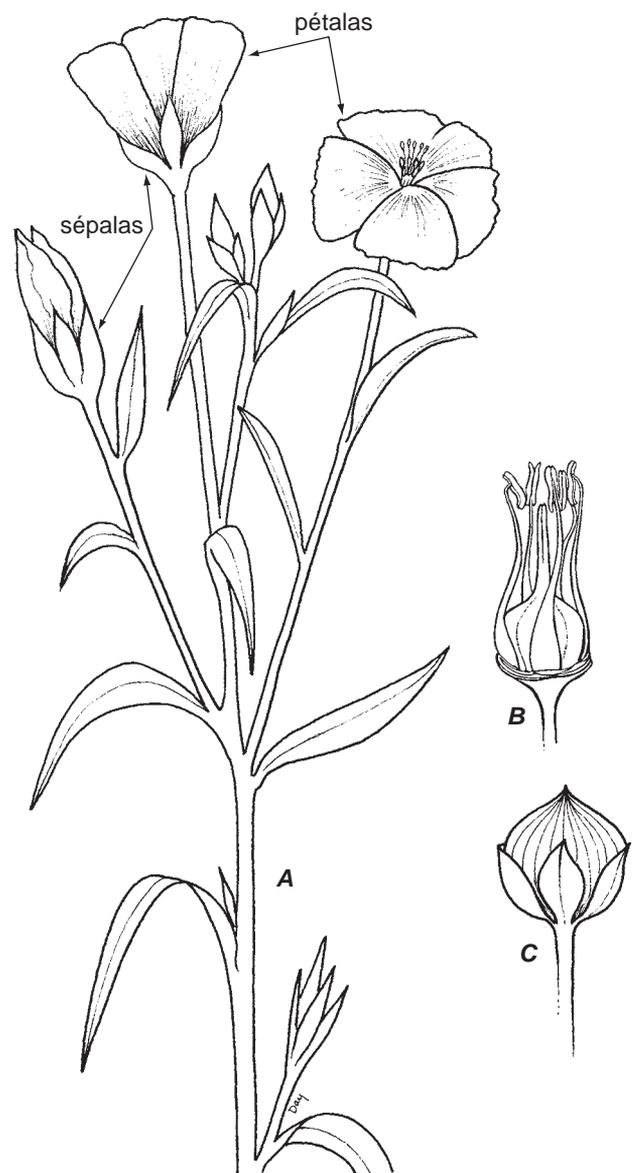


FIGURA 1.2

Inflorescência e flor da linhaça (*Linum usitatissimum*). **A**, inflorescência, do tipo panícula, com flores completas mostrando as sépalas e pétalas. **B**, flor, a partir da qual as sépalas e pétalas foram removidas, para mostrar os estames e o gineceu. As flores da linhaça geralmente possuem cinco estames férteis. O gineceu consiste de cinco carpelos unidos, com cinco estiletos e estigmas distintos. **C**, fruto maduro (cápsula) e sépalas persistentes. (Desenho feito por Alva D. Grant.)

são férteis (estames e carpelos) e outras estéreis (sépalas e pétalas) – são homólogas às folhas. Ambas, as folhas e as partes florais, são consideradas como originadas a partir de um tipo de sistema de caules que caracterizaram as primeiras plantas vasculares, áfilas e sem raízes (Gifford e Foster, 1989).

Apesar da sobreposição e da continuidade entre as características das partes da planta, a divisão do corpo vegetal em categorias morfológicas como raiz, caule, folha e flor (quando presente) é geralmente utilizada porque mantém em foco as especializações estruturais e funcionais das partes, o caule para o suporte e a condução, a folha para a fotossíntese, e a raiz como ancoragem e absorção. Essa subdivisão não deve ser enfatizada a ponto de obscurecer a unidade essencial do corpo vegetal. Essa unidade é claramente perceptível se uma planta é estudada sob o ponto de vista do seu desenvolvimento, uma abordagem que revela a gradual emergência dos órgãos e tecidos a partir do corpo indiferenciado do embrião jovem.

ORGANIZAÇÃO INTERNA DO CORPO VEGETAL

O corpo da planta é formado por muitos tipos diferentes de células cada uma delas delimitada pela parede celular, e unida às outras células por uma substância intercelular unificadora. Dentro dessa massa unida, certos grupos de células são distintos, estrutural e/ou funcionalmente de outros. Esses grupos são tratados como **tecidos**. As variações estruturais dos tecidos são baseadas nas diferenças das células que os compõem e nos tipos de conexão entre elas. Alguns tecidos são relativamente **simples** estruturalmente, pelo fato de serem constituídos por apenas um único tipo de célula; outros, que contêm mais de um tipo de célula, são **complexos**.

O arranjo dos tecidos na planta como um todo, e nos seus principais órgãos, revela uma organização estrutural e funcional definida. Os tecidos relacionados com a condução de alimento e água – os **tecidos vasculares** – formam um sistema ordenado que se estende continuamente pelos órgãos individuais e pela planta toda. Esses tecidos conectam os locais de entrada de água e síntese de alimentos com as regiões de crescimento, desenvolvimento e armazenamento. Os tecidos **não vasculares** são igualmente contínuos e os seus arranjos são indi-

cativos de inter-relações específicas (por exemplo, entre tecidos de armazenamento e vasculares) e de funções especializadas (por exemplo, suporte ou armazenamento). Para enfatizar a organização dos tecidos em entidades maiores, demonstrando sua continuidade topográfica e revelando a unidade básica do corpo vegetal, foi adotada a expressão **sistema de tecido** (Sachs, 1875; Haberlandt, 1914; Foster, 1949).

Embora a classificação das células e dos tecidos seja, de algum modo, arbitrária, para que se cumpra o objetivo de descrever de maneira adequada a estrutura de uma planta, é necessário o estabelecimento de categorias. Além disso, se as classificações se baseiam em estudos comparativos abrangentes, em que a variabilidade e integração de caracteres são reveladas e interpretadas adequadamente, estas não são apenas úteis para as descrições, como também refletem a relação natural entre as entidades classificadas.

O corpo de uma planta vascular é composto por três sistemas de tecidos

De acordo com a classificação de Sachs (1875), baseada na continuidade topográfica dos tecidos, o corpo de uma planta vascular é composto por três sistemas de tecidos: o sistema de revestimento, o vascular e o fundamental (ou de preenchimento). O **sistema de revestimento** compreende a **epiderme**, que é a cobertura protetora externa primária do corpo da planta, e a **periderme**, o tecido protetor que substitui a epiderme, principalmente em plantas que desenvolvem um incremento secundário em espessura. O **sistema vascular** contém dois tipos de tecidos condutores, o **floema** (condução de alimento) e o **xilema** (condução de água). A epiderme, a periderme, o floema e o xilema são tecidos complexos.

O **sistema fundamental** (ou **sistema de preenchimento**) inclui tecidos simples que, de certa maneira, compõem a matriz fundamental da planta, mas que, ao mesmo tempo, demonstram vários graus de especialização. O **parênquima** é o tecido fundamental mais comum. As células de parênquima são caracteristicamente vivas, capazes de crescimento e divisão. Modificações nas células do parênquima são encontradas nas várias estruturas secretoras, que podem ocorrer no tecido fundamental, como células individuais ou como complexos menores, ou maiores de células. O **colênqui-**

ma é um tecido composto por células vivas e com paredes espessas, intimamente relacionado ao parênquima; de fato, esse tecido é comumente considerado uma forma de parênquima especializado como tecido de suporte em órgãos jovens. O tecido fundamental também contém elementos mecânicos altamente especializados – com paredes espessas, duras e geralmente lignificadas – combinadas em massas coesas como tecido **esclerenquimático** ou dispersas como células individuais ou ainda, em pequenos grupos de células de esclerênquima.

Estruturalmente, raiz, caule e folha diferem primariamente na distribuição relativa dos tecidos vascular e fundamental

Dentro do corpo da planta, os vários tecidos estão distribuídos em padrões característicos, dependendo da região, do táxon, ou de ambos. Basicamente, os padrões são semelhantes pelo fato de que o tecido vascular está imerso no tecido fundamental e o tecido de revestimento forma a cobertura externa. As principais diferenças na estrutura da raiz, do caule e da folha residem na distribuição relativa dos tecidos vascular e fundamental (Fig. 1.3). Nos caules das eudicotiledôneas, por exemplo, o tecido vascular forma um cilindro “oco”, com tecido fundamental circundado por este (a **medula**), e também localizado entre os tecidos vascular e o de revestimento (o **córtex**) (Figs. 1.3B, C e 1.4A). Os tecidos vasculares primários podem se apresentar como um cilindro mais ou menos contínuo dentro do tecido fundamental, ou como um cilindro formado por cordões discretos, ou feixes vasculares, separados uns dos outros por tecido fundamental. Nos caules das monocotiledôneas, os feixes vasculares ocorrem em mais de um anel, ou se distribuem espalhados pelo tecido fundamental (Fig. 1.4B). No último caso, o tecido fundamental não pode ser distinguido como córtex e medula. Na folha, o tecido vascular forma um sistema anastomosado de **veias**, permeando o **mesofilo** em toda a sua extensão; este é o tecido fundamental da folha, especializado na fotossíntese (Fig. 1.3G).

O padrão formado pelos feixes vasculares no caule reflete a íntima relação estrutural e de desenvolvimento entre o caule e suas folhas. O termo “ramo” não serve somente como um termo coletivo para esses dois órgãos vegetativos, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e ontogenética. Em cada nó, um ou mais feixes

vasculares divergem dos feixes caulinares e entram na folha ou folhas, conectadas àquele nó, em continuidade com a vascularização da folha (Fig. 1.5). As extensões formadas a partir do sistema vascular do caule e que se dirigem às folhas são denominadas **traços foliares**, e as amplas lacunas ou regiões de tecido fundamental no cilindro vascular localizado acima do nível onde os traços foliares divergem para as folhas são denominadas **lacunas foliares** (Raven et al., 2005) ou **regiões interfasciculares** (Beck et al., 1982). Um traço foliar se estende desde as suas conexões com um feixe vascular no caule (denominado **feixe caulinar** ou **feixe axial**), ou com outro traço foliar, até a sua entrada na folha (Beck et al., 1982).

Comparada ao caule, a estrutura interna da raiz é geralmente simples e semelhante àquela do eixo da ancestral (Raven e Edwards, 2001). A sua estrutura relativamente simples se deve, em grande parte, à ausência de folhas e à correspondente ausência de nós e entrenós. Os três sistemas de tecidos, no estágio primário de crescimento da raiz, podem ser prontamente reconhecidos uns dos outros. Na maioria das raízes, os tecidos vasculares formam um cilindro sólido (Fig. 1.3E), mas, em algumas, estes formam um cilindro oco ao redor de uma medula. O cilindro vascular compreende os tecidos vasculares e uma ou mais camadas de células não vasculares, o **periciclo**, que nas plantas com sementes se origina da mesma porção do ápice radicular que os tecidos vasculares. Na maioria das plantas com sementes as ramificações ou raízes laterais derivam do periciclo. Uma **endoderme** morfológicamente diferenciada (a camada de células mais interna do córtex nas plantas com sementes, com arranjo compacto) geralmente circunda o periciclo. Na região absorptiva da raiz, a endoderme é caracterizada pela presença das **estrias de Caspary** nas paredes anticlinais das células (paredes radiais e transversais, perpendiculares à superfície da raiz) (Fig. 1.6). Em muitas raízes, a camada de células mais externa do córtex está diferenciada em uma **exoderme**, que também exhibe estrias de Caspary. Estas não são apenas um espessamento da parede, mas uma porção integral da parede celular e da substância intercelular, como uma faixa impregnada por suberina e, algumas vezes, por lignina. A presença dessa região hidrofóbica oclui a passagem de água e solutos pela endoderme e exoderme através das paredes anticlinais (Lehmann et al., 2000).

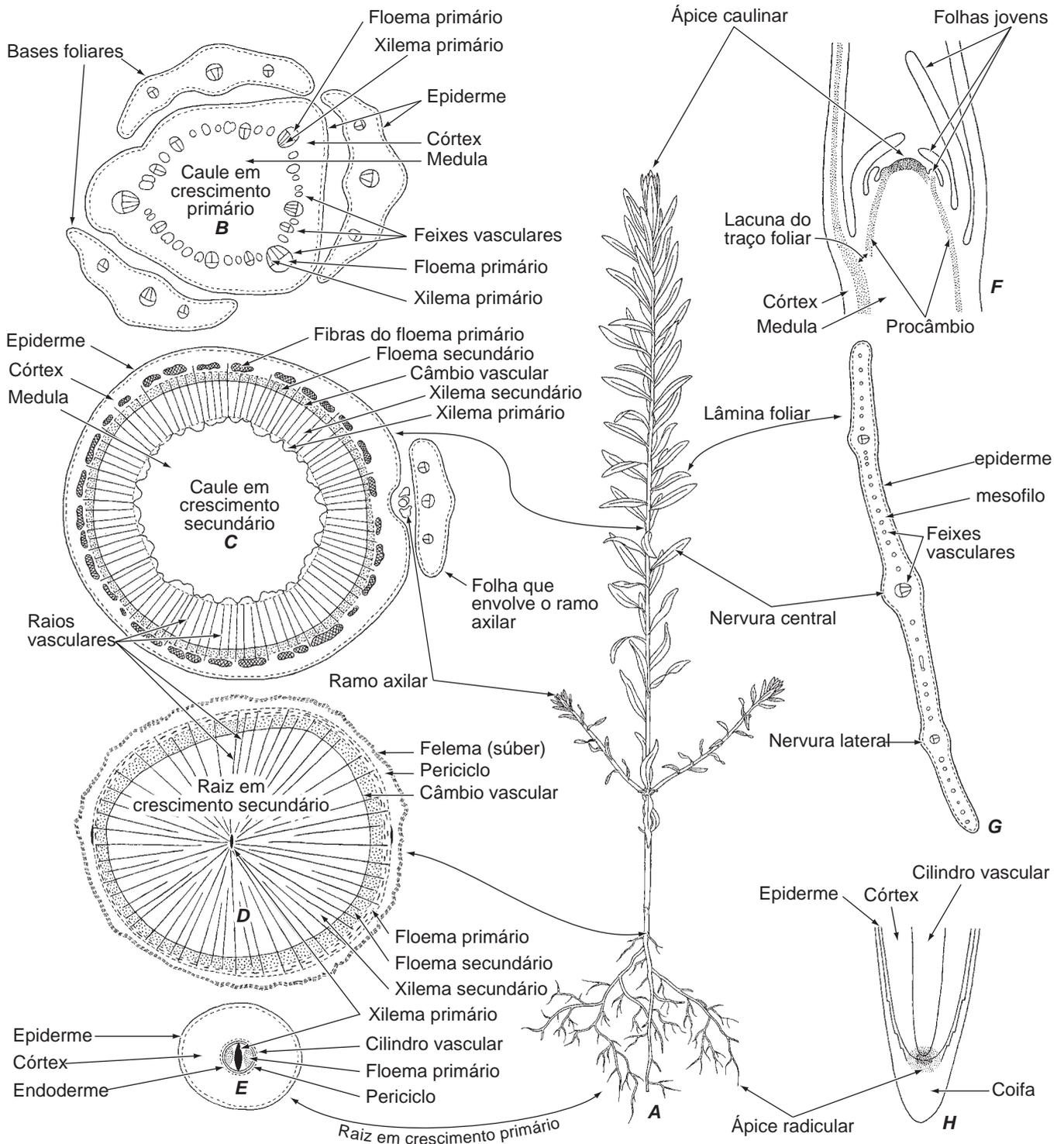


FIGURA 1.3

Organização de uma planta vascular. **A**, esquema do hábito da linhaça (*Linum usitatissimum*) em estágio vegetativo. Seções transversais do caule em **B**, **C**, e da raiz em **D**, **E**. **F**, seções longitudinais da porção terminal do caule, com ápice caulinar e folhas em desenvolvimento. **G**, seção transversal da lâmina foliar. **H**, seção longitudinal da porção terminal da raiz, com ápice radicular (coberto pela coifa) e regiões radiculares subjacentes. (A, $\times \frac{2}{5}$; B, E, F, H, $\times 50$; C, $\times 32$; D, $\times 7$; G, $\times 19$. **A**, desenho feito por R. H. Miller.)

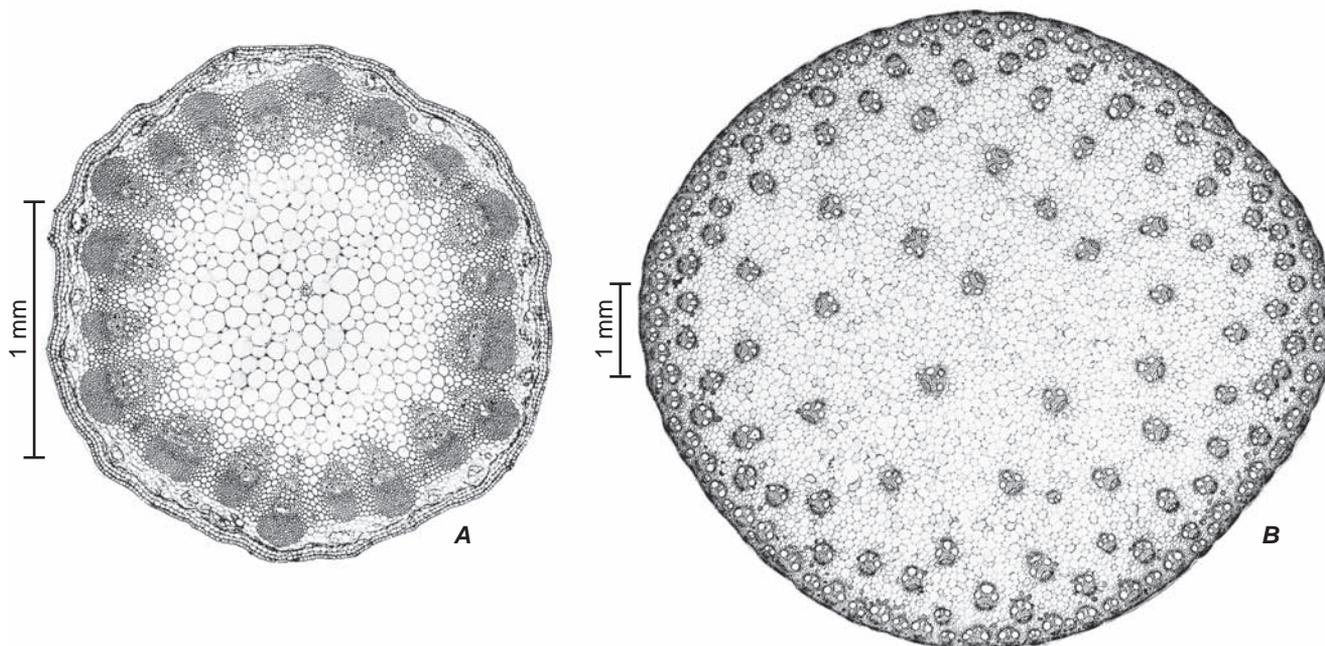


FIGURA 1.4

Tipos de anatomia caulinar em angiospermas. **A**, secção transversal do caule de *Helianthus*, uma eudicotiledônea, com feixes vasculares em unidades distintas formando um único anel ao redor da medula. **B**, secção transversal do caule de *Zea*, uma monocotiledônea, com os feixes vasculares espalhados por todo o tecido fundamental. Os feixes são mais numerosos próximos à periferia. (Obtido de Esau, 1977.)

RESUMO DOS TIPOS DE CÉLULAS E TECIDOS

Como mencionado no início deste capítulo, a separação de células e tecidos em categorias é, de certa forma, contrária ao fato de que os caracteres estruturais variam e apresentam uma continuidade uns com os outros. Células e tecidos adquirem, contudo, propriedades diferenciadas com relação às posições que ocupam no corpo vegetal. Algumas células sofrem mudanças mais profundas do que outras, isto é, as células se tornam especializadas em vários níveis. Células que são relativamente pouco especializadas retêm o seu protoplasto vivo e mantêm a capacidade de mudar na forma e função durante a sua vida (como várias células de parênquima). Células altamente especializadas podem desenvolver paredes espessas e rígidas, e perder seus protoplastos vivos, cessando a sua capacidade de sofrer modificações estruturais e funcionais (elementos traqueais e vários tipos de células de esclerênquima). Entre estes dois extremos há células em diferentes níveis de atividade metabólica e graus de especialização estrutural e funcional.

As classificações de células e tecidos servem para tratar dos fenômenos da diferenciação – e da resultante diversificação das partes vegetais – de tal maneira que permita que se façam generalizações sobre as características comuns e divergentes dentre táxons relacionados e não relacionados. Elas tornam possível tratar os fenômenos das especializações ontogenéticas e filogenéticas de maneira comparativa e sistemática.

A Tabela 1.1 resume informações sobre as categorias comumente reconhecidas de células e tecidos das plantas com sementes, sem levar em consideração o problema de sobreposição estrutural e funcional das características. Os vários tipos de células e tecidos resumidos na tabela serão considerados em detalhes, nos Capítulos 7 ao 15. Células secretoras – células que produzem uma variedade de secreções – não formam tecidos claramente delimitados e, portanto, não estão incluídas na tabela. Elas serão o tópico dos Capítulos 16 e 17.

Células secretoras ocorrem dentro de outros tecidos como células isoladas, ou grupos ou séries de células ou, ainda, em formações mais ou menos organizadas na superfície da planta. As principais

estruturas secretoras localizadas nas superfícies da planta são células epidérmicas glandulares, pelos, e várias glândulas, como nectários florais e extraflorais, certos hidatódios, e glândulas digestivas. As glândulas são geralmente diferenciadas em células secretoras nas superfícies, onde células não secretoras dão o suporte às secretoras. Estruturas secretoras internas são constituídas por células secretoras, cavidades intercelulares ou canais ligados às células secretoras (ductos de resina, ductos de óleo), e cavidades secretoras que resultam de desintegração de células secretoras (cavidades de óleo). Laticíferos podem ser considerados como estruturas secretoras internas. Estes podem ser compostos por uma única célula (laticíferos não articulados), geralmente muito ramificada, ou séries de células unidas pela dissolução parcial das paredes adjacentes (laticíferos articulados). Os laticíferos contêm um fluido denominado látex, que pode ser rico na substância precursora da borracha. As células laticíferas são comumente multinucleadas.

DESENVOLVIMENTO DO CORPO VEGETAL

O plano do corpo da planta é estabelecido durante a embriogênese

O corpo altamente organizado de uma planta com sementes representa a fase esporofítica do ciclo de vida, que inicia a sua existência a partir do produto da união gamética, o **zigoto** unicelular, que se desenvolve em um embrião por meio de um processo conhecido como **embriogênese** (Fig. 1.7). A embriogênese estabelece o plano corporal da planta, que consiste de dois padrões que se sobrepõem: um **apical-basal**, ao longo do eixo principal, e um **radial**, composto por tecidos arranjados concentricamente. Assim, esses padrões são estabelecidos a partir da distribuição das célu-

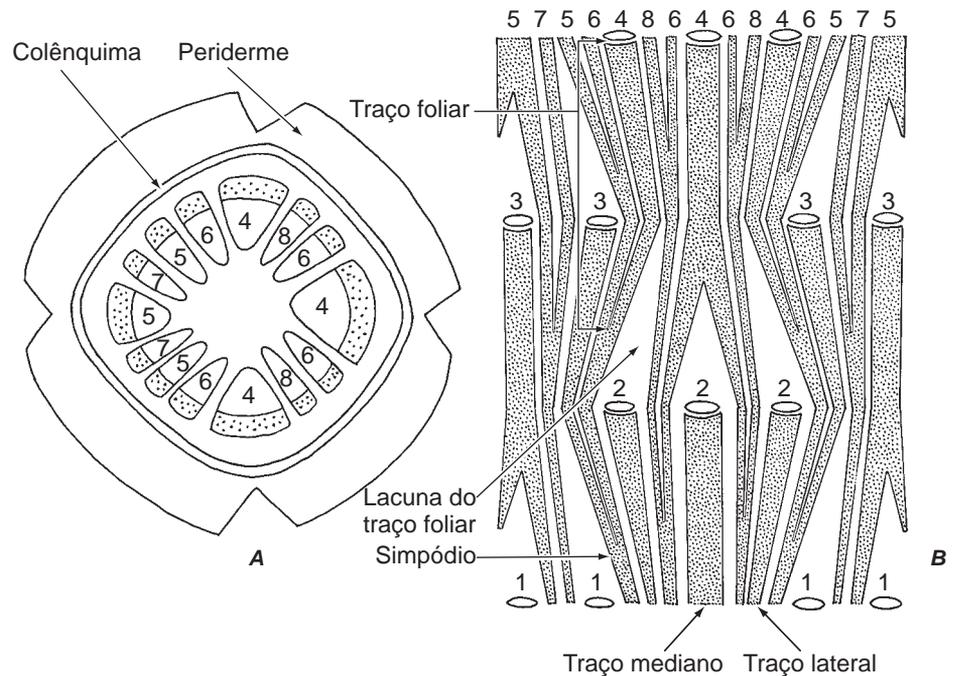


FIGURA 1.5

Diagramas que ilustram o sistema vascular primário do caule do olmo (*Ulmus*), uma eudicotiledônea. **A**, seção transversal do caule demonstrando os feixes vasculares em unidades distintas circundando a medula. **B**, vista longitudinal demonstrando o cilindro vascular como se fosse cortado através do traço foliar mediano 5 e exposto em um único plano. A seção transversal (**A**) corresponde à vista de cima em **B**. Os números em ambas as vistas indicam os traços foliares. Três traços foliares – um mediano e dois laterais – conectam o sistema vascular caular com o da folha. Um feixe vascular caular e os traços foliares associados são denominados simpódios. (Obtido de Esau, 1977; após Smithson, 1954, com permissão do Conselho da Sociedade Filosófica e Literária de Leeds.)

las, e o embrião como um todo assume uma forma específica, embora relativamente simples, que contrasta com a do esporófito adulto.

Os estágios iniciais da embriogênese são essencialmente os mesmos para eudicotiledôneas e monocotiledôneas. A formação do embrião se inicia com as divisões do zigoto ainda dentro do saco embrionário ou óvulo. Geralmente, a primeira divisão do zigoto é transversal e assimétrica, e considerando o eixo mais longo da célula, o plano de divisão corresponde à sua menor dimensão (Kaplan e Cooke, 1997). A partir dessa divisão, a **polaridade** do embrião é definida. O polo superior, que consiste de uma **célula apical** pequena (Fig. 1.7A), origina a maior parte do embrião maduro. O polo inferior, que consiste de uma **célula basal** maior (Fig. 1.7A), forma o **suspensor** (Fig. 1.7B), estrutura que ancora o embrião na região da micrópila, abertura do óvulo através da qual o tubo polínico

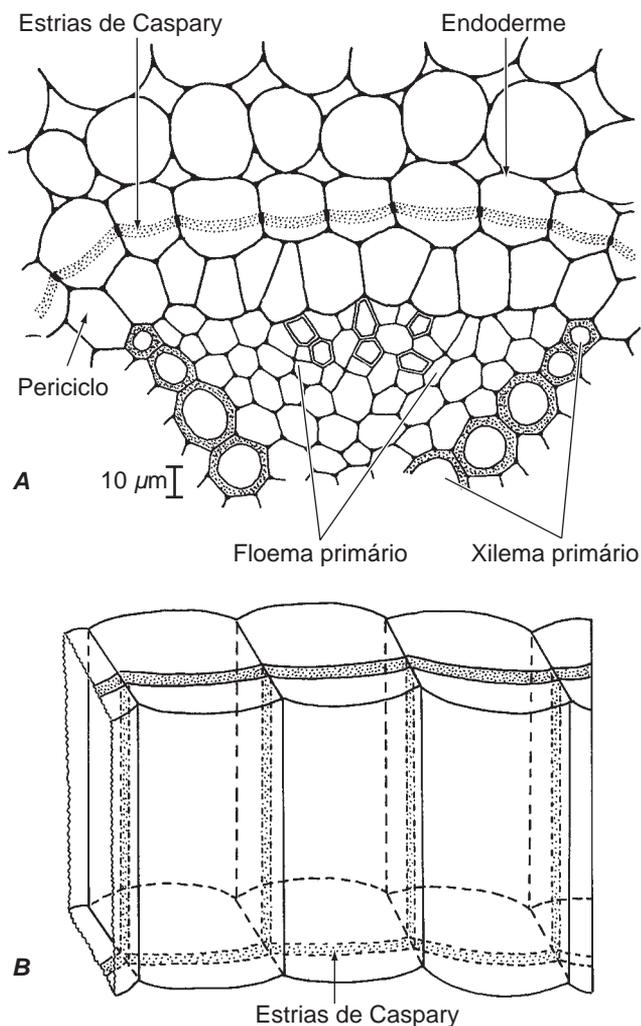


FIGURA 1.6

Estrutura da endoderme. **A**, seção transversal de parte da raiz de uma corriola (*Convolvulus arvensis*) mostrando a posição da endoderme com relação ao cilindro vascular que consiste no periciclo, xilema e floema primários. A endoderme é mostrada com paredes transversais com estrias de Caspary em foco. **B**, diagrama que mostra três células endodérmicas conectadas orientadas como em **A**; as estrias de Caspary ocorrem nas paredes transversais e radiais (ou seja, em todas as paredes anticlinais), mas estão ausentes nas paredes tangenciais. (Obtido de Esau, 1977.)

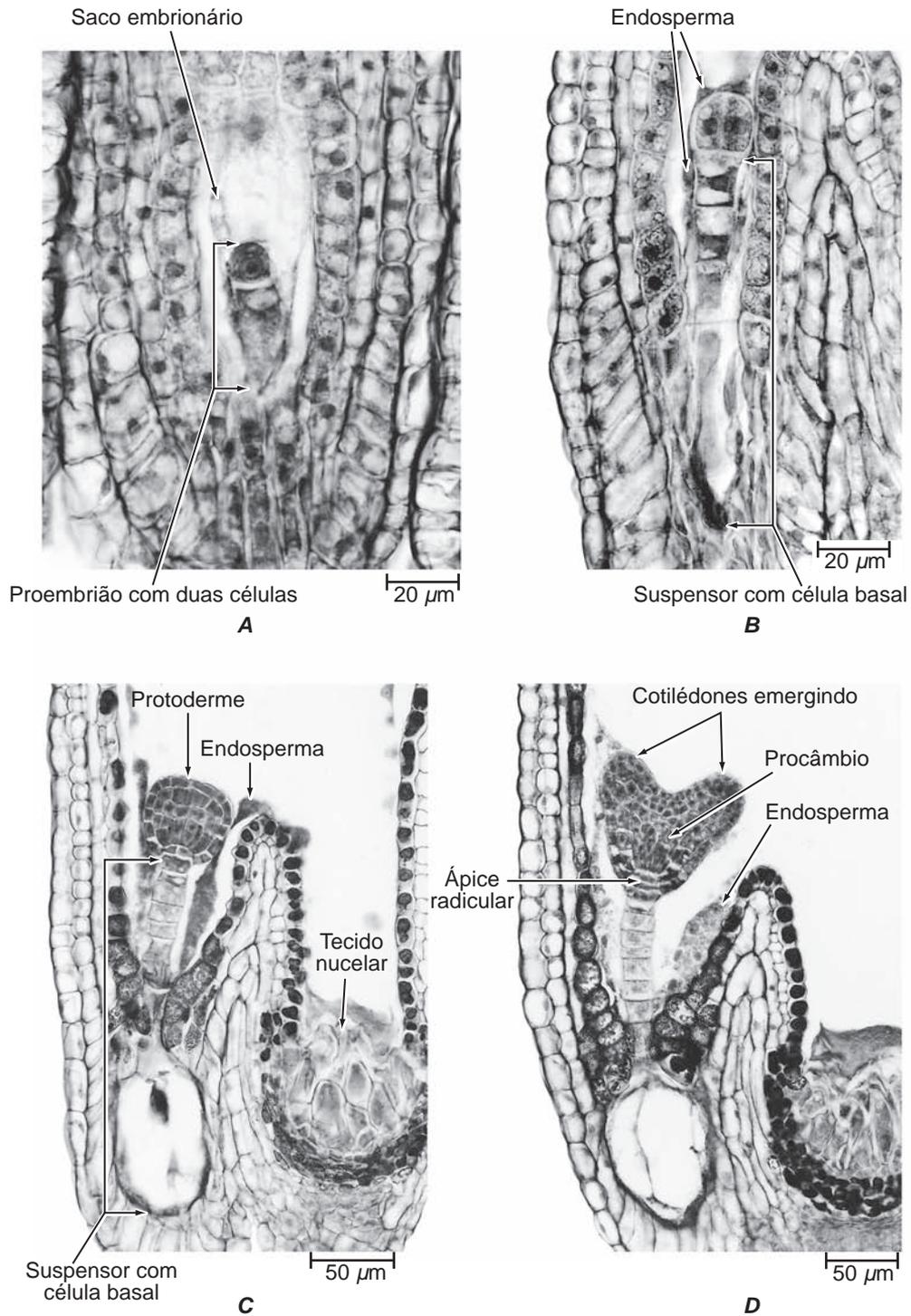
penetra. A partir de uma série de divisões progressivas – ordenadas em algumas espécies (por exemplo, *Arabidopsis*; West e Harada, 1993), enquanto nem tanto em outras (por exemplo, algodão e milho; Pollock e Jensen, 1964; Poethig et al., 1986) – o embrião se diferencia em uma estrutura quase esférica, denominada **embrião propriamente dito**, e no suspensor. Em algumas angiospermas,

a polaridade já está definida na célula-ovo e no zigoto, onde o núcleo e a maior parte das organelas citoplasmáticas estão localizados na porção superior da célula (calaza), enquanto a porção inferior (micropilar) é ocupada por um grande vacúolo.

Inicialmente, o embrião consiste de uma massa de células relativamente indiferenciada. Em seguida são iniciadas divisões celulares, concomitantes ao crescimento diferenciado e à vacuolização das células resultantes, resultando no início da organização dos sistemas de tecidos (Fig. 1.7C, D). Os tecidos estão ainda em fase meristemática, mas a sua posição e características citológicas indicam uma relação com os tecidos maduros que estão em formação na plântula em desenvolvimento. A futura epiderme é representada por uma camada superficial meristemática, a **protoderme**. Abaixo desta, está o **meristema fundamental** do futuro córtex, que pode ser distinguido pela vacuolização mais pronunciada de suas células do que nos tecidos contíguos. Localizado na região central, um tecido meristemático menos vacuolizado se estende ao longo do eixo apical-basal, precursor do futuro sistema vascular primário, denominado **procâmbio**. Divisões longitudinais e o alongamento das células impõem uma forma estreita e alongada às células procambiais. A protoderme, o meristema fundamental e o procâmbio – denominados **meristemas primários**, ou **tecidos meristemáticos primários** – se estendem para outras regiões do embrião à medida que a embriogênese progride.

Nos estágios iniciais da embriogênese, as divisões celulares ocorrem por todo o esporófito jovem. À medida que o embrião se desenvolve, contudo, a adição de novas células torna-se gradualmente restrita aos eixos opostos do eixo, aos **meristemas apicais** da futura raiz e caule (Aida e Tasaka, 2002). Meristemas são regiões de tecidos embrionários nas quais a adição de novas células continua, enquanto outras partes da planta atingem a maturidade (Capítulos 5, 6).

O embrião maduro possui um número limitado de partes – comumente, apenas um eixo semelhante a um caule com um ou mais apêndices foliares, os **cotilédones** (Fig. 1.8). Em virtude de sua localização abaixo dos cotilédones, o eixo é denominado **hipocótilo**. Na sua extremidade inferior (**polo radicular**), o hipocótilo é composto por uma raiz incipiente, e na extremidade superior (**polo caulinar**), por um caule incipiente. A raiz pode estar formada por seus meristemas (meristemas apicais

**FIGURA 1.7**

Alguns estágios da embriogênese na bolsa-de-pastor (*Capsella bursa-pastoris*, Brassicaceae), uma eudicotiledônea, em secções longitudinais. **A**, estágio de duas células, resultante da divisão transversal desigual do zigoto em uma célula apical superior e uma célula basal inferior; **B**, proembrião com seis células, que consiste de um suspensor distinto das duas células terminais, que se desenvolvem no embrião. **C**, o embrião propriamente dito é globular e possui uma protoderme, o meristema primário que vai originar a epiderme. **D**, o embrião no estágio cordiforme, quando ocorre a emergência dos cotilédones. (Nota: A célula basal do suspensor não é a mesma célula basal do proembrião na fase de duas células.)

TABELA 1.1 Tecidos e tipos de células

Tecido	Tipos de células	Características	Localização	Função
Revestimento	Epiderme	Células não especializadas; células-guarda; tricomas; células de esclerênquima	Camada de células mais externa do corpo da planta	Proteção mecânica; minimiza perda de água (cutícula); aeração dos tecidos internos através dos estômatos
	Periderme	Súber (felema), câmbio da casca (felogênio), e feloderme	A periderme inicial geralmente se localiza abaixo da epiderme; subseqüentes peridermes se formam mais profundamente na casca	Substitui a epiderme como tecido protetor nas raízes e caules; aeração dos tecidos internos através das lenticelas
Fundamental	Parênquima	Parenquimáticas Forma: geralmente poliédrica (muitos lados); variável Parede celular: primária, ou primária e secundária; pode ser lignificada, suberizada, ou cutinizada Vivas na maturidade	Ocorre por todo o corpo da planta, como tecido parenquimático no córtex, medula, raios medulares, e mesofilo; no xilema e no floema	Processos metabólicos tais como respiração, digestão, e fotossíntese; armazenamento e condução; cicatrização de injúrias e regeneração
	Colênquima	Colenquimáticas Forma: alongada Parede celular: irregularmente espessada, somente primária – não lignificada Vivas na maturidade	Na periferia (abaixo da epiderme) em caules jovens em fase de alongamento; geralmente como um cilindro de tecido ou apenas em grupos; ao longo das nervuras em algumas folhas	Sustentação ao corpo primário da planta
	Esclerênquima	Fibras Forma: geralmente muito longa Parede celular: primária e secundária muito espessa – frequentemente lignificada Frequentemente (mas não sempre) mortas na maturidade Esclereídes Forma: variável; geralmente mais curtas do que as fibras Parede celular: primária e secundária muito espessa – geralmente lignificada Podem ser vivas ou mortas na maturidade	Algumas vezes no córtex de caules, mais comumente associadas ao xilema e ao floema; nas folhas de monocotiledôneas Por todo o corpo da planta	Sustentação; armazenamento Mecânica; proteção
Vascular	Xilema	Traqueídes Forma: alongada com as extremidades afiladas Parede celular: primária e secundária; lignificada; com pontoações mas sem perfurações Mortas na maturidade Elementos de vaso Forma: alongada, mas geralmente não tão longas quanto as traqueídes; vários elementos de vaso alinhados pelas paredes terminais constituem um vaso Parede celular: primária e secundária; lignificada; com pontoações e perfurações Mortas na maturidade	Xilema Xilema	Principal elemento condutor de água em gimnospermas e plantas vasculares sem sementes; também encontrada em algumas angiospermas Principal elemento condutor de água em angiospermas

TABELA 1.1 *Continuação*

Tecido		Tipos de células	Características	Localização	Função
Vascular	Floema	Células crivadas	Forma: alongada, com as extremidades afiladas Parede celular: primária na maioria das espécies; com áreas crivadas; calose frequentemente associada à parede e aos poros Vivas na maturidade; podem conter ou não restos de núcleo na maturidade; não possui distinção entre vacúolo e citossol; contém grandes quantidades de retículo endoplasmático	Floema	Condução de alimento em gimnospermas
		Células de Strasburger	Forma: geralmente alongada Parede celular: primária Vivas na maturidade; associadas às células crivadas, mas geralmente não derivam da mesma célula mãe que a célula crivada; possui numerosas conexões através de plasmodesmos com as células crivadas	Floema	Fornece substâncias às células crivadas, incluindo moléculas contendo informações e ATP
		Elementos de tubo crivado	Forma: alongada Parede celular: primária, com áreas crivadas; as áreas crivadas das paredes terminais possuem poros maiores do que aqueles das áreas crivadas das paredes laterais – denominadas placas crivadas; calose frequentemente associada às paredes e aos poros Vivas na maturidade; o núcleo ausente na maturidade ou presença de restos do núcleo; ausência de distinção entre vacúolo e citossol; exceto por algumas monocotiledôneas, contém proteína P. vários elementos de tubo crivado alinhados pelas paredes terminais formam um tubo crivado	Floema	Condução de alimento em angiospermas
		Células companheiras	Forma: variável, geralmente alongada Parede celular: primária Vivas na maturidade; intimamente associadas aos elementos de tubo crivado; derivadas da mesma célula mãe que o elemento de tubo crivado; numerosas conexões através de plasmodesmos com os elementos de tubo crivado	Floema	Fornece substâncias aos elementos de tubo crivado, incluindo moléculas contendo informações e ATP

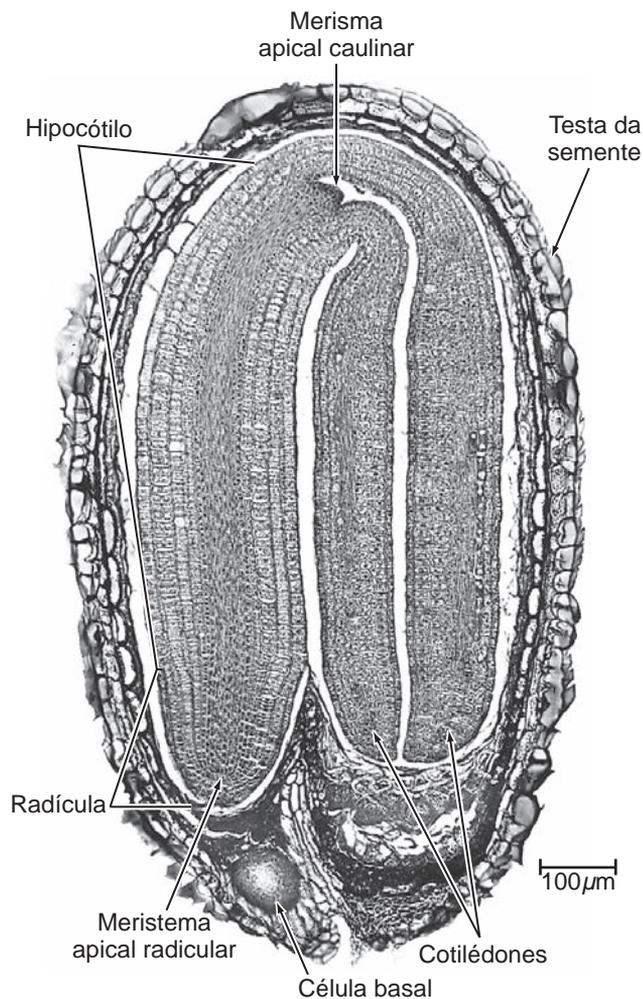


FIGURA 1.8

Embrião maduro da bolsa-de-pastor (*Capsella bursa-pastoris*) em secção longitudinal. A parte do embrião abaixo do cotilédone é o hipocótilo. Na parte terminal inferior do hipocótilo está a raiz embrionária, ou radícula.

radiculares) ou por um primórdio de raiz, a **radícula**. Do mesmo modo, os meristemas apicais caulinares localizados no ápice caulinar podem ou não ter iniciado o desenvolvimento de um ramo. Se um primórdio caulinar está presente, este é denominado **plúmula**.

Com a germinação da semente, o embrião inicia o seu crescimento e, gradualmente, se desenvolve numa planta adulta

Após a germinação da semente, o meristema apical caulinar forma, em uma sequência regular, folhas, nós e entrenós (Figs. 1.1D e 1.3A, F). Os meristemas apicais localizados nas axilas das fo-

lhas produzem ramos axilares (de origem exógena), os quais, por sua vez, formam outros ramos axilares. Como resultado dessa atividade, a planta sustenta todo um sistema de ramos a partir do caule principal. Se os meristemas axilares permanecem inativos, os ramos não se ramificam, como por exemplo, em muitas palmeiras. O meristema apical radicular, localizado na extremidade do hipocótilo – ou da radícula, conforme o caso – forma a raiz primária (primeira raiz; Groff e Kaplan, 1988). Em muitas plantas, a raiz primária forma ramificações (raízes secundárias) (Figs. 1.1D e 1.3A) a partir de novos meristemas apicais que se originam internamente do periciclo na raiz primária (origem endógena). As ramificações radiculares produzem novas ramificações, tendo como resultado um sistema bem ramificado de raízes. Em algumas plantas, especialmente em monocotiledôneas, o sistema radicular de uma planta adulta se desenvolve a partir de raízes que têm sua origem no caule.

O crescimento descrito anteriormente corresponde ao estágio vegetativo da vida de uma planta. No momento apropriado, determinado em parte pelo ritmo endógeno de crescimento e em parte por fatores ambientais, especialmente luz e temperatura, o meristema apical vegetativo do caule é modificado em reprodutivo, que no caso das angiospermas, se torna um meristema apical floral, que forma uma flor ou uma inflorescência. Dessa maneira, no ciclo de vida de uma planta, o estágio vegetativo é sucedido pelo reprodutivo.

Os órgãos vegetais que se originam a partir dos meristemas apicais sofrem um período de expansão em comprimento e largura. O crescimento inicial de raízes e ramos sucessivamente formados é comumente denominado **crescimento primário**. O corpo da planta resultante desse crescimento é o **corpo primário**, que consiste de **tecidos primários**. Em muitas plantas vasculares sem sementes e monocotiledôneas, o esporófito realiza todo o seu ciclo de vida num corpo primário. As gimnospermas¹ e muitas angiospermas, incluindo algumas monocotiledôneas, apresentam um aumento em espessura do caule e da raiz por meio do **crescimento secundário**.

O crescimento secundário pode ser **cambial**, resultado da produção de células por um meriste-

¹ Apesar de alguns trabalhos considerarem as gimnospermas como monofiléticas, a tendência da maioria é considerá-las como parafiléticas, indicando-as entre aspas. Mathews, S. 2009.

ma denominado **câmbio**. O principal câmbio é o **câmbio vascular**, que origina os tecidos vasculares secundários (xilema e floema secundários), resultando no crescimento em espessura do eixo (Fig. 1.3C, D), que é geralmente acompanhado pela atividade do **câmbio da casca**, ou **felogênio**, que se desenvolve na porção periférica do eixo em expansão e origina a **periderme**, sistema secundário de revestimento que substitui a epiderme.

O crescimento secundário do eixo pode ser difuso, por meio de divisões e aumento das células do parênquima do tecido fundamental, sem estar relacionado a nenhum meristema especial localizado em uma região restrita do eixo. Esse tipo de crescimento secundário foi denominado **crescimento secundário difuso** (Tomlinson, 1961), característico de algumas monocotiledôneas, como as palmeiras, e algumas plantas que possuem órgãos tuberosos.

Os tecidos produzidos pelo câmbio vascular e felogênio são relativamente bem delimitados dos tecidos primários e são denominados **tecidos secundários**. Estes, em conjunto, compõem o **corpo secundário** da planta. A adição secundária de tecidos vasculares e de revestimento torna possível o desenvolvimento de corpos vegetais de grande porte, muito ramificados, característico das árvores.

Embora seja apropriado pensar numa planta como um organismo que se torna adulto ou maduro, dentro do contexto de que ela se desenvolve a partir de uma única célula em uma estrutura complexa e integrada capaz de se reproduzir, uma planta com semente adulta é um organismo em constante mudança. Ela mantém a capacidade de adicionar novos incrementos ao seu corpo por meio da atividade dos meristemas caulinares e radiculares, e de aumentar o volume dos tecidos secundários por meio da atividade dos meristemas laterais. Crescimento e diferenciação requerem a síntese e a degradação de material protoplasmático e da parede celular, e envolvem a troca de substâncias orgânicas e inorgânicas que circulam pelo sistema vascular e se difundem de célula a célula até seu destino final. Uma variedade de processos ocorre em órgãos especializados e tecidos, que provêm as substâncias orgânicas necessárias para as atividades metabólicas. Uma característica da planta viva que deve ser ressaltada é que as suas constantes mudanças são altamente coordenadas e acontecem em sequências ordenadas (Steeves e

Sussex, 1989; Berleth e Sachs, 2001). Além disso, como outros organismos vivos, as plantas exibem fenômenos rítmicos, alguns dos quais claramente se encaixam na periodicidade do ambiente, o que também indica uma habilidade para medir o tempo (Simpson et al., 1999; Neff et al., 2000; Alabadi et al., 2001; Levy et al., 2002; Srivastava, 2002).

REFERÊNCIAS

- AIDA, M. e M. TASAKA. 2002. Shoot apical meristem formation in higher plant embryogenesis. In: *Meristematic Tissues in Plant Growth and Development*, pp. 58–88, M. T. McManus and B. E. Veit, eds. Sheffield Academic Press, Sheffield.
- ALABADI, D., T. OYAMA, M. J. YANOVSKY, F. G. HARMON, P. MÁŠ e S. A. KAY. 2001. Reciprocal regulation between *TOC1* and *LHY/CCA1* within the *Arabidopsis* circadian clock. *Science* 293, 880–883.
- ARBER, A. 1950. *The Natural Philosophy of Plant Form*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BECK, C. B., R. SCHMID e G. W. ROTHWELL. 1982. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. *Bot. Rev.* 48, 692–815.
- BERLETH, T. e T. SACHS. 2001. Plant morphogenesis: Longdistance coordination and local patterning. *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 57–62.
- EAMES, A. J. 1936. *Morphology of Vascular Plants. Lower Groups*. McGraw-Hill, New York.
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*, 2. ed. Wiley, New York.
- FOSTER, A. S. 1949. *Practical Plant Anatomy*, 2. ed. Van Nostrand, New York.
- GIFFORD, E. M. e A. S. FOSTER. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3. ed. Freeman, New York.
- GROFF, P. A. e D. R. KAPLAN. 1988. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants. *Bot. Rev.* 54, 387–422.
- HABERLANDT, G. 1914. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.
- KAPLAN, D. R. e T. J. COOKE. 1997. Fundamental concepts in the embryogenesis of dicotyledons: A morphological interpretation of embryo mutants. *Plant Cell* 9, 1903–1919.
- KENRICK, P. e P. R. CRANE. 1997. *The Origin and Early Diversification of Land Plants: A Cladistic Study*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- LEHMANN, H., R. STELZER, S. HOLZAMER, U. KUNZ e M. GIERTH. 2000. Analytical electron microscopical investigations on the apoplastic

- pathways of lanthanum transport in barley roots. *Planta* 211, 816–822.
- LEVY, Y. Y., S. MESNAGE, J. S. MYLNE, A. R. GENDALL e C. DEAN. 2002. Multiple roles of *Arabidopsis VRN1* in vernalization and flowering time control. *Science* 297, 243–246.
- NEFF, M. M., C. FANKHAUSER e J. CHORY. 2000. Light: An indicator of time and place. *Genes Dev.* 14, 257–271.
- NIKLAS, K. J. 1997. *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- POETHIG, R. S., E. H. COE JR. e M. M. JOHRI. 1986. Cell lineage patterns in maize embryogenesis: A clonal analysis. *Dev. Biol.* 117, 392–404.
- POLLOCK, E. G. e W. A. JENSEN. 1964. Cell development during early embryogenesis in *Capsella* and *Gossypium*. *Am. J. Bot.* 51, 915–921.
- RAVEN, J. A. e D. EDWARDS. 2001. Roots: Evolutionary origins and biogeochemical significance. *J. Exp. Bot.* 52, 381–401.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT e S. E. EICHHORN. 2005. *Biology of Plants*, 7. ed. Freeman, New York.
- SACHS, J. 1875. *Text-book of Botany, Morphological and Physiological*. Clarendon Press, Oxford.
- SIMPSON, G. G., A. R. GENDALL e C. DEAN. 1999. When to switch to flowering. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 15, 519–550.
- SMITHSON, E. 1954. Development of winged cork in *Ulmus × hollandica* Mill. *Proc. Leeds Philos. Lit. Soc., Sci. Sect.*, 6, 211–220.
- SRIVASTAVA, L. M. 2002. *Plant Growth and Development. Hormones and Environment*. Academic Press, Amsterdam.
- STEEVES, T. A. e I. M. SUSSEX. 1989. *Patterns in Plant Development*, 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- STEWART, W. N. e G. W. ROTHWELL. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*, 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- TAYLOR, T. N. e E. L. TAYLOR. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- TOMLINSON, P. B. 1961. *Anatomy of the Monocotyledons*. II. Palmae. Clarendon Press, Oxford.
- TROLL, W. 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, Band 1, Vegetationsorgane, Teil 1. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- WEST, M. A. L. e J. J. HARADA. 1993. Embryogenesis in higher plants: An overview. *Plant Cell* 5, 1361–1369.