

RAVEN BIOLOGIA VEGETAL

Ray F. Evert

University of Wisconsin, Madison

Susan E. Eichhorn

University of Wisconsin, Madison

Revisão Técnica

Jane Elizabeth Kraus

Professora Livre-docente aposentada do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP).

Tradução

Ana Claudia M. Vieira (Capítulo 21)

Jane Elizabeth Kraus (Capítulos 18 a 20, Apêndice e Glossário)

Maria de Fátima Azevedo (Capítulos 1, 8, 11, 12, 15 e 17)

Patricia Lydie Vauex (Capítulos 2 a 7, 9, 10, 13, 14, 16, 22 a 24, 26 a 29)

René Gonçalves da Silva Carneiro (Capítulo 30)

Rose Mary Isaias (Capítulo 25)

Wellington Braz Carvalho Delitti (Capítulos 31 e 32)



Células e Tecidos do Corpo da Planta



Tecido de linho fabricado a partir das fibras do linho. Após a sua colheita e secagem, o linho (*Linum usitatissimum*) é tratado para remover os materiais não aproveitáveis da planta, e as fibras dos caules são ripadas e separadas em fios de linho para a tecelagem em tecido. Amplamente cultivado no Antigo Egito, o linho era usado para envolver as múmias. Em uma caverna pré-histórica da República de Geórgia (Cáucaso), foram encontradas fibras secas de linho que datam de 30.000 a.C.

SUMÁRIO

Meristemas apicais e suas derivadas
Crescimento, morfogênese e diferenciação
Organização interna do corpo da planta
Tecidos fundamentais
Tecidos vasculares
Tecidos dérmicos

Como foi abordado no capítulo anterior, o processo de embriogênese estabelece o eixo apical-basal

da planta, com o meristema apical do caule em uma extremidade e o meristema apical da raiz em outra. Durante a embriogênese, o padrão radial dos sistemas de tecidos dentro do eixo também é determinado. A embriogênese, entretanto, é somente o início do desenvolvimento do corpo da planta. A maior parte do desenvolvimento da planta ocorre após a embriogênese por meio da atividade dos *meristemas*. Essas regiões com tecidos ou populações de células embrionárias retêm o potencial para se dividir após a embriogênese ter terminado. Durante a germinação da semente, o *meristema apical da raiz* e o *meristema apical do caule* do embrião produzem células que dão origem a raiz, caule, folha e flor da planta adulta.

Meristemas apicais e suas derivadas

Os *meristemas apicais* são encontrados no ápice de todas as raízes e caules e estão envolvidos, principalmente, com o crescimento em comprimento do corpo da planta (Figura 23.1). O termo “meristema” (do grego: *merismos*, divisão) enfatiza a atividade de divisão da célula como uma característica do tecido meristemático. As células que mantêm o meristema como uma fonte contínua de novas células são chamadas *iniciais*. As iniciais são células que se dividem de modo que uma das células-irmãs permanece no meristema como uma inicial, enquanto a outra se torna uma nova célula do corpo, ou *derivada*. As células derivadas, por sua vez, podem dividir-se várias vezes próximo do meristema apical da raiz ou do caule, antes de se diferenciarem. No entanto, as divisões celulares não estão limitadas às iniciais e suas derivadas imediatas. Os meristemas primários – protoderme, procâmbio e meristema fundamental – que são formados durante a embriogênese, propagam-se no corpo da planta pela atividade dos meristemas apicais. Esses meristemas primários são tecidos parcialmente diferenciados que permanecem meristemáticos por algum tempo, antes de começarem a sua diferenciação em tipos celulares específicos nos tecidos primários (Figura 23.2). Esse tipo de crescimento que envolve a extensão do corpo do vegetal e a formação dos tecidos primários é denominado *crescimento primário*, e o corpo da planta composto por estes tecidos é chamado *corpo primário* (Capítulo 17). Discutiremos o crescimento primário da raiz e do caule mais detalhadamente nos Capítulos 24 e 25, respectivamente, e o crescimento secundário, que envolve o espessamento do caule e da raiz, no Capítulo 26.

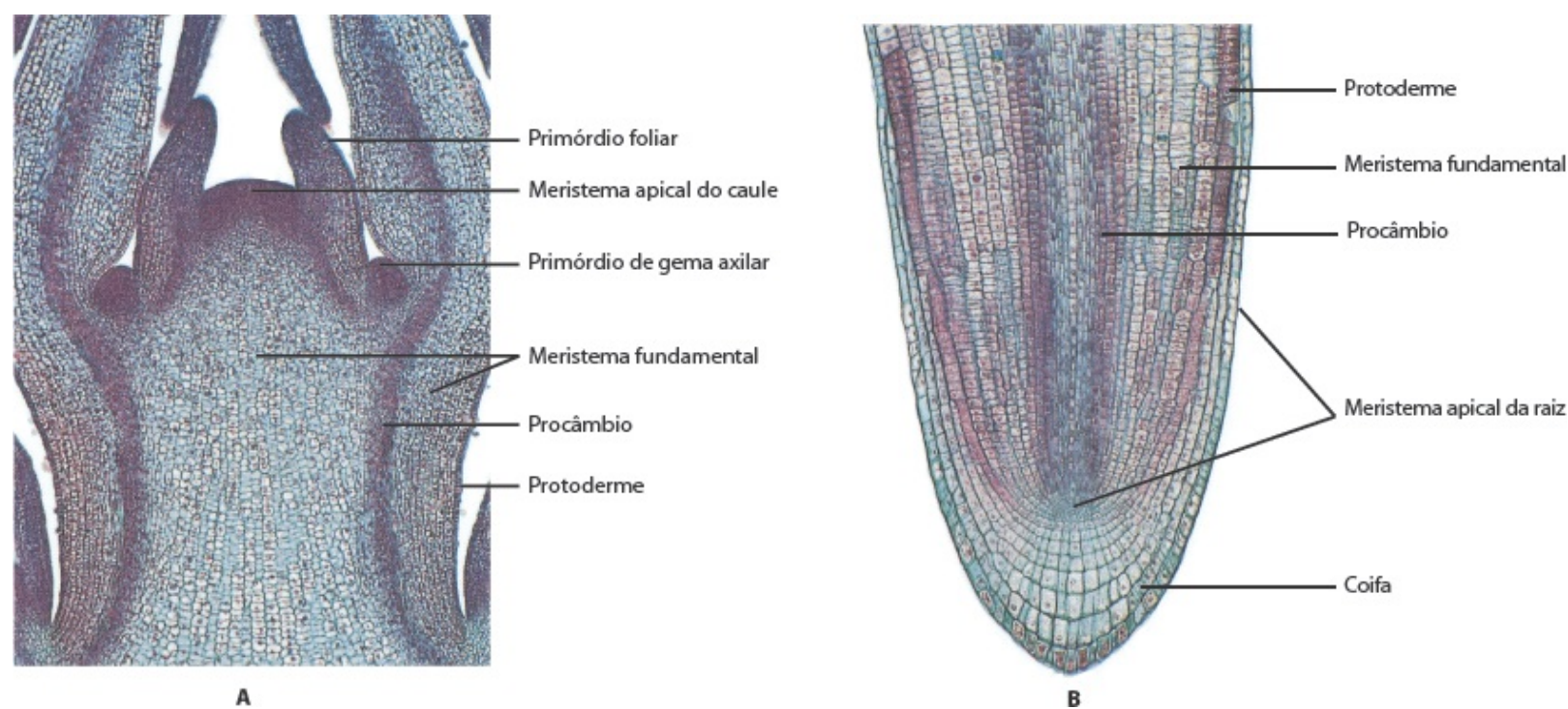
PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	O que é um meristema apical e qual é a sua composição?
2.	Descreva os três processos de sobreposição de desenvolvimento da planta e a maneira como eles se sobrepõem.
3.	Quais são os três sistemas de tecidos do corpo do vegetal? De que tecidos são eles formados?
4.	De que modo as células do parênquima, do colênquima e do esclerênquima diferem umas das outras? Quais são as suas respectivas funções?

5. Quais são as principais células de condução do xilema? E do floema? Descreva as características de cada um desses tipos celulares.

6. Descreva os tipos de células que ocorrem na epiderme e as funções que desempenham.



23.1 Meristemas apicais do caule e da raiz. **A.** Seção longitudinal do ápice caulinar de lilás (*Syringa vulgaris*), mostrando o meristema apical, primórdios foliares e gemas axilares. **B.** Seção longitudinal do ápice radicular de rabanete (*Raphanus sativus*), mostrando o meristema apical revestido pela coifa. Observe as fileiras ou linhagens de células situadas atrás do meristema apical da raiz. A protoderme, o meristema fundamental e o procâmbio são tecidos parcialmente diferenciados conhecidos como meristemas primários.

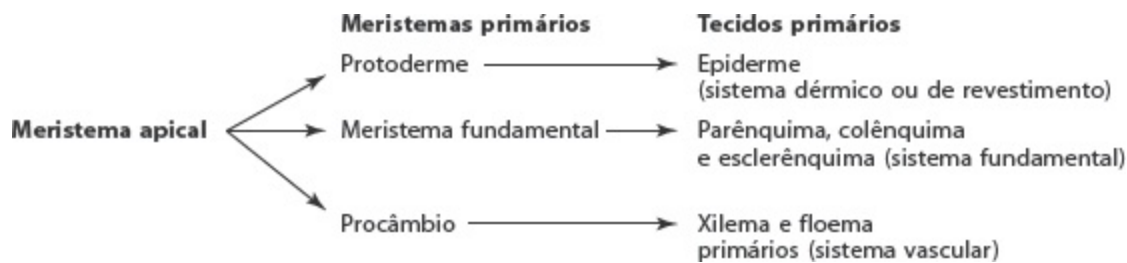
A presença dos meristemas, que adicionam células ao corpo da planta por toda a sua vida, é responsável por uma das principais diferenças entre as plantas e os animais. As aves e os mamíferos, por exemplo, formam muito cedo todos os seus órgãos e cessam o seu crescimento quando atingem a maturidade, embora as células de certos tecidos “se renovem”, tais como a pele e o revestimento do intestino, que continuam a se dividir. As plantas, entretanto, continuam a crescer durante toda a sua vida. Este crescimento prolongado ou ilimitado dos meristemas apicais é descrito como *indeterminado*.

O crescimento nas plantas é, de um certo modo, uma compensação à mobilidade dos animais. Como resultado dessas mudanças, a planta é capaz de modificar a sua relação com o ambiente, como, por exemplo, curvando-se em direção à luz ou estendendo suas raízes em direção à água. Essa *plasticidade de desenvolvimento* das plantas corresponde, aproximadamente, a toda uma série de ações motoras nos animais, particularmente aquelas associadas à obtenção de alimento e de água. De fato, o crescimento observado nas plantas compensa muitas das funções que são agrupadas sob o termo “comportamento” nos animais.

Crescimento, morfogênese e diferenciação

O *desenvolvimento* – a soma total dos eventos que progressivamente formam o corpo de um

organismo – envolve três processos que se sobrepõem: crescimento, morfogênese e diferenciação. O desenvolvimento ocorre em resposta às instruções contidas nas informações genéticas que um organismo herda de seus pais. Nas plantas, a via específica de desenvolvimento seguida é determinada, em grande parte, pela posição (localização) das células e dos tecidos dentro dos padrões apical-basal e radial. Além disso, o desenvolvimento é determinado por fatores ambientais, como, no caso das plantas, comprimento do dia, qualidade e quantidade de luz, temperatura e gravidade (ver Capítulo 28).



23.2 Do meristema apical aos tecidos primários. O meristema apical dá origem aos meristemas primários, que originam os tecidos e os sistemas de tecidos do corpo primário da planta.

O *crescimento* – um aumento irreversível de tamanho – é efetivado pela combinação de divisão e expansão celular (ver Capítulo 3). A divisão celular por si só não constitui crescimento. Esta pode simplesmente aumentar o número de células, sem aumentar o volume total de uma estrutura. A adição de células ao corpo da planta, por meio de divisões celulares, aumenta o potencial para o crescimento, pois aumenta o número de células que podem crescer; no entanto, a maior parte do crescimento da planta é obtido pela expansão celular.

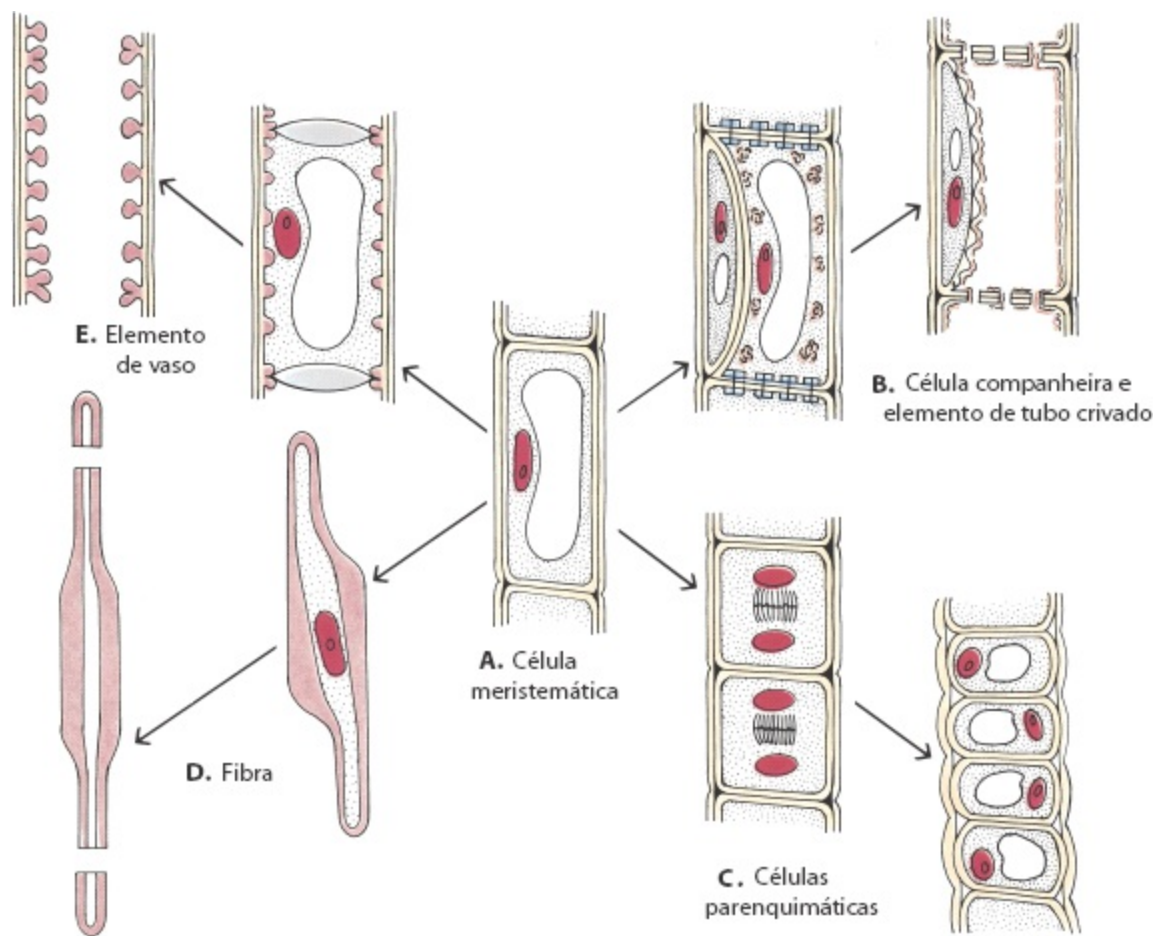
Durante o seu desenvolvimento, a planta adquire um formato ou forma específica – isto é, sofre *morfogênese* (dos termos gregos para “forma” e “origem”). Os planos nos quais as células se dividem e a subsequente expansão destas são há muito tempo considerados os fatores primários que determinam a morfologia de uma planta ou de uma parte dela. Entretanto, um número cada vez maior de evidências indica que o primeiro evento na morfogênese é a expansão do tecido, o qual então é subdividido em unidades menores por divisões celulares: esta diferenciação tissular e celular tem como consequência a morfogênese.

A *diferenciação* é o processo pelo qual as células com constituição genética idêntica tornam-se diferentes umas das outras e também das células meristemáticas que lhes deram origem (Figura 23.3); este processo inicia-se, frequentemente, enquanto as células ainda estão em crescimento. A diferenciação celular depende do controle da expressão gênica. Os diferentes tipos de células e tecidos sintetizam distintas proteínas, porque expressam certos conjuntos de genes que não são expressos por outros tipos de células e tecidos. Por exemplo, as fibras e as células do colênquima são células de sustentação, mas as paredes celulares das fibras são tipicamente rígidas enquanto as das células do colênquima são flexíveis. Durante o seu desenvolvimento, as fibras sintetizam enzimas produtoras de lignina, que confere rigidez às suas paredes, e as células do colênquima, diferentemente, sintetizam enzimas produtoras de pectinas, que conferem propriedades plásticas às suas paredes.

Embora a diferenciação celular dependa do controle da expressão gênica, o destino de uma célula vegetal – isto é, em que tipo de célula deverá se tornar – é determinado pela sua *posição final* no órgão em desenvolvimento. As linhagens de células, tais como aquelas da raiz (Figura 23.1B), podem estar estabelecidas, mas a diferenciação celular não é dependente da linhagem. Se uma célula

indiferenciada for deslocada de sua posição original para outra posição, ela se diferenciará em tipo celular apropriado para a sua nova posição. Um aspecto da interação da célula vegetal é a comunicação da *informação posicional* de uma célula para outra.

As discussões sobre diferenciação frequentemente fazem referência à determinação e à competência. *Determinação* significa o comprometimento progressivo para um curso específico de desenvolvimento, levando à diminuição ou à perda da capacidade de reassumir o crescimento. Algumas células tornam-se determinadas mais cedo e de forma mais completa do que outras, enquanto algumas mantêm a capacidade de desdiferenciar-se e dividir-se, produzindo a progênie capaz de se diferenciar em praticamente qualquer tipo celular. *Competência* refere-se à habilidade de uma célula desenvolver-se em resposta a um sinal específico, como, por exemplo, a luz.



23.3 Diferenciação de células. Vários tipos de células podem originar-se a partir de uma célula meristemática do procâmbio ou do câmbio vascular. **A.** A célula meristemática, aqui mostrada (no centro), contendo um vacúolo único e grande, é característica do câmbio vascular. As células procambiais tipicamente apresentam vários vacúolos pequenos. Cinco tipos diferentes de células estão também representados: **(B)** elemento de tubo crivado e sua célula companheira, **(C)** células parenquimáticas, **(D)** fibra e **(E)** elemento de vaso. As células meristemáticas ou precursoras dessas células tinham uma constituição genética idêntica. A diferenciação celular depende do controle da expressão gênica, porém o destino de uma célula vegetal – isto é, o tipo de célula na qual irá se tornar – é determinado pela sua posição final no órgão em desenvolvimento.

Organização interna do corpo da planta

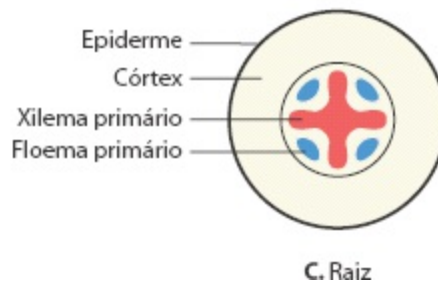
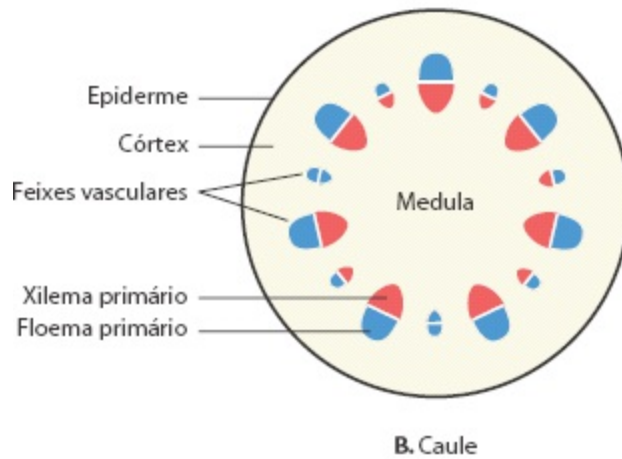
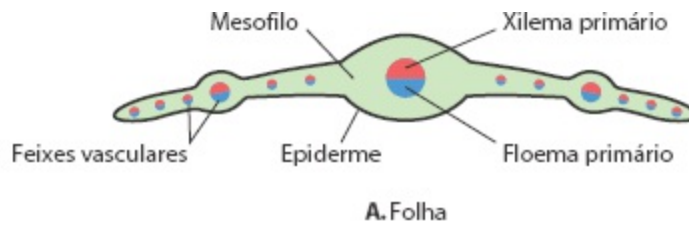
As células estão associadas umas às outras de diferentes maneiras, formando unidades estruturais e funcionais chamadas *tecidos*. Além disso, os principais tecidos das plantas vasculares estão

agrupados em unidades maiores, fundamentados em sua continuidade pelo corpo da planta. Essas unidades maiores, conhecidas como *sistemas de tecidos*, são facilmente reconhecíveis, muitas vezes a olho nu. Existem três sistemas de tecidos, e a sua presença na raiz, no caule e na folha revela a similaridade básica entre esses órgãos da planta, bem como a continuidade do corpo da planta. Os três sistemas de tecidos são: (1) o *sistema dérmico* (ou *de revestimento*), (2) o *sistema vascular* e (3) o *sistema fundamental*. Os sistemas de tecidos iniciam-se durante o desenvolvimento do embrião, onde os seus precursores são representados pelos meristemas primários – protoderme, procâmbio e meristema fundamental, respectivamente (Figura 23.2). Cada sistema tecidual consiste em um ou mais tecidos distintos.

O sistema fundamental consiste em três tipos de tecidos fundamentais – o parênquima, o colênquima e o esclerênquima. O parênquima é, sem dúvida, o mais comum dos tecidos fundamentais. O sistema vascular consiste em dois tecidos de condução – xilema e floema. O sistema dérmico é representado pela epiderme, um tecido simples, que é o revestimento externo do corpo primário da planta, e, mais tarde, pela periderme nas partes da planta que têm crescimento secundário em espessura (ver Capítulo 17).

No corpo da planta, os vários tecidos estão distribuídos em um padrão radial, com arranjos específicos, dependendo da parte da planta ou de seu grupo taxonômico ou de ambos. Os padrões são essencialmente semelhantes entre as diferentes partes da planta – os tecidos vasculares estão contidos dentro dos tecidos do sistema fundamental com o tecido dérmico formando o revestimento externo. As principais diferenças entre os padrões dependem, em grande parte, da distribuição relativa dos tecidos vasculares e dos tecidos do sistema fundamental (Figura 23.4). No caule das eudicotiledôneas, por exemplo, o sistema vascular pode formar uma estrutura com feixes interligados, localizados dentro do tecido fundamental. A região interna aos feixes vasculares é chamada de medula, e a região externa a estes é chamada córtex. Na raiz da mesma planta, os tecidos vasculares podem formar um cilindro sólido (cilindro vascular ou estelo) envolvido pelo córtex. Na folha, os tecidos vasculares caracteristicamente formam um sistema de feixes vasculares (nervuras) dentro do tecido fundamental fotossintetizante (mesofilo).

Os tecidos podem ser definidos como grupos de células que são estruturalmente e/ou funcionalmente distintos. Os tecidos formados por apenas um tipo de célula são denominados *tecidos simples*, enquanto aqueles tecidos formados por dois ou mais tipos de células são denominados *tecidos complexos*. Os tecidos do sistema fundamental, como parênquima, colênquima e esclerênquima, são tecidos simples; xilema, floema e epiderme são tecidos complexos.



23.4 Distribuição dos tecidos primários na folha, no caule e na raiz de eudicotiledôneas. **A.** Na folha, os tecidos do sistema fundamental são especializados para a fotossíntese e representados pelo mesofilo. Os feixes vasculares compostos por xilema primário para o transporte de água e por floema primário para o transporte de açúcar estão envolvidos pelo mesofilo. **B.** No caule, o sistema fundamental é representado pela medula e pelo córtex, com os feixes vasculares dispostos em um padrão circular entre o córtex e a medula. **C.** Na raiz, o sistema fundamental é representado apenas pelo córtex, que circunda o xilema primário e o floema. A epiderme forma o revestimento externo nestes três órgãos da planta.

Tecidos fundamentais

O parênquima está envolvido com a fotossíntese, o armazenamento e a secreção

As *células parenquimáticas*, de formas e tamanhos variáveis, constituem as células mais numerosas no corpo da planta. No corpo primário da planta, as células parenquimáticas comumente dispõem-se como um agregado contínuo – o *tecido parenquimático* – por exemplo, no córtex (Figura 23.5) e na medula dos caules e raízes, no mesofilo (ver Figura 23.27) e na porção carnosa dos frutos. Além disso, as células parenquimáticas ocorrem como fileiras verticais de células nos tecidos vasculares primários e secundários e como fileiras horizontais, denominadas *raios*, nos tecidos vasculares secundários (ver Capítulo 26).

As células parenquimáticas, geralmente vivas na maturidade, são capazes de divisão, e embora suas paredes sejam comumente primárias, algumas células parenquimáticas apresentam também

paredes secundárias. Pelo fato de reterem a sua capacidade meristemática, as células que possuem apenas parede primária desempenham papel importante na regeneração e na cicatrização de lesões. Também são essas células que dão origem às estruturas adventícias, tais como as raízes adventícias que se formam nas estacas caulinares. Além disso, quando expostas a condições adequadas para o seu crescimento e desenvolvimento, essas células têm a capacidade de se transformar em células embrionárias, designadas como *totipotentes*, que dão origem a uma planta inteira (ver Capítulo 10). As células parenquimáticas estão envolvidas em atividades que dependem da presença de protoplastos vivos, tais como fotossíntese, armazenamento e secreção. As células parenquimáticas também podem desempenhar um papel no movimento da água e no transporte de substâncias nutritivas nas plantas. Em muitas plantas suculentas, como as Cactaceae, *Sansevieria* e *Peperomia*, o parênquima está especializado em tecido de armazenamento de água.

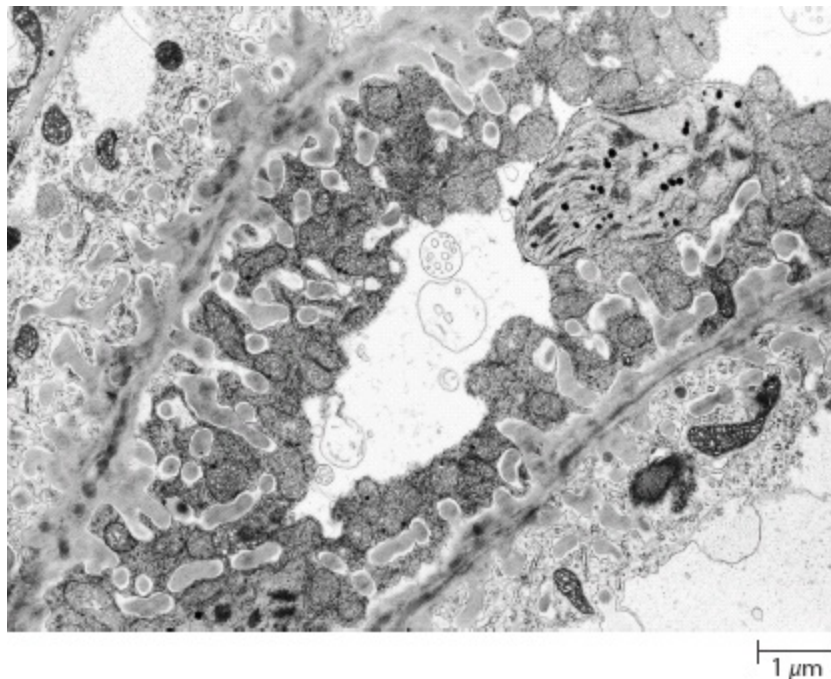


23.5 Parênquima e colênquima. As células parenquimáticas (abaixo) e as células colenquimáticas com paredes celulares desigualmente espessadas (acima) são observadas na seção transversal da região cortical do caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*). Em algumas das células parenquimáticas uma malha de linhas pode ser vista nas paredes. As áreas claras dentro da malha são os campos de pontoação (setas), que são áreas mais delgadas nas paredes. Os protoplastos das células colenquimáticas estão plasmolisados e deste modo aparecem retraídos das paredes. As áreas claras entre as células são espaços intercelulares.

As células de transferência são células parenquimáticas com invaginações na parede

As invaginações da parede das *células de transferência* frequentemente ampliam bastante a área da membrana plasmática (Figura 23.6), e admite-se que estas células facilitam o movimento de solutos a

curta distância. A presença de células de transferência geralmente está correlacionada com a existência de um movimento intenso de solutos – tanto para dentro (absorção) quanto para fora (secreção) – através da membrana plasmática.



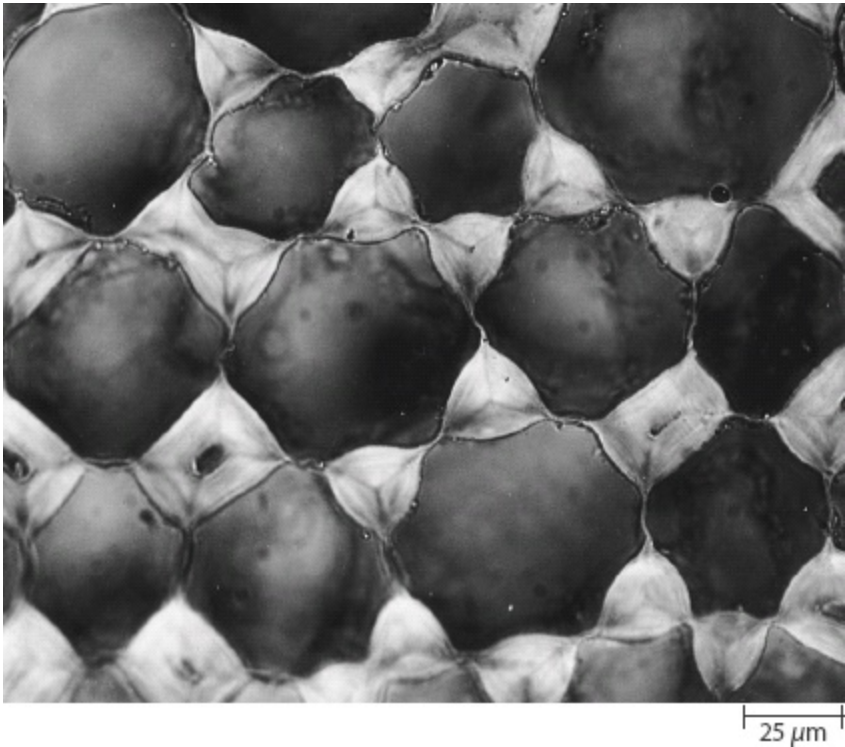
23.6 Células de transferência. Seção transversal de uma parte do floema de uma nervura de pequeno calibre da folha de serralha (*Sonchus*), mostrando as células de transferência com suas numerosas invaginações nas paredes. Essas invaginações facilitam o movimento de soluto pelo aumento da superfície da membrana plasmática.

As células de transferência são extremamente comuns e provavelmente desempenham funções semelhantes em todo o corpo da planta. Elas estão presentes em associação ao xilema e o floema das nervuras pequenas ou de menor calibre, nos cotilédones e nas folhas de muitas eudicotiledôneas herbáceas. As células de transferência também estão associadas ao xilema e ao floema dos traços foliares dos nós, tanto nas eudicotiledôneas como nas monocotiledôneas. Além disso, são encontradas em vários tecidos de estruturas de reprodução (placenta, saco embrionário e endosperma) e em várias estruturas glandulares (nectários, glândulas de sal e glândulas de plantas carnívoras), onde ocorre um intenso transporte de solutos a curta distância.

O colênquima sustenta os órgãos jovens em crescimento

As células do colênquima, como as células do parênquima, são vivas na maturidade (Figuras 23.5 e 23.7). O tecido colenquimático comumente ocorre em cordões isolados ou como um cilindro contínuo sob a epiderme, nos caules e nos pecíolos (parte da folha que une o limbo ao caule). Também pode ser encontrado margeando as nervuras das folhas das eudicotiledôneas. (As “saliências” na superfície externa dos pecíolos de aipo são formadas quase inteiramente por colênquima.) As células do colênquima são tipicamente alongadas. Sua característica mais marcante é a presença de paredes primárias, desigualmente espessadas, não lignificadas e que são macias e flexíveis, com uma aparência brilhante no tecido fresco (Figura 23.7). Por serem células vivas na maturidade, podem continuar a desenvolver paredes espessadas e flexíveis enquanto o órgão está se alongando, o que torna essas células especialmente adaptadas para a sustentação de órgãos jovens em crescimento.

O colênquima é o tecido de sustentação típico dos caules, das folhas e das partes florais em crescimento e da maioria dos órgãos herbáceos (não lenhosos) que sofrem pouco ou nenhum crescimento secundário. As raízes raramente apresentam colênquima. O colênquima está ausente nos caules e nas folhas de muitas monocotiledôneas que produzem esclerênquima precocemente em seu desenvolvimento.



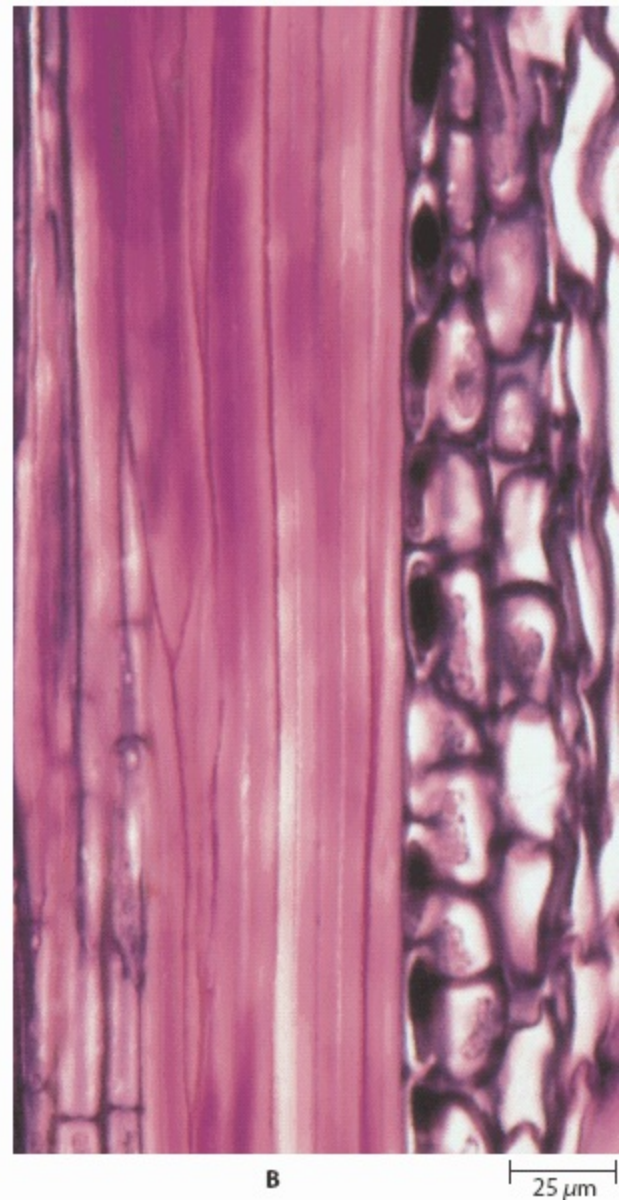
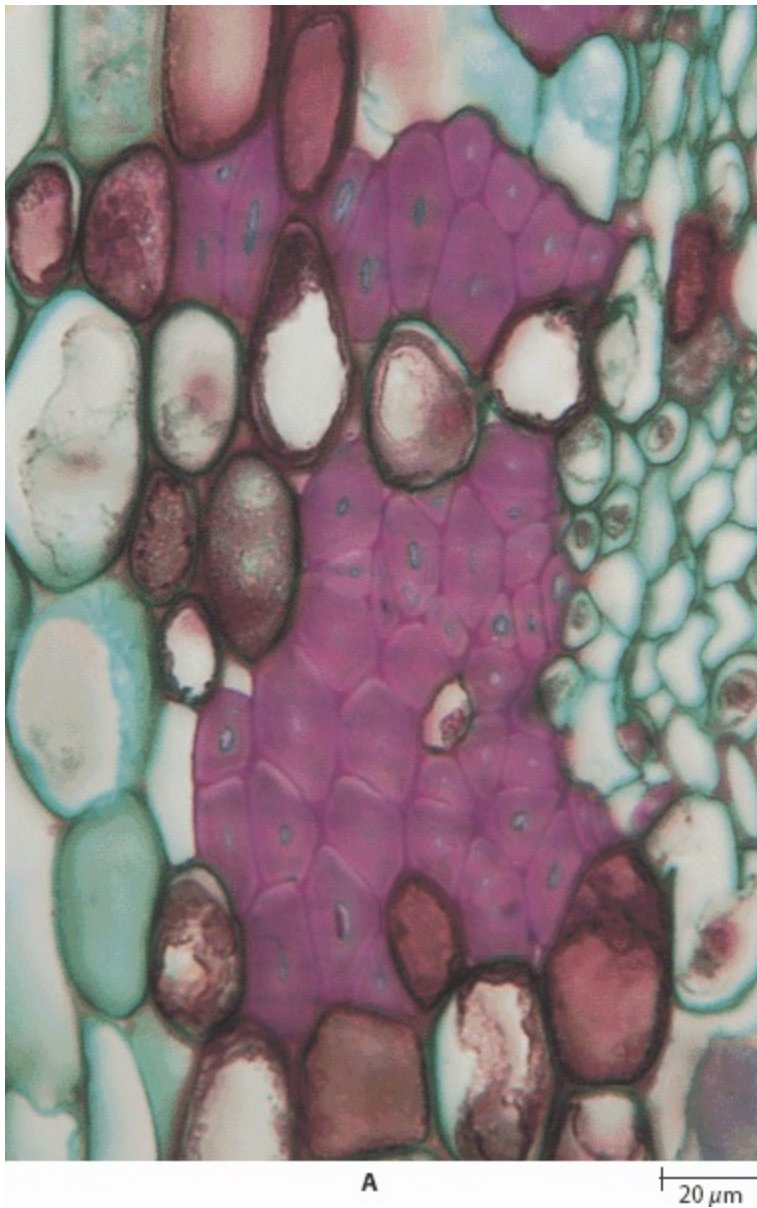
23.7 Colênquima, tecido fresco. Seção transversal do tecido colenquimático do pecíolo de ruibarbo (*Rheum rhabarbarum*). Em tecido fresco, como visto aqui, o espessamento desigual das paredes das células do colênquima tem um aspecto brilhante.

O esclerênquima dá resistência e sustenta as partes da planta que não estão se alongando

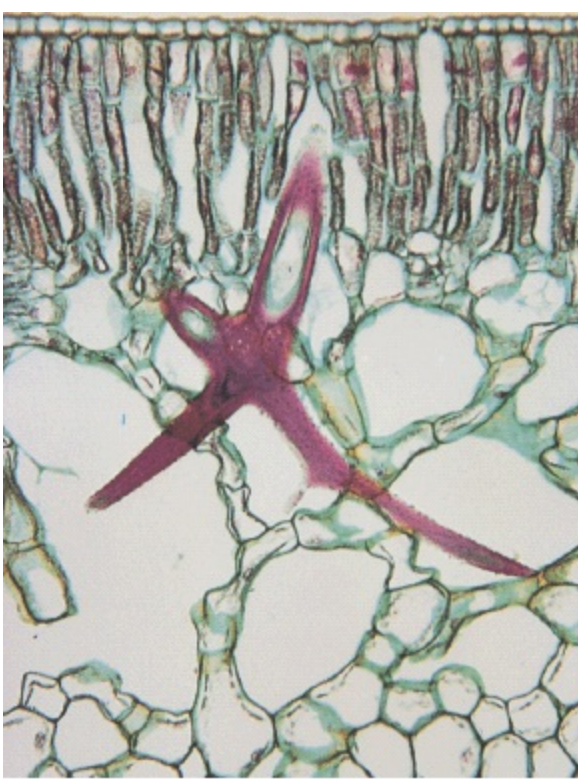
As células do esclerênquima podem formar um agregado contínuo – o tecido esclerenquimático – ou podem ocorrer em pequenos grupos, ou ainda, individualmente, ou entre outras células. As células do esclerênquima podem desenvolver-se em qualquer parte, ou em todas as partes, do corpo primário ou secundário da planta e frequentemente não apresentam protoplasto na maturidade. A principal característica das células do esclerênquima é a presença de parede secundária espessada e comumente lignificada. Devido à presença dessa parede, as células do esclerênquima são elementos importantes na resistência e sustentação nas partes da planta que já cessaram o alongamento (ver a descrição da parede secundária no Capítulo 3).

Dois tipos de células no esclerênquima são reconhecidos: as fibras e as esclereídes. As fibras geralmente são células longas, afiladas e comumente ocorrem em cordões ou feixes (Figura 23.8). As denominadas fibras liberianas – tais como as do cânhamo, da juta e do linho – são derivadas do caule de eudicotiledôneas. Outras fibras economicamente importantes, como o cânhamo-de-manilha ou abacá, são extraídas de folhas de monocotiledôneas. As fibras podem variar de comprimento, com 0,8 a 6,0 mm na juta, 5,0 a 55,0 mm no cânhamo e 9,0 a 70,0 mm no linho. As esclereídes apresentam formas variadas, sendo frequentemente ramificadas (Figura 23.9); comparadas com a maioria das fibras, são células relativamente curtas. As esclereídes podem ocorrer isoladamente ou em grupos no tecido fundamental. Elas fazem parte da constituição dos envoltórios de muitas sementes, das cascas

das nozes e dos caroços (endocarpo) das drupas, tais como azeitonas, peras e cerejas, e dão às peras a textura arenosa (Figura 23.10).

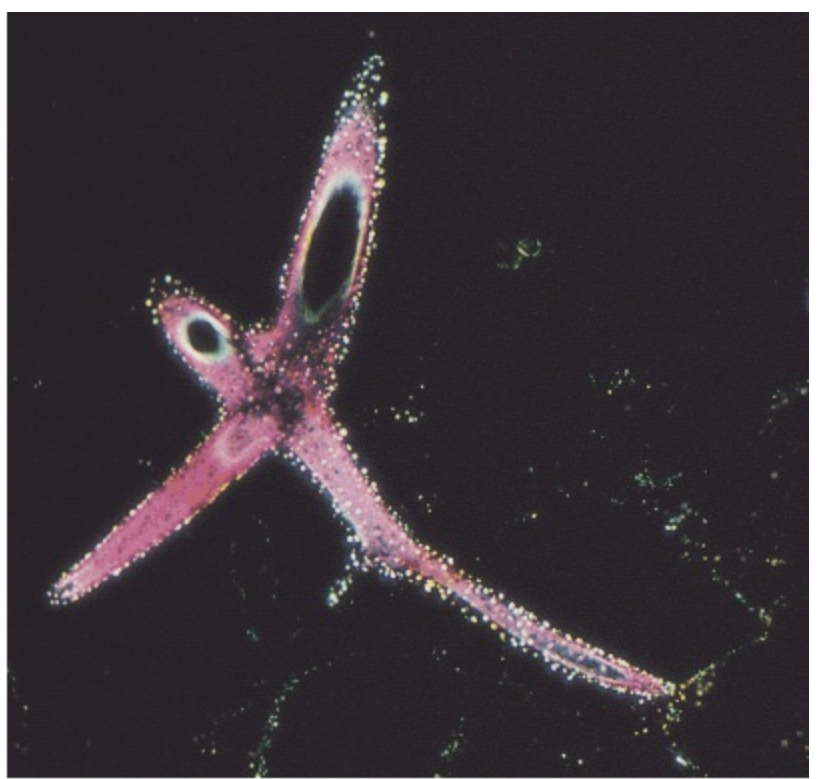


23.8 Fibras do caule de tília (*Tilia americana*). Fibras do floema primário: **(A)** em seção transversal e **(B)** em seção longitudinal. A parede secundária espessada dessas fibras longas apresenta pontuações relativamente inconspícuas. Apenas uma parte do comprimento total dessas fibras pode ser visto em **(B)**. As fibras estão ladeadas por células parenquimáticas (à direita).



A

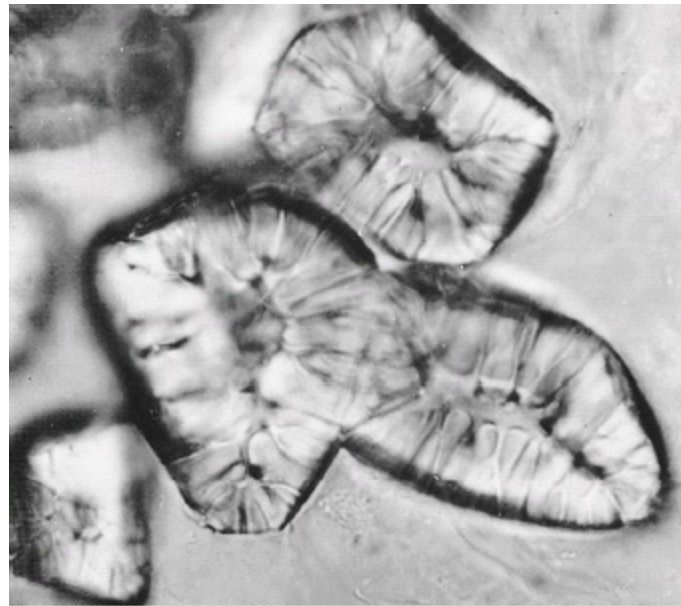
100 μm



B

100 μm

23.9 Esclereídes ramificadas. Esclereíde ramificada da folha de lírio-d'água ou ninfeia (*Nymphaea odorata*), vista sob (A) luz comum e (B) luz polarizada. Na parede dessa esclereíde estão incluídos numerosos, pequenos e angulosos cristais de oxalato de cálcio.



25 μm

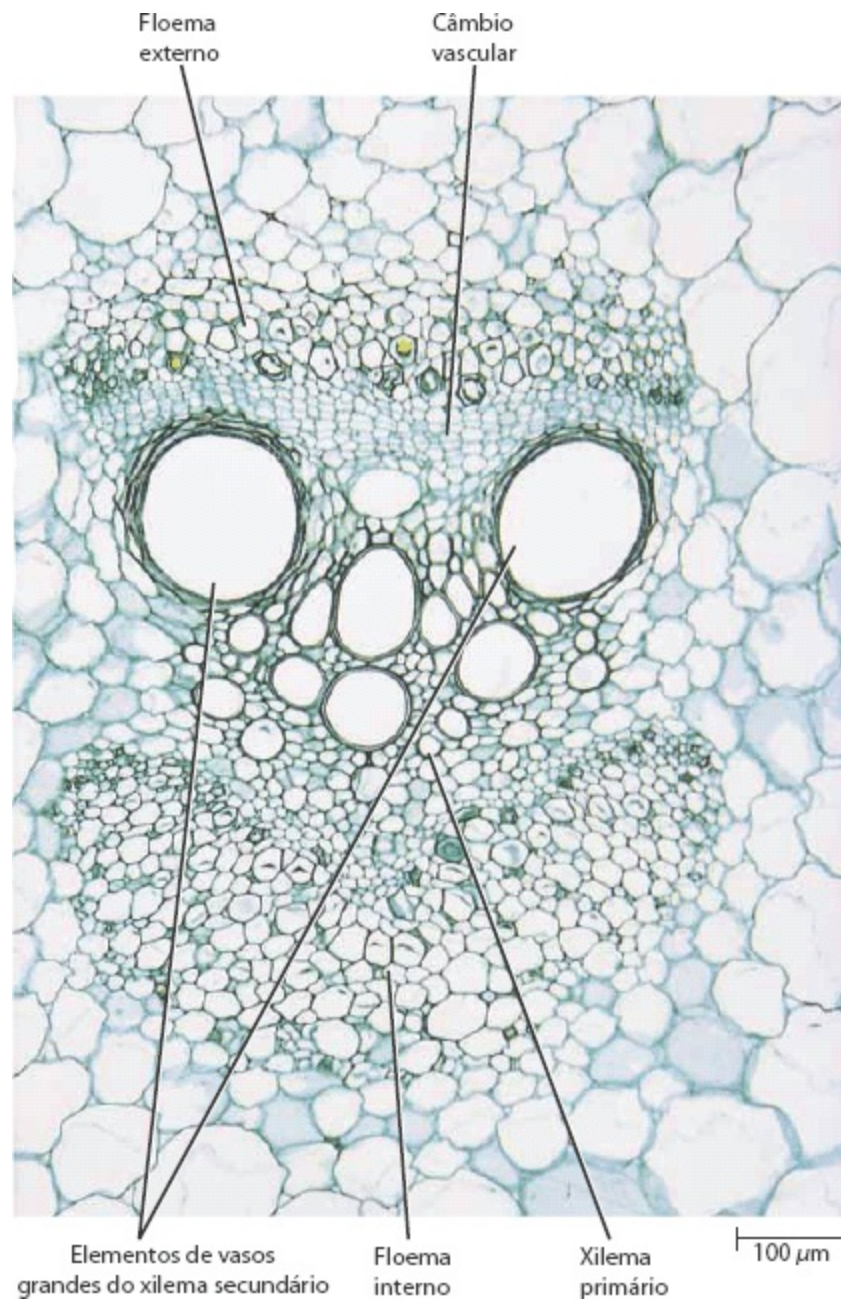
23.10 Esclereídes (células pétreas) da pera. A parede secundária dessas esclereídes apresenta conspícuas pontuações simples com muitas ramificações, conhecidas como pontuações ramiformes. Durante a formação dos aglomerados de células pétreas na parte carnosa da pera (*Pyrus communis*), ocorrem divisões celulares de modo concêntrico ao redor de algumas das esclereídes formadas anteriormente. As células recém-formadas diferenciam-se em células pétreas, sendo então incorporadas ao aglomerado. Ver Figura 3.30.

Tecidos vasculares

O xilema é o principal tecido de condução de água nas plantas vasculares

Além de seu papel como principal tecido de condução de água, o *xilema* também está envolvido na condução de sais minerais, na sustentação e no armazenamento de substâncias alimentares. Com o floema, o xilema forma um sistema contínuo de tecidos vasculares que percorre todo o corpo da planta (Figuras 23.4 e 23.11). No corpo primário da planta, o xilema se origina do procâmbio e, durante o crescimento secundário, o xilema tem origem no câmbio vascular (ver Capítulo 26).

As principais células de condução do xilema são os *elementos traqueais*, que são de dois tipos: as *traqueídes* e os *elementos de vaso*. Ambos são células alongadas, possuem parede secundária e não apresentam protoplasto na maturidade; podem ter *pontoações* nas suas paredes (Figura 23.12A-D; ver no Capítulo 3 a introdução sobre a estrutura das pontoações). Diferentemente das traqueídes, os elementos de vaso apresentam *perfurações*, que são áreas sem paredes primária e secundária. A região da parede que apresenta uma ou mais perfurações é denominada *placa de perfuração* (Figura 23.13); as perfurações geralmente ocorrem nas paredes terminais. Os elementos de vaso unem-se pelas suas extremidades terminais, formando colunas contínuas ou tubos denominados *vasos* (Figura 23.14; ver também, no Capítulo 26, a Figura 26.24B).

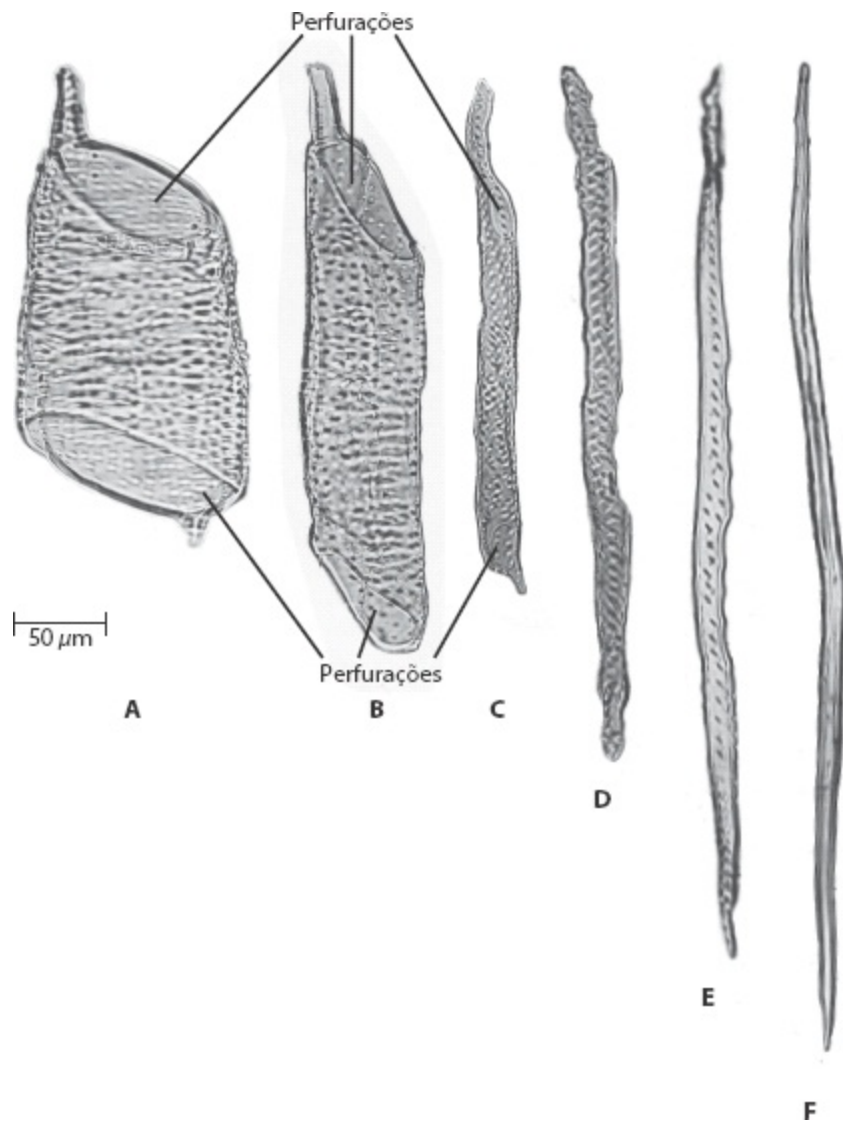


23.11 Feixe vascular. Seção transversal de um feixe vascular do caule de abóboreira (*Cucurbita maxima*), espécie preferida para o estudo do floema. Nos feixes vasculares da abóbora, o floema aparece tanto

externamente como internamente ao xilema. Um câmbio vascular típico se desenvolve entre o floema externo e o xilema, mas não entre o floema interno e o xilema; o câmbio vascular já produziu algum floema secundário (duas ou três camadas de células) para o lado externo e algum xilema secundário para dentro. O xilema secundário está bem representado por dois grandes vasos. Todo o floema interno é primário.

A traqueíde, célula que não apresenta perfurações, é menos especializada que o elemento de vaso, o qual é a principal célula condutora de água nas angiospermas. Os elementos de vasos evoluíram independentemente em vários grupos de plantas vasculares. A traqueíde é o único tipo de célula condutora de água, encontrada na maioria das plantas vasculares sem sementes e nas gimnospermas. O xilema de muitas angiospermas, entretanto, apresenta tanto elementos de vaso como traqueídes.

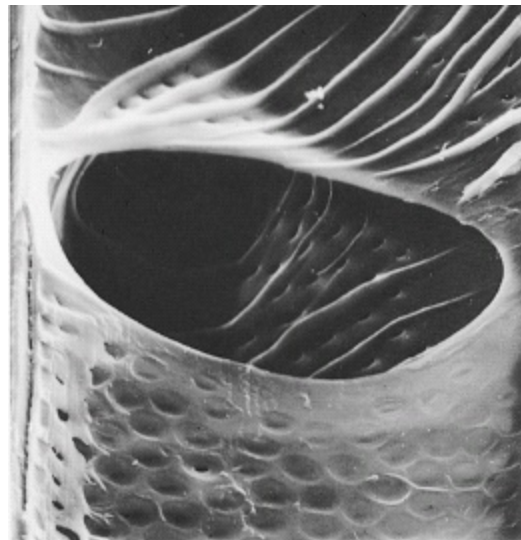
Os elementos de vaso são, geralmente, considerados mais eficientes na condução de água do que as traqueídes porque a água flui, de modo relativamente livre, de um elemento de vaso a outro através das perfurações. Contudo, os elementos de vaso, por formarem um sistema aberto, são menos seguros que as traqueídes para a planta. A água, ao fluir de uma traqueíde para outra, precisa atravessar a membrana das pontoações – paredes primárias finas e modificadas – de um par de pontoações (ver Capítulo 3). Embora a membrana da pontoação, por ser porosa, ofereça pouca resistência à passagem da água, ela bloqueia até mesmo as menores bolhas de ar (ver Capítulo 30). Assim, as bolhas de ar que se formam em uma traqueíde – por exemplo, durante o congelamento e o descongelamento alternados da água do xilema durante a primavera – ficam restritas àquela traqueíde, e qualquer obstrução resultante para o fluxo da água é também limitada. Por outro lado, as bolhas de ar formadas nos elementos de vaso podem potencialmente obstruir o fluxo da água por toda a extensão do vaso. Os vasos largos são mais eficientes para a condução de água do que os vasos estreitos, mas os primeiros também tendem a ser mais longos e desse modo menos livres de “acidentes” que os vasos estreitos.



23.12 Elementos traqueais e fibras. Tipos de células do xilema secundário, ou lenho, de carvalho (*Quercus*): **(A)**, **(B)** elementos de vasos largos e **(C)** um elemento de vaso estreito; **(D)** uma traqueíde; **(E)**, **(F)** fibras. Os pontos escuros nas paredes dessas células correspondem às pontoações, embora não sejam visíveis em **(F)**. As pontoações são áreas nas quais a parede secundária está ausente. Apenas os elementos de vaso têm perfurações, que são áreas onde faltam tanto a parede primária como a parede secundária (ver Figura 23.13).

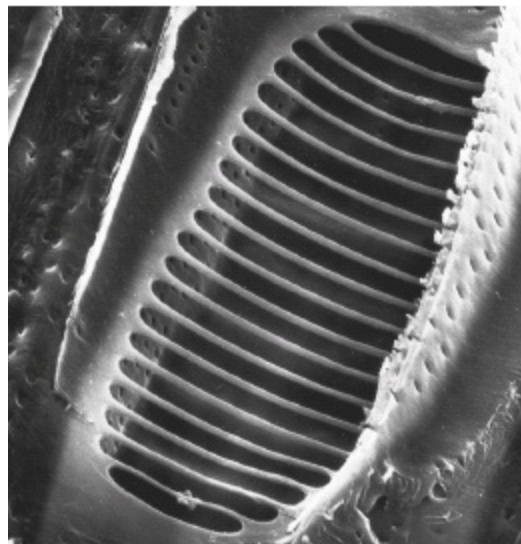
Os elementos traqueais do xilema primário apresentam uma variedade de tipos de espessamentos na parede secundária. Durante o período de crescimento ou alongamento de raízes, caules e folhas, a parede secundária dos primeiros elementos traqueais formados no xilema primário, ou seja, no protoxilema (*proto*, “primeiro”), é depositada sob a forma de anéis ou espirais (Figura 23.15). Esses espessamentos anelares (semelhantes a anéis) ou helicoidais (espiralados) possibilitam que tais elementos traqueais sejam esticados ou distendidos após as células terem se diferenciado, embora estas células sejam frequentemente destruídas durante o alongamento do órgão. No xilema primário, a natureza do espessamento da parede é grandemente influenciada pela intensidade do alongamento. Se houver pouco alongamento, aparecerão elementos traqueais com menor capacidade de extensão em lugar de elementos com maior capacidade de extensão. Por outro lado, se houver um alongamento intenso, serão formados muitos elementos traqueais com espessamentos anelares e espiralados. No xilema primário formado tardiamente, ou seja, no metaxilema (*meta*, “depois”), e no xilema secundário, a parede secundária das traqueídes e dos elementos de vasos recobre completamente a parede primária, exceto nas regiões das membranas de pontoação e das perfurações dos elementos de

vaso (Figura 23.12A-D). Essas células, denominadas elementos pontoados, são rígidas e não podem ser esticadas.



A

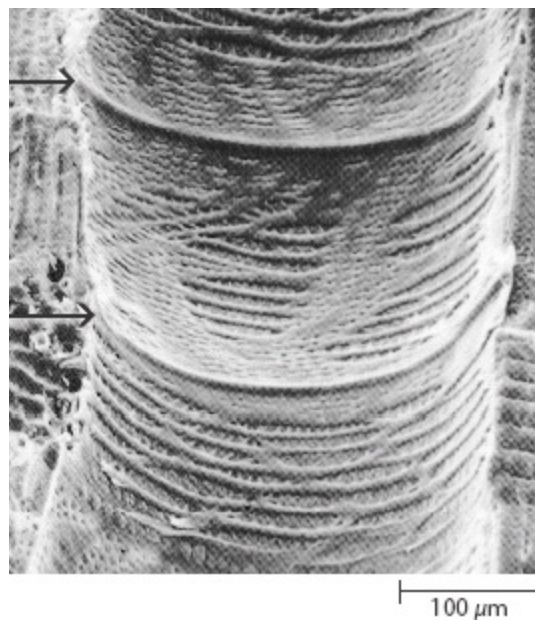
20 μm



B

20 μm

23.13 Placas perfuradas. Micrografia eletrônica de varredura de perfurações nas paredes terminais de elementos de vaso do xilema secundário. **A.** Placa perfurada simples, com uma abertura larga, vista aqui entre dois elementos de vaso de tília (*Tilia americana*). **B.** Barras dispostas como os degraus de uma escada de uma placa de perfuração escalariforme entre os elementos de vaso do amieiro (*Alnus rubra*). Pontuações podem ser vistas na parede abaixo da placa perfurada em (**A**) e em porções da parede em (**B**).



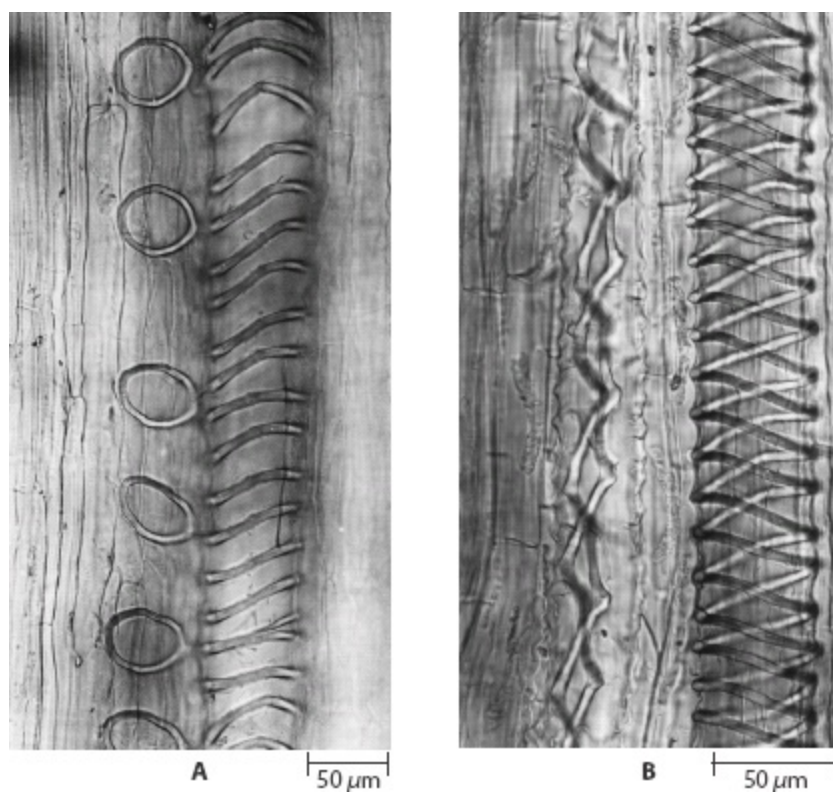
23.14 Elementos de vaso. Micrografia eletrônica de varredura mostrando a região correspondente a três elementos de vaso que compõem o vaso do xilema secundário de carvalho vermelho (*Quercus rubra*). Observe as “bordas” (setas) das placas de perfuração simples entre os elementos do vaso, unidos pelas suas extremidades.

A Figura 23.16 mostra alguns estágios da diferenciação de um elemento de vaso com espessamentos espiralados de parede. A diferenciação do elemento traqueal é um exemplo de *morte celular programada* (ver Capítulo 3). A morte celular programada, como o nome sugere, é o resultado de processos geneticamente programados que levam à morte da célula. No caso do elemento traqueal, ela resulta na eliminação total do protoplasto. As paredes celulares são mantidas, exceto nos locais de perfuração do elemento do vaso. Nesses locais, a parede primária desaparece por completo, provendo condutos ininterruptos para o transporte de água e substâncias dissolvidas por meio dos vasos (ver Capítulo 30).

Além das traqueídes e dos elementos de vaso, o xilema contém células parenquimáticas que armazenam várias substâncias. As células parenquimáticas do xilema comumente estão presentes em fileiras verticais, mas no xilema secundário elas são encontradas nos raios. O xilema também contém fibras (Figura 23.12E, F), algumas das quais são vivas na maturidade e desempenham a dupla função de armazenamento de substâncias e de sustentação. Algumas vezes, as esclereídes estão também presentes no xilema. Na Tabela 23.1 estão listados os tipos de células do xilema e suas principais funções.

O floema é o principal tecido de condução de substâncias orgânicas nas plantas vasculares

Embora corretamente caracterizado como o principal tecido condutor de substâncias orgânicas nas plantas vasculares, o *floema* desempenha um papel muito maior na vida da planta. Além de açúcares, um grande número de outras substâncias é transportado pelo floema, incluindo aminoácidos, lipídios, micronutrientes, hormônios, estímulos florais (florígeno; ver Capítulo 28) e numerosas proteínas e RNA, algumas das quais atuam como moléculas sinalizadoras. Certamente, a sinalização a grandes distâncias nas plantas ocorre predominantemente por meio do floema, que tem sido apelidado de “caminho da superinformação”. O floema também é a via para o deslocamento de uma variedade de vírus de plantas.



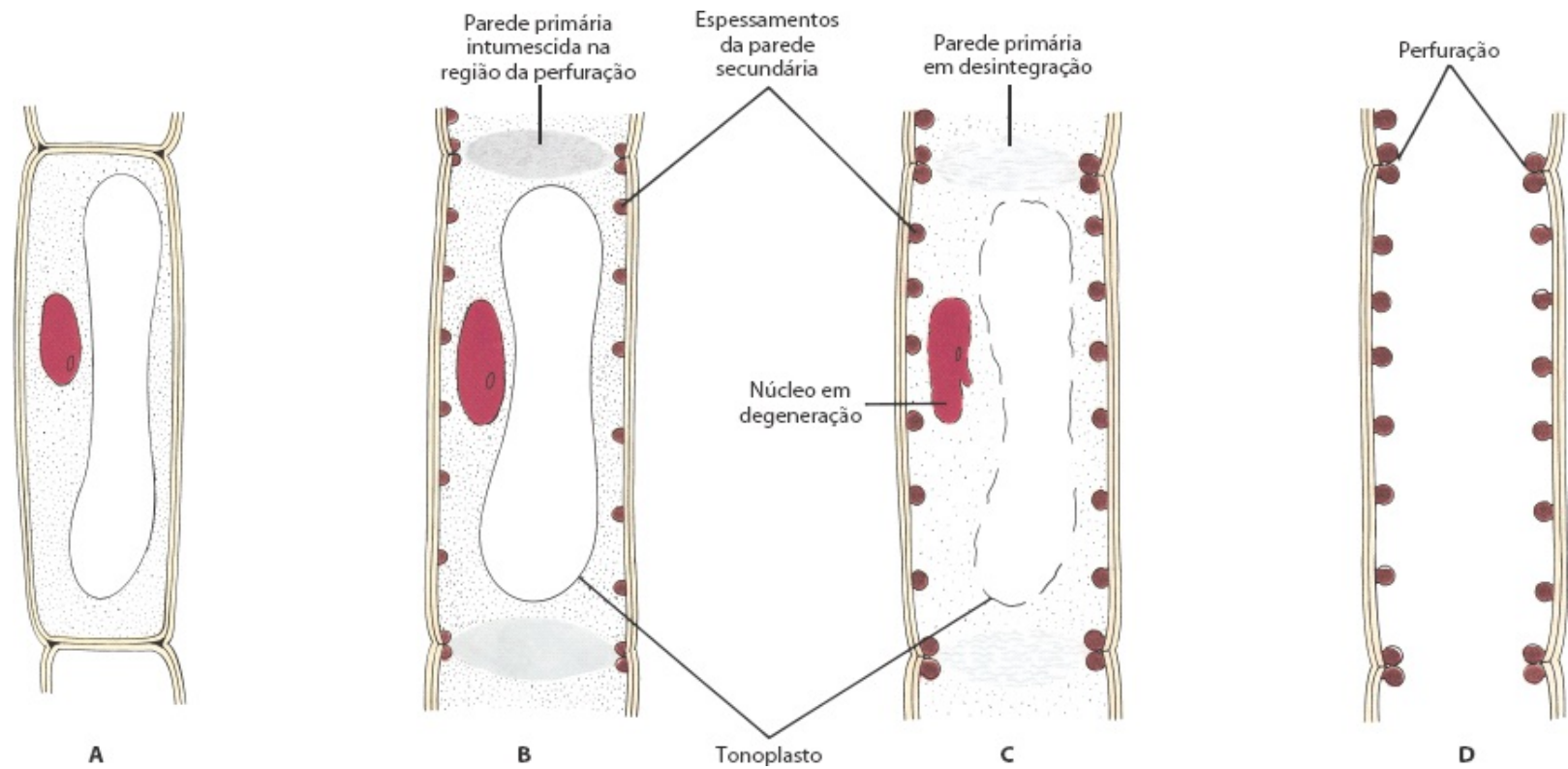
23.15 Elementos traqueais. Partes dos elementos traqueais do primeiro xilema formado (protoxilema) de mamona (*Ricinus communis*). **A.** Espessamentos de parede anelar (em forma de anéis à esquerda) e espiralado em elementos traqueais parcialmente distendidos. **B.** Espessamentos de parede em dupla espiral, em elementos que já estão distendidos. O elemento da esquerda foi muito distendido e as voltas das espirais se soltaram da parede.

Quanto à sua origem, o floema pode ser primário ou secundário (Figura 23.11). Do mesmo modo que no xilema primário, o primeiro floema primário formado (protofloema) é frequentemente distendido e destruído durante o alongamento do órgão. O metafloema diferencia-se posteriormente e, nas plantas que não apresentam crescimento secundário, constitui o único floema de condução em partes da planta adulta.

As principais células condutoras do floema são os *elementos crivados*. O termo “crivado” refere-se ao conjunto de poros, conhecido como *área crivada*, através do qual os protoplastos de elementos crivados adjacentes são interligados. Nas plantas com sementes, dois tipos de elementos crivados são reconhecidos: as *células crivadas* (Figuras 23.17 e 23.18) e os *elementos de tubo crivado* (Figuras 23.19 a 23.24). As células crivadas são o único tipo de célula condutora de substâncias orgânicas nas gimnospermas, enquanto nas angiospermas são encontrados somente elementos de tubo crivado. Os elementos de condução do floema nas plantas vasculares sem sementes variam em estrutura e são referidos simplesmente como “elementos crivados”.

Nas células crivadas, as áreas crivadas apresentam poros estreitos e uma estrutura relativamente uniforme em toda a parede. A maioria das áreas crivadas está concentrada nas extremidades sobrepostas das células crivadas, que são alongadas e delgadas (Figura 23.17A). Entretanto, nos elementos de tubo crivado, as áreas crivadas de algumas regiões da parede têm poros maiores do que em outras, em uma mesma célula. A porção da parede portando essas áreas crivadas com poros maiores é chamada *placa crivada* (Figuras 23.19 e 23.20). Embora as placas crivadas possam ocorrer em qualquer parede, geralmente se localizam nas paredes terminais. Os elementos do tubo crivado estão dispostos uma extremidade com a outra em séries longitudinais, denominadas *tubos*

crivados. Desse modo, uma das principais diferenças entre os dois tipos de elementos crivados é a presença de placas crivadas nos elementos de tubo crivado e sua ausência nas células crivadas.



23.16 Diferenciação de um elemento de vaso. **A.** Elemento de vaso jovem, sem parede secundária e com um vacúolo grande. **B.** A célula aumentou de tamanho lateralmente e a deposição da parede secundária se iniciou em forma de uma espiral, quando vista em três dimensões; a parede primária aumentou em espessura nas regiões das perfurações. **C.** A deposição da parede secundária se completou, e a célula está no estágio de lise da morte celular programada. O núcleo está em degeneração, o tonoplasto foi rompido, e a parede nas regiões das perfurações se desintegrou parcialmente. **D.** A célula já se encontra madura; ela perde o protoplasto, e a perfuração é completa nas duas extremidades.

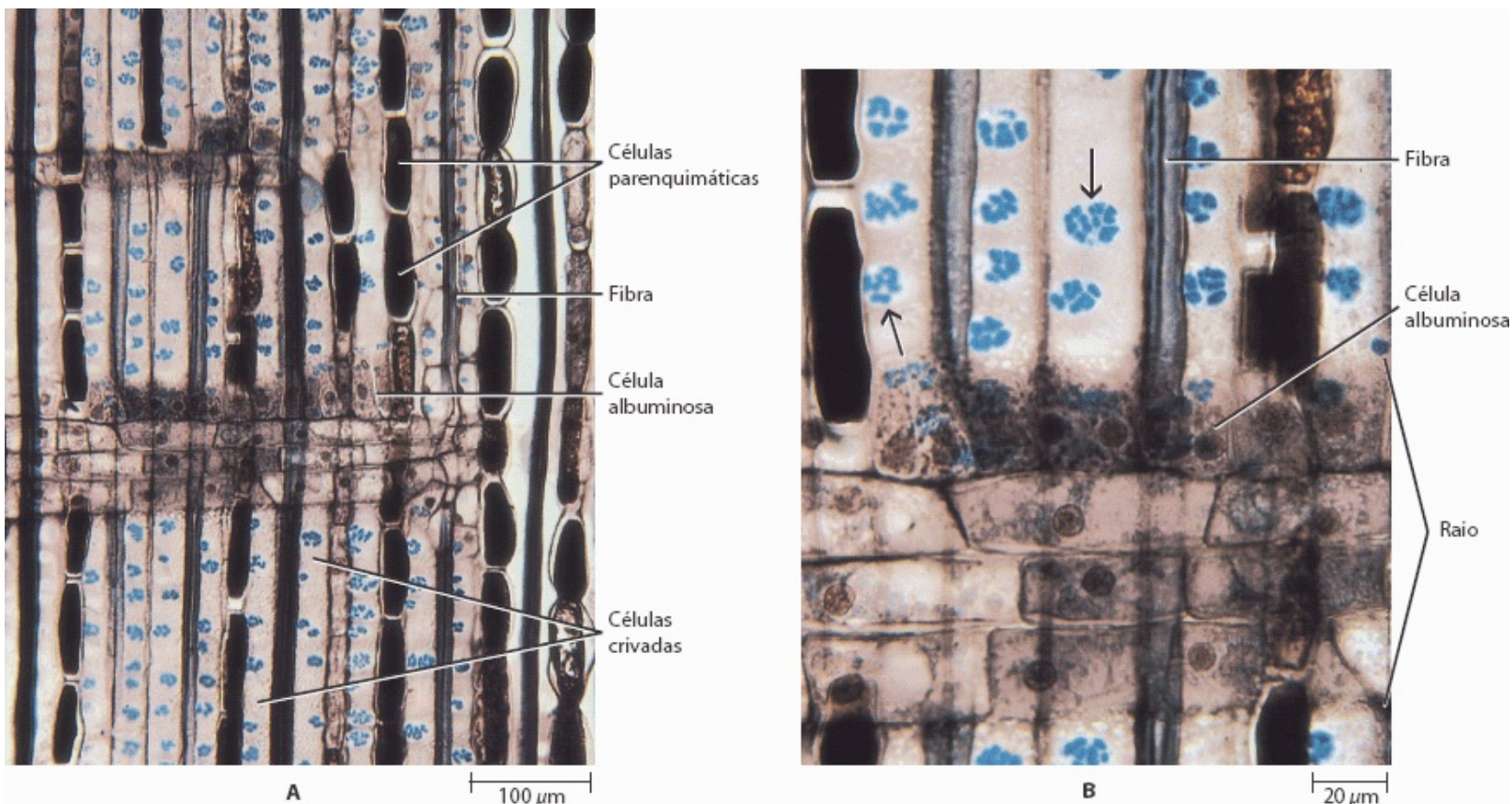
Tabela 23.1 Tipos de células do xilema e do floema.

Tipos celulares	Função principal
Xilema	
Elementos traqueais	
Traqueídes	Condução de água e nutrientes minerais
Elementos de vaso	
Fibras	Sustentação; algumas vezes armazenamento
Parênquima	Armazenamento
Floema	
Elementos crivados	
Células crivadas (com células albuminosas*)	Transporte a longa distância de substâncias orgânicas e moléculas sinalizadoras

Elementos de tubos crivados (com células companheiras*)	
Esclerênquima	
Fibras	Sustentação; algumas vezes armazenamento
Esclereídes	
Parênquima	Armazenamento

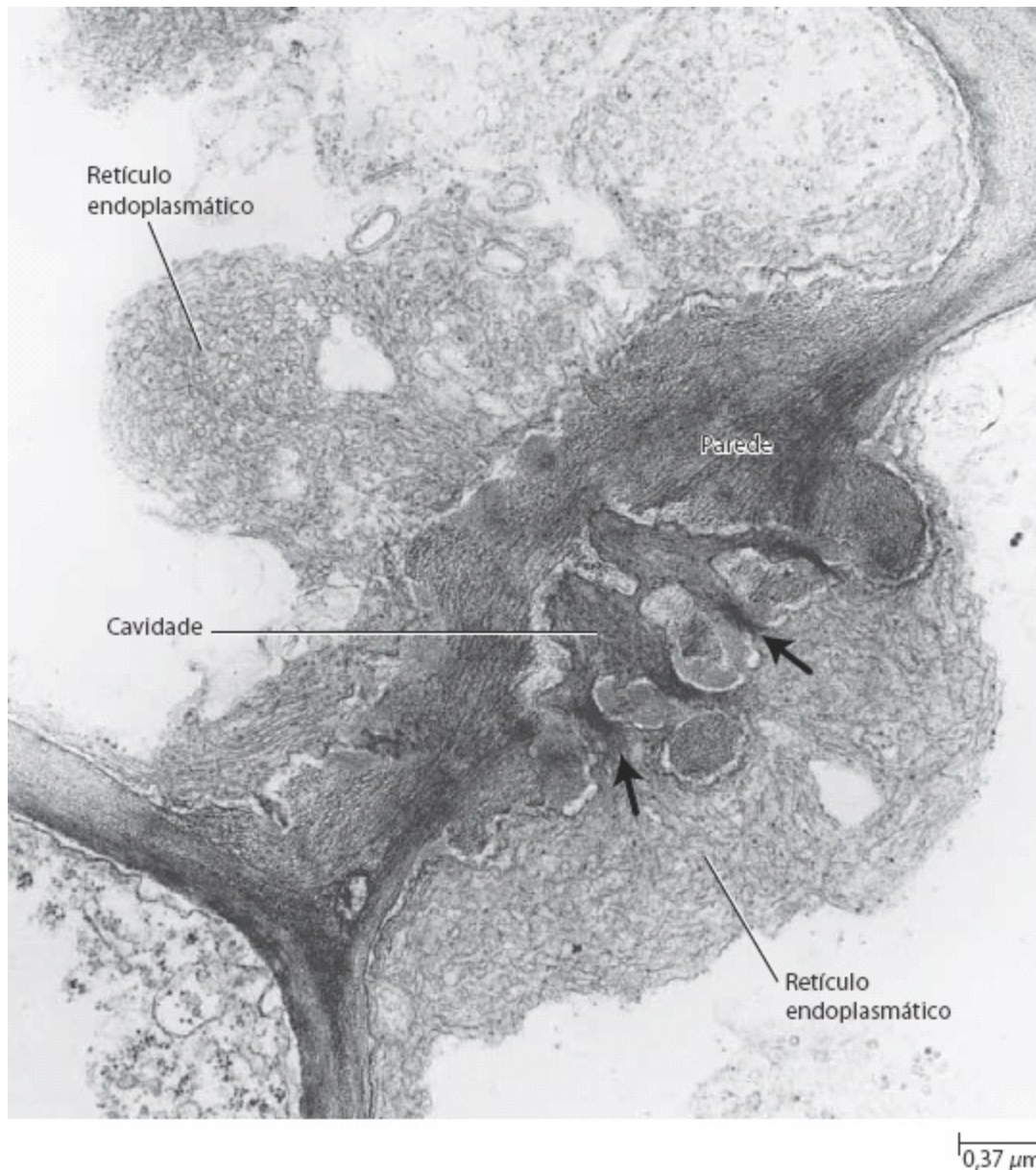
* Células albuminosas e células companheiras são células parenquimáticas especializadas.

A parede dos elementos crivados é, geralmente, descrita como primária. Em cortes de tecido floemático, os poros das áreas crivadas e das placas crivadas dos elementos crivados maduros geralmente são obstruídos ou revestidos por uma substância da parede, denominada *calose*, que é um polissacarídeo composto por cadeias espiraladas de resíduos de glicose (ver Capítulo 3; Figuras 23.17 e 23.19). Senão toda, quase toda a calose vista nos poros dos elementos crivados em atividade é aí depositada em resposta à lesão, durante a preparação do tecido para a análise microscópica. Essa calose e as demais resultantes de ferimentos é referida como “calose de injúria”. Nas áreas crivadas e nas placas crivadas dos elementos crivados senescentes, a calose também é depositada, sendo chamada de “calose definitiva”. Além disso, a calose na forma de plaquetas aparece sob a membrana plasmática ao redor de cada plasmodesma, nos locais dos poros das placas crivadas em desenvolvimento (Figura 23.23).



23.17 Células crivadas. **A.** Seção longitudinal (radial) do floema secundário de *Taxus canadensis*, uma conífera, mostrando as células crivadas orientadas verticalmente, fileiras de células parenquimáticas e fibras. Podem ser vistas partes de dois raios orientados horizontalmente, cruzando as células dispostas verticalmente. As células parenquimáticas especializadas, conhecidas como células albuminosas, ou células de Strasburger (ver no texto, adiante) estão caracteristicamente associadas aos elementos crivados das gimnospermas. **B.** Detalhe de uma porção de floema secundário da mesma planta, mostrando as áreas

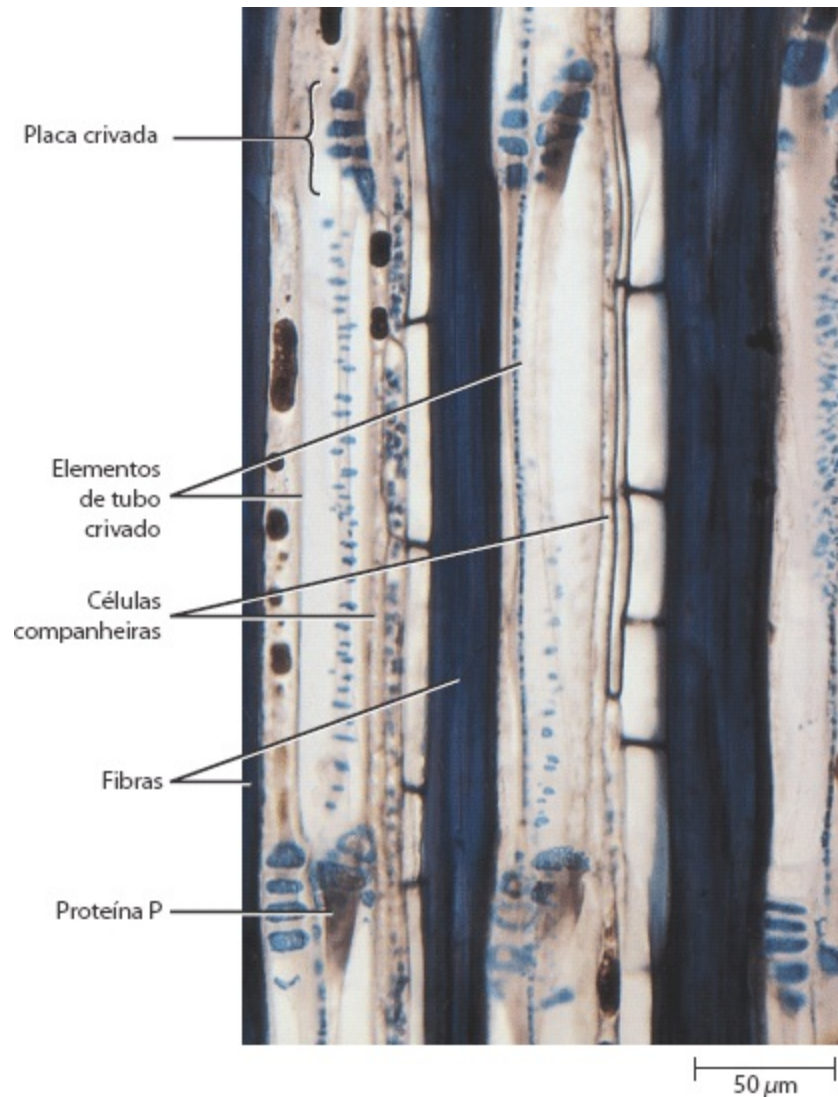
crivadas (setas) com calose (com coloração azul dada pelo corante) nas paredes das células crivadas e as células albuminosas, que formam a fileira de células no topo do raio.



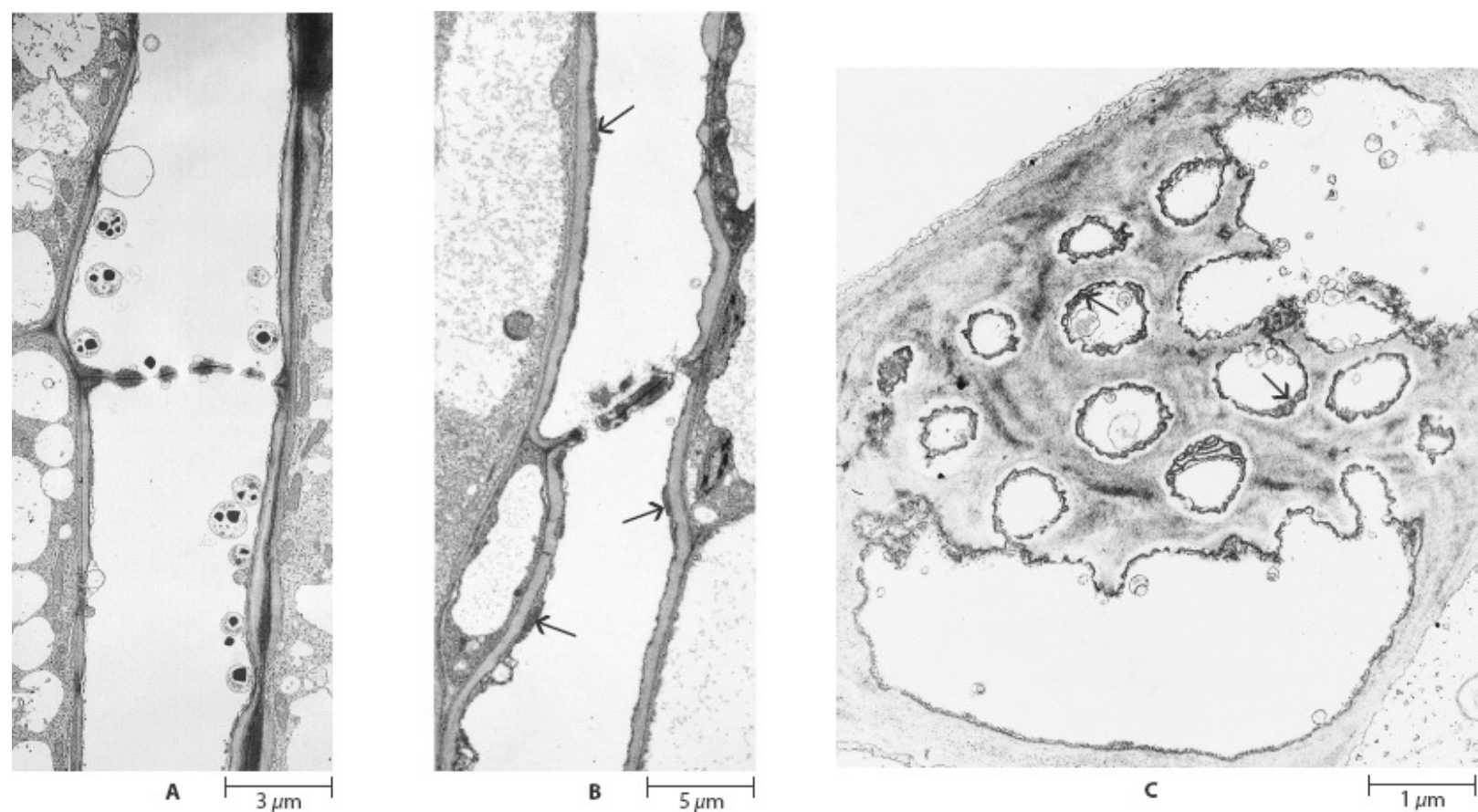
23.18 Área crivada entre as paredes de duas células crivadas maduras. Micrografia eletrônica de transmissão de uma seção da área crivada entre duas células crivadas do hipocótilo do pinheiro-vermelho (*Pinus resinosa*). Grandes quantidades de retículo endoplasmático tubuloso podem ser observadas nos dois lados da parede. O retículo endoplasmático pode ser visto atravessando os poros (setas) e entrando em uma grande quantidade na ampla cavidade no meio da parede. Diferentemente dos poros crivados das angiospermas, que são contínuos através da parede comum, os poros crivados das gimnospermas estendem-se apenas a meio caminho da “cavidade mediana”.

Diferindo dos elementos traqueais, os elementos crivados têm protoplastos vivos na maturidade (Figuras 23.18 e 23.20). Entretanto, à medida que se diferencia, o elemento crivado passa por profundas mudanças, a maior delas representada pela desintegração do núcleo e do tonoplasto e formação das áreas crivadas. A diferenciação do elemento crivado também resulta na perda de ribossomos, do complexo de Golgi e do citoesqueleto. Na maturidade, os componentes remanescentes do protoplasto do elemento de tubo crivado, ou seja, a membrana plasmática, a rede de retículo endoplasmático liso – o qual é abundante nas células crivadas, especialmente nas áreas crivadas (Figura 23.18) – e alguns plastídios e mitocôndrias, dispõem-se ao longo da parede. Assim,

diferente do protoplasto do elemento traqueal, que apresenta morte celular programada – resultando em uma desintegração total durante a sua diferenciação, no protoplasto do elemento crivado há uma desintegração seletiva. Como veremos mais adiante, para que o elemento crivado desempenhe seu papel de elemento condutor de substâncias orgânicas, ele deve permanecer vivo (ver Capítulo 30).



23.19 Elementos de tubos crivados. Seção longitudinal (radial) do floema secundário de tília (*Tilia americana*), mostrando elementos de tubo crivado com áreas crivadas e grupos conspícuos de fibras de paredes espessadas. As células parenquimáticas especializadas, conhecidas como células companheiras (ver no texto, adiante), estão caracteristicamente associadas aos elementos de tubo crivado. A proteína P, um componente característico de todos os elementos de tubo crivado das angiospermas, exceto aqueles de algumas monocotiledôneas, acumulou-se nas placas crivadas desses elementos como tampões de mucilagem. A calose nas placas crivadas e áreas crivadas laterais está corada em azul.



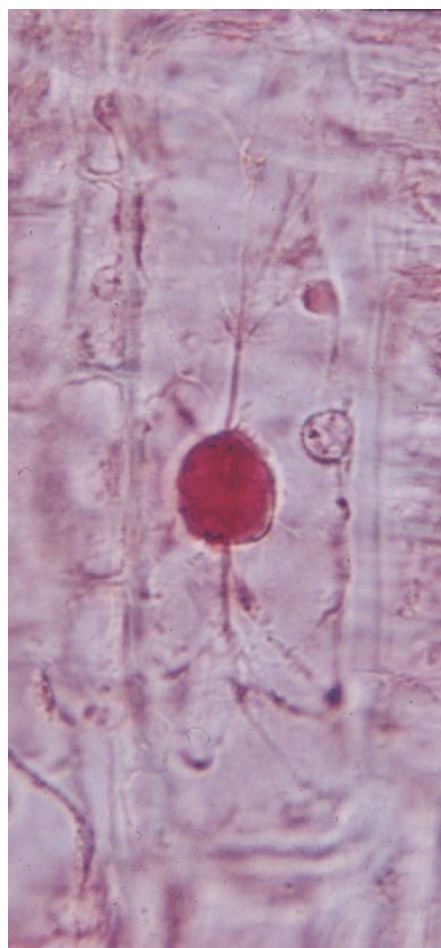
23.20 Elementos de tubo crivado maduros. Micrografia eletrônica de transmissão de partes de elementos de tubo crivado maduros do floema do caule de milho (*Zea mays*) e de aboboreira (*Cucurbita maxima*). **A.** Seção longitudinal de parte de dois elementos de tubos crivados maduros e de uma placa crivada em milho. Os poros da placa crivada estão abertos. As numerosas organelas arredondadas, com inclusões densas, compostas de proteínas, são plastídios. Esse tipo de plastídio é típico dos elementos de tubo crivados das monocotiledôneas. Os elementos de tubo crivado do milho, como algumas outras monocotiledôneas, não possuem proteína P. **B.** Seção longitudinal de partes de dois elementos de tubo crivado de aboboreira. Os elementos de tubo crivado dessa espécie, como os da maioria das angiospermas, apresentam proteína P. Nesses elementos de tubo crivado, a proteína P distribui-se ao longo da parede (setas) e os poros (crivos) das placas crivadas estão abertos. Na parte inferior, à esquerda, e na parte superior, à direita (parcialmente visível), podem ser vistas as células companheiras. **C.** Vista frontal de parte de uma placa crivada entre dois elementos crivados maduros de aboboreira. Como visto em **(B)**, os poros da placa crivada estão abertos, revestidos parcialmente pela proteína P (setas).

O protoplasto dos elementos de tubo crivado de angiospermas, exceto para algumas monocotiledôneas, é caracterizado pela presença de uma substância proteínica, anteriormente chamada de “mucilagem” e agora conhecida como *proteína P*. (O P refere-se à inicial da palavra inglesa *phloem*.) A proteína P tem sua origem no elemento de tubo crivado jovem, sob a forma de corpos isolados, chamados de corpos de proteína P (Figura 23.22A, C). Durante os estágios finais da diferenciação, os corpos de proteína P na maioria das espécies tornam-se alongados e se dispersam, e a proteína P, bem como outros componentes que permaneceram na célula madura, são distribuídos ao longo das paredes. Em cortes de tecidos floemáticos, a proteína P acumula-se habitualmente nas placas crivadas, na forma de “tampões de mucilagem” (Figuras 23.19 e 23.22B). Esses tampões são observados apenas nas células que passaram por perturbações e resultam da alteração do conteúdo dos tubos crivados, que sofrem danos conforme o tecido é seccionado. Nos elementos de tubo crivado maduros que não passaram por perturbações, os poros das placas crivadas são revestidos por proteína P, mas não ficam obliterados pelos tampões (Figura 23.20B, C). Alguns botânicos acreditam

que, juntamente com a calose de injúria, a proteína P serve para vedar os poros da placa crivada no momento da lesão, prevenindo, desse modo, a perda do conteúdo dos tubos crivados.

Por conseguinte, com os poros da placa crivada abertos, o tubo crivado maduro proporciona uma via desobstruída para o movimento de água e de substâncias dissolvidas no floema das angiospermas (ver Capítulo 30). Numerosos vírus também usam o tubo crivado como conduto apropriado para o seu rápido movimento por toda a planta (ver Capítulo 13). O papel das grandes quantidades de retículo endoplasmático tubular que aparentemente causam oclusão dos poros da área crivada das células crivadas das gimnospermas ainda não foi explicado (Figura 23.18).

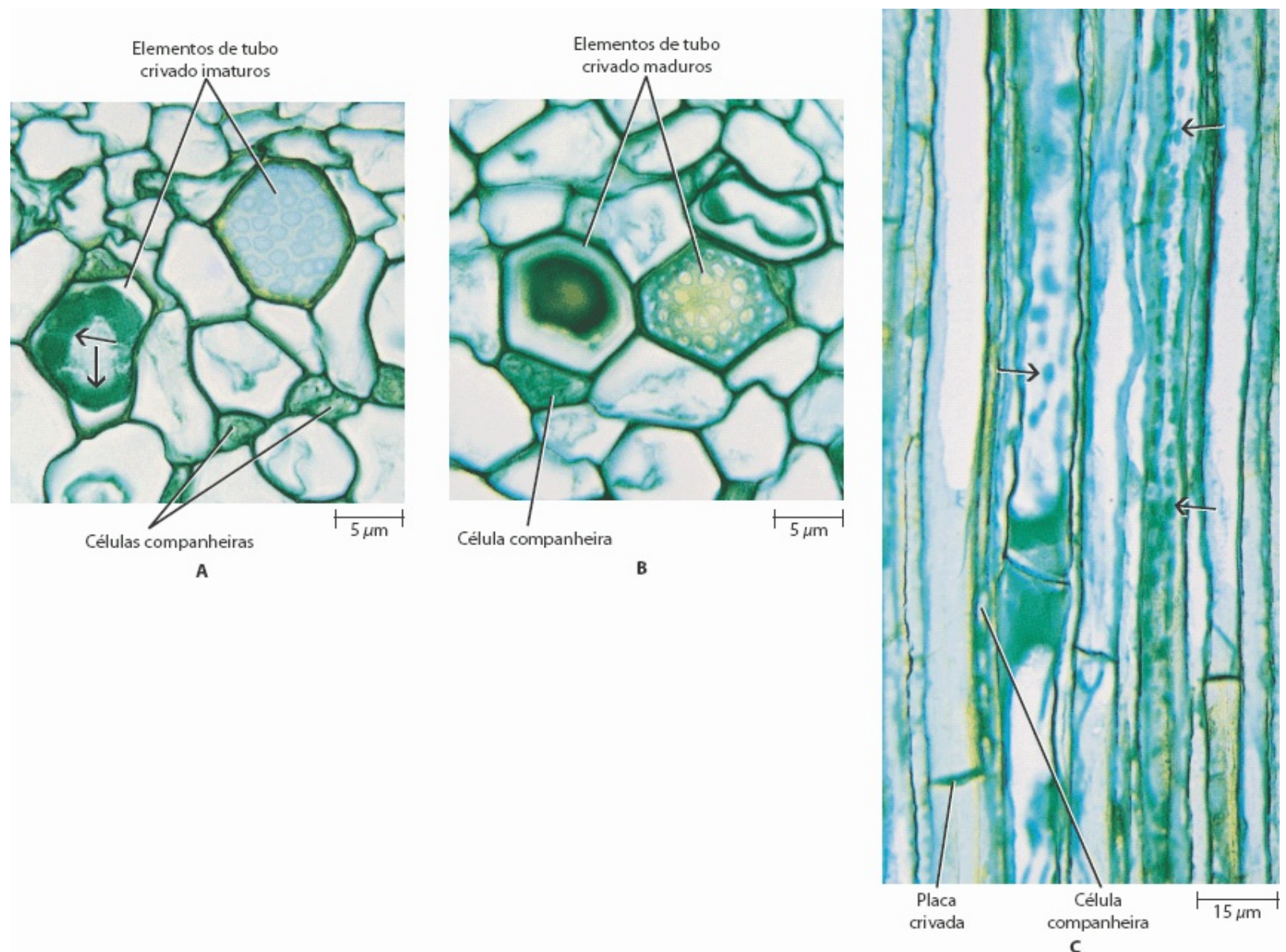
Os elementos do tubo em algumas leguminosas produzem um único corpo de proteína P relativamente grande, que não se dispersa durante os estágios mais avançados de maturação (Figura 23.21). Constatou-se que esses corpos, originalmente denominados “corpos de proteína P não dispersos”, sofrem alterações rápidas e reversíveis controladas pelo cálcio desde o “estágio de repouso”, quando estão condensados, até um estágio disperso, em que causam oclusão dos poros da placa crivada. Atualmente designados como *forissomos* (“guarda-cancelas”), seu comportamento sustenta a hipótese de que os corpos de proteína P dispersos funcionam para vedar os poros da placa crivada nos tubos crivados alterados. A Figura 23.23 ilustra alguns estágios da diferenciação de um elemento de tubo crivado com corpos de proteína P dispersos.



23.21 Forissomo. Esse corte longitudinal mostra um único corpo de proteína P não disperso, ou forissomo, em um elemento de tubo crivado imaturo de robínia-comum (*Robinia pseudoacacia*). Esse corte foi tratado com um corante que cora a proteína de vermelho. A cabeça da seta aponta para o núcleo.

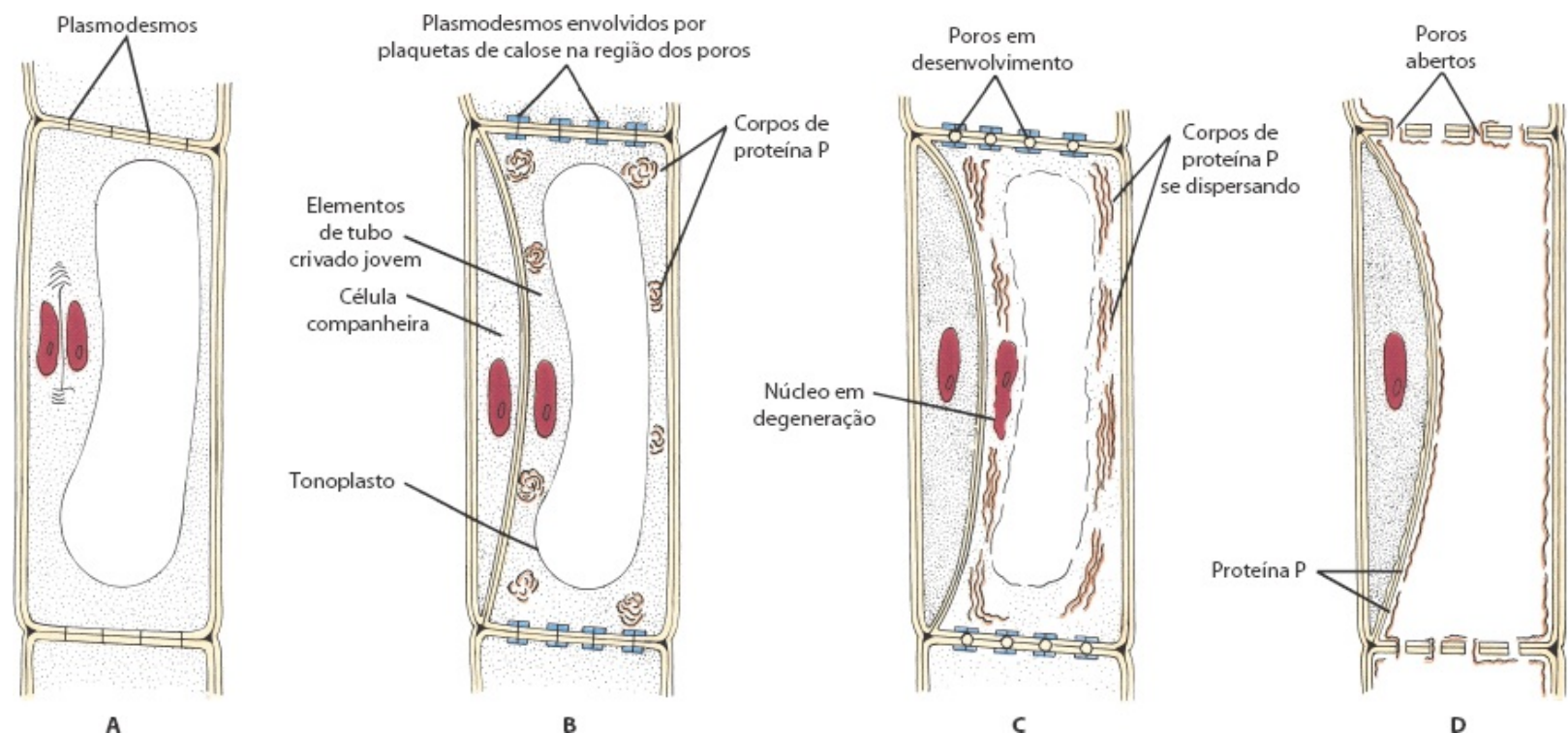
Os elementos de tubo crivado estão, caracteristicamente, associados a células parenquimáticas, chamadas *células companheiras* (Figuras 23.19 e 23.22 a 23.24), que contêm todos os componentes

comumente encontrados nas células vivas das plantas, incluindo o núcleo. Os elementos de tubo crivado e suas células companheiras associadas estão intimamente relacionados durante o desenvolvimento (elas são derivadas da mesma célula-mãe) e apresentam numerosas conexões citoplasmáticas entre elas. As conexões consistem em um pequeno poro no lado do elemento de tubo crivado e de plasmodesmos muitos ramificados no lado da célula companheira (Figura 23.24). Devido às numerosas conexões via plasmodesmos com os elementos de tubo crivado, assim como sua semelhança ultraestrutural com as células secretoras (grande quantidade de ribossomos e numerosas mitocôndrias), acredita-se que as células companheiras desempenham a função de liberação de substâncias para os elementos de tubo crivado. A ausência de um núcleo e de ribossomos no elemento de tubo crivado maduro sugere que as substâncias liberadas pelas células companheiras incluem moléculas de informação, proteínas e ATP necessários para a manutenção do elemento de tubo crivado. Por conseguinte, a célula companheira representa um sistema de manutenção de vida para o elemento do tubo crivado. O mecanismo do transporte no floema das angiospermas será visto com detalhes no Capítulo 30.



23.22 Elementos de tubos crivados imaturos e maduros. **A.** Seção transversal do floema de aboboreira (*Cucurbita maxima*) mostrando dois elementos de tubos crivados imaturos. Os corpos de proteína P (setas) podem ser vistos nos elementos de tubo crivado à esquerda; uma placa crivada imatura com plaquetas de calose (coradas de azul) é visível acima, à direita. Uma placa crivada de aboboreira são placas crivadas

simples (uma área crivada por placa). As células menores, com conteúdo denso, são células companheiras. **B.** Seção transversal mostrando dois elementos de tubos crivados maduros. O tampão de mucilagem pode ser visto no elemento de tubo crivado, à esquerda; uma placa crivada madura pode ser observada no elemento de tubo crivado, à direita. As células menores, com conteúdo denso, são células companheiras. **C.** Seção longitudinal mostrando elementos de tubos crivados maduros e imaturos. As setas apontam os corpos de proteína P nas células imaturas.



23.23 Diferenciação do elemento de tubo crivado. **A.** A célula-mãe do elemento de tubo crivado está em processo de divisão. **B.** A divisão resultou na formação de um elemento de tubo crivado jovem e uma célula companheira. Após a divisão, surgem um ou mais corpos de proteína P no citoplasma, que está separado do conteúdo vacuolar pelo tonoplasto. A parede do elemento de tubo crivado jovem se espessou e os sítios dos futuros poros (crivos) da placa crivada estão representados pelos plasmodesmos. Cada plasmodesmo agora está envolvido por uma plaqueta de calose, em ambos os lados da parede. **C.** O núcleo está em degeneração, o tonoplasto está se desintegrando e os corpos de proteína P estão se dispersando pelo citoplasma, dispondo-se próximos à parede. Ao mesmo tempo, os plasmodesmos da placa crivada em desenvolvimento estão começando a aumentar em tamanho, formando os poros. **D.** Na maturidade, o elemento de tubo crivado não possui núcleo nem vacúolo. Todos os componentes protoplasmáticos restantes, incluindo a proteína P, estão alinhados próximo à parede celular, e os poros da placa crivada estão abertos. As plaquetas de calose foram removidas à medida que os poros aumentavam de tamanho. Embora não mostrados neste diagrama, também estão presentes o retículo endoplasmático liso, as mitocôndrias e os plastídios nos elementos de tubos crivados maduros.

Nas gimnospermas, as células crivadas estão caracteristicamente associadas a células parenquimáticas denominadas *células albuminosas* ou *células de Strasburger* (Figura 23.17B). Embora geralmente essas células não sejam derivadas da mesma célula-mãe da célula crivada, acredita-se que desempenham as mesmas funções que as células companheiras. A célula albuminosa, como a célula companheira, possui um núcleo além dos outros componentes citoplasmáticos, característicos das células vivas. Quando os elementos crivados morrem, as células albuminosas e as células companheiras associadas a eles também morrem, o que é uma indicação a mais da interdependência entre os elementos crivados e estas células.

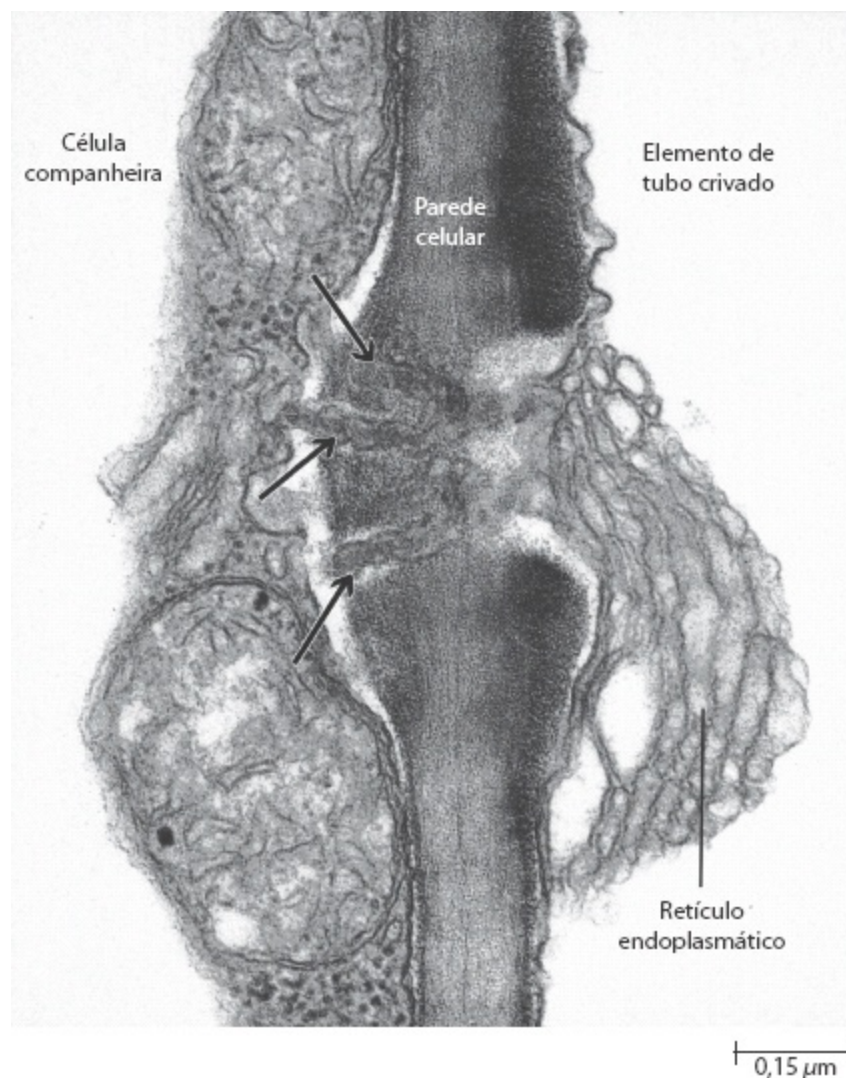
Outras células parenquimáticas ocorrem no floema primário e no floema secundário (Figuras

23.17 e 23.19). Estas células estão relacionadas com o armazenamento de várias substâncias. As fibras (Figuras 23.17 e 23.19) e as esclereídes também podem estar presentes. Os tipos celulares que compõem o floema e suas principais funções, juntamente com aquelas do xilema, estão listados na Tabela 23.1.

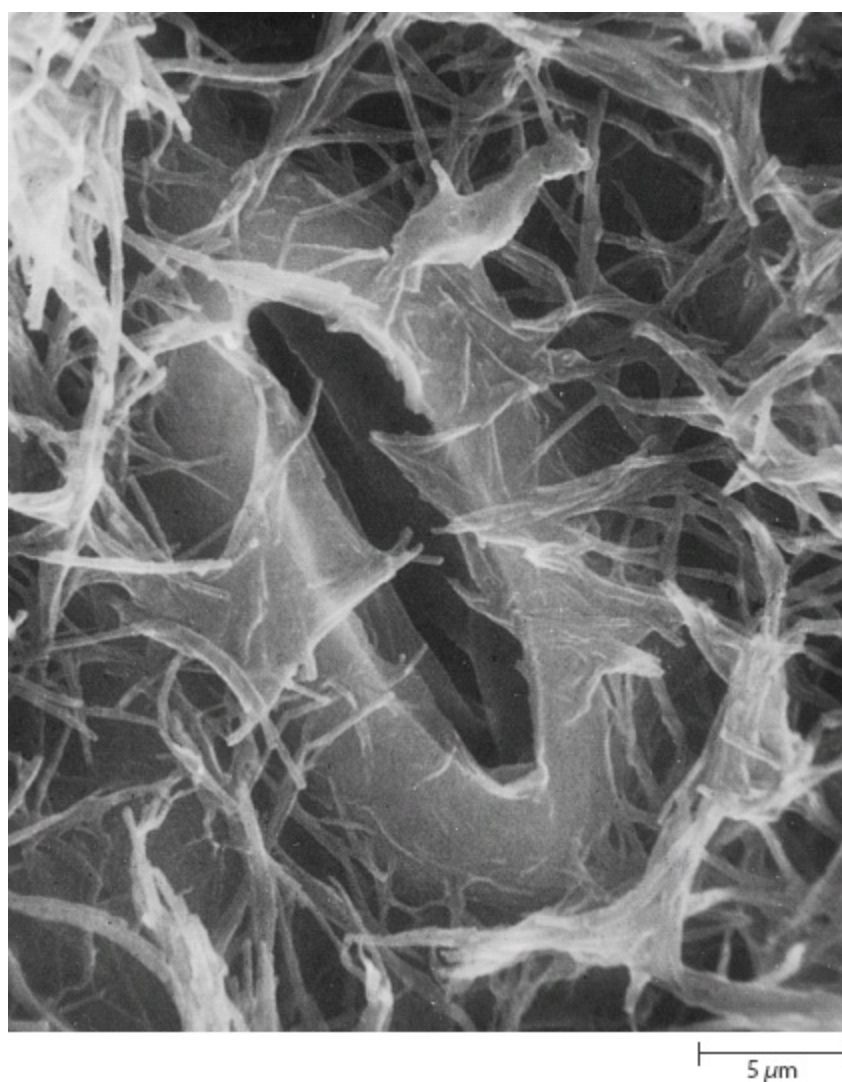
Tecidos dérmicos

A epiderme é a camada celular externa do corpo primário da planta

A *epiderme* constitui o sistema dérmico (de revestimento) de folhas, partes florais, frutos e sementes – e também de caules e raízes, até que estes apresentem um crescimento secundário considerável. As células epidérmicas são bastante diversas tanto em estrutura como em função. Além das células não especializadas (células comuns), que constituem a maior parte da epiderme, esta pode conter *células-guarda* (Figuras 23.25 e 23.26), muitos tipos de apêndices ou *tricomatos* (Figuras 23.27 e 23.28) e outros tipos de células especializadas.



23.24 Conexões entre o elemento de tubo crivado e a célula companheira. Micrografia eletrônica mostrando as conexões poro-plasmodesmos entre uma célula companheira e um elemento de tubo crivado em uma nervura da folha de cevada (*Hordeum vulgare*). Um agregado de retículo endoplasmático está associado ao poro no lado do elemento de tubo crivado. As setas estão apontadas para os plasmodesmos ramificados no lado da célula companheira.



23.25 Estômato, vista frontal. Micrografia eletrônica de varredura da epiderme da face inferior da folha de eucalipto (*Eucalyptus globulus*), mostrando um único estômato com suas duas células-guarda. Podem ser vistos numerosos filamentos de depósitos de cera epicuticular.

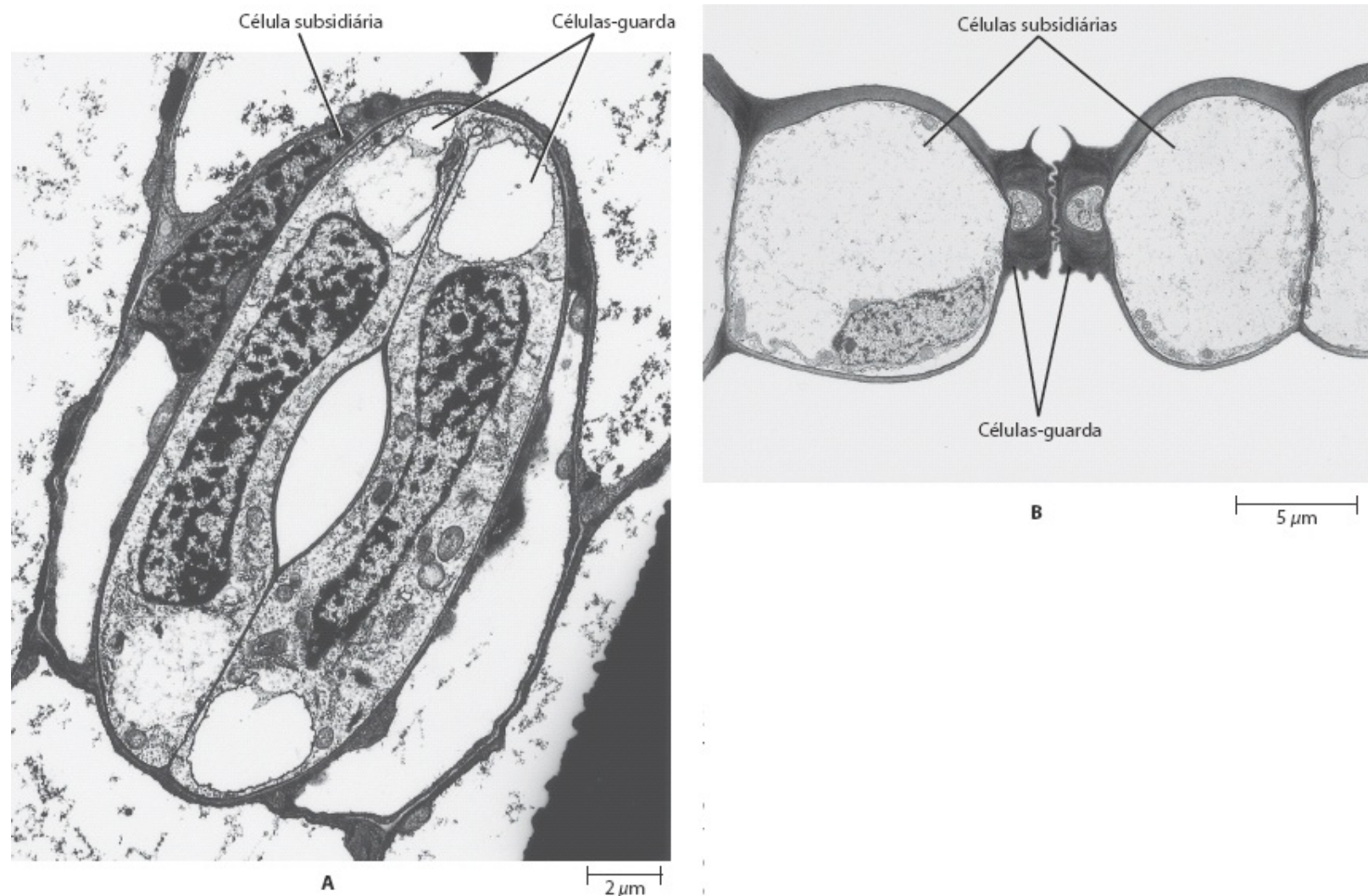
A maioria das células epidérmicas está compactamente disposta, fornecendo considerável proteção mecânica às partes da planta. As paredes das células epidérmicas das partes aéreas são recobertas por uma cutícula, que minimiza a perda de água. A cutícula consiste principalmente em cutina e cera (ver Capítulo 2). Em muitas plantas, a cera é exsudada sobre a superfície da cutícula na forma de lâminas lisas, bastonetes ou filamentos, sendo denominada cera epicuticular (Figura 23.25; ver também Figura 2.10). A cera é responsável pelo aspecto brilhante, esbranquiçado ou azulado na superfície de algumas folhas e frutos.

Nos caules e nos coleóptilos, a epiderme, que está sob tensão, tem sido considerada como o tecido que controla o alongamento de todo o órgão. A epiderme é o local de percepção da luz envolvida no movimento circadiano das folhas e indução fotoperiódica (ver Capítulo 28).

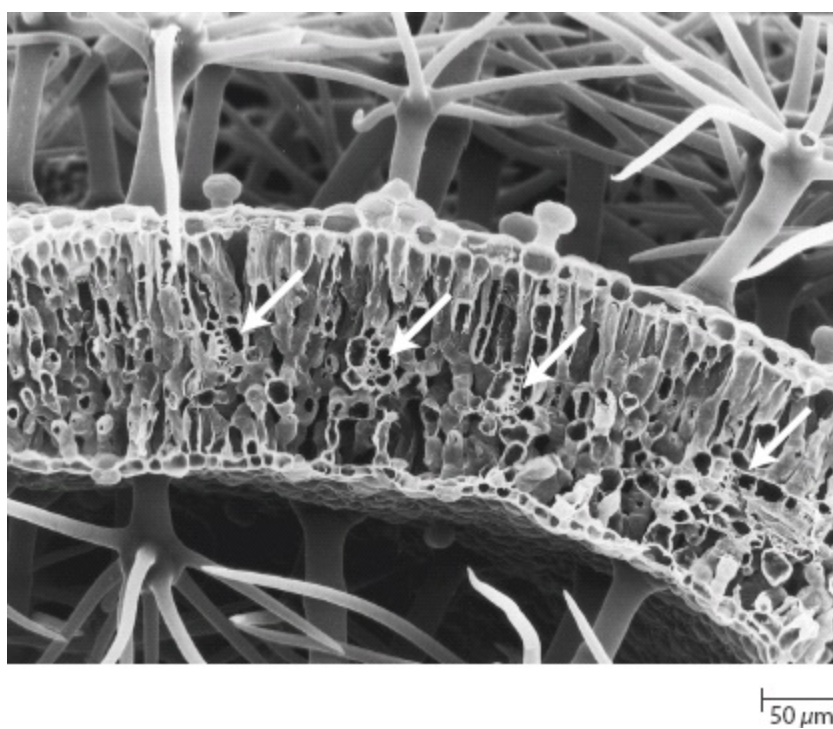
Entremeada entre as células epidérmicas, que são achatadas, justapostas e tipicamente não contêm cloroplastos, estão as células-guarda, que, ao contrário, apresentam cloroplastos (Figuras 23.25 e 23.26). As células-guarda regulam os pequenos poros ou *estômatos* nas partes aéreas da planta e, conseqüentemente, controlam o movimento dos gases, incluindo o vapor d'água, possibilitando a sua entrada ou saída da planta. (O termo estômato comumente é aplicado para o poro e as duas células-guarda. O mecanismo de abertura e fechamento do estômato será discutido nos Capítulos 27 e 30.) Embora os estômatos sejam encontrados em todas as partes aéreas da planta, eles são mais

abundantes nas folhas. As células-guarda frequentemente estão associadas a células epidérmicas, denominada *células subsidiárias*, que diferem, na sua forma, de outras células epidérmicas (Figura 23.26).

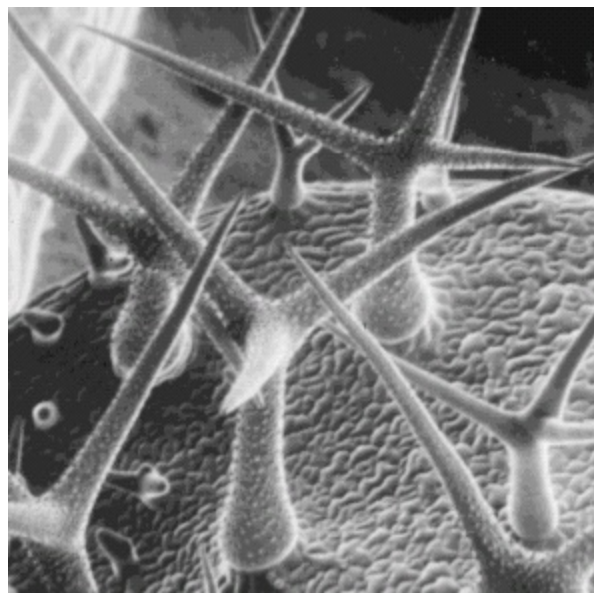
Os tricomas desempenham uma variedade de funções. Os pelos radiculares são tricomas que facilitam a absorção de água e sais minerais do solo. Estudos de plantas de regiões áridas indicam que um aumento na quantidade de pelos ou tricomas das folhas (pubescência), resulta em aumento da refletância da radiação solar, diminuição da temperatura da folha e menor taxa de perda de água. Muitas “plantas aéreas”, tais como as bromélias epífitas, utilizam os tricomas foliares para a absorção de água e nutrientes minerais. *Atriplex*, planta que cresce em solo contendo alto teor de sal, por outro lado, possui tricomas que secretam soluções salinas dos tecidos foliares, evitando um acúmulo dessas substâncias tóxicas em seu corpo. Os tricomas também podem atuar na defesa contra insetos. Em muitas espécies, existe uma correlação positiva entre a pilosidade e a resistência ao ataque de insetos. Os tricomas em forma de ganchos de algumas espécies de plantas empalam os insetos e suas larvas, e os tricomas das plantas carnívoras têm um papel importante na captura de suas presas, os insetos (ver Capítulo 29). Os tricomas secretores (glandulares) podem fornecer defesa química.



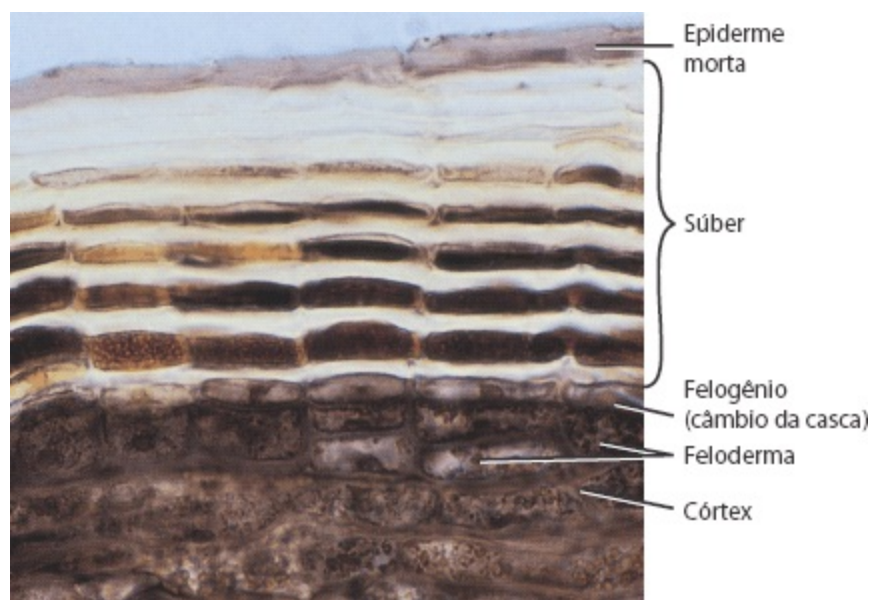
23.26 Estômatos da folha de milho. **A.** Seção paralela à superfície da folha de milho (*Zea mays*), mostrando o poro aberto de um estômato com suas duas células-guarda imaturas, cujas paredes ainda não se espessaram, e duas células subsidiárias. **B.** Seção transversal através de um estômato fechado. Cada célula-guarda de parede espessada está ligada a uma célula subsidiária. O interior da folha corresponde à parte inferior da figura.



23.27 Tricomas ramificados e não ramificados. Micrografia eletrônica de varredura da seção transversal da folha de verbasco (*Verbascum thapsus*). As folhas e os caules dessa espécie mostram-se densamente lanosos devido à presença de um grande número de tricomas muito ramificados, como os vistos na epiderme das faces superior e inferior da folha. Tricomas glandulares curtos, não ramificados, estão também presentes. O tecido fundamental da folha é representado pelo mesofilo, o qual é permeado por numerosos feixes vasculares ou nervuras (setas).



23.28 Tricomas ramificados de Arabidopsis. Micrografia eletrônica de varredura de tricomas ramificados da folha de *Arabidopsis thaliana*. Estudos genéticos identificaram genes que são essenciais para o início do desenvolvimento dos tricomas nessa espécie.



23.29 Periderme. Seção transversal da periderme, que é constituída por súber, felogênio e feloderme. A periderme do caule de macieira (*Malus domestica*) é constituída principalmente por células do súber, que são formadas para o lado de fora (para cima) em fileiras radiais a partir das células do felogênio (câmbio da casca). Uma ou duas camadas de feloderme ocorrem abaixo do felogênio.

Graças à sua simplicidade e visibilidade, os tricomas da folha de *Arabidopsis* têm fornecido um excelente sistema de modelo genético para o estudo do destino e da morfogênese celulares nas plantas (Figura 23.28). Vários genes envolvidos no desenvolvimento dos tricomas nas folhas de *Arabidopsis* foram identificados, incluindo *GL1* (*GLABROUS1*) e *TTG* (*TRANSPARENT TESTA GLABRA*). Um evento precoce no comprometimento da célula protodérmica para o desenvolvimento do tricoma envolve um aumento na expressão de *GL1*. Ao contrário, evidências indicam que o *TTG* pode ter um papel na inibição das células protodérmicas vizinhas, impedindo-as de se diferenciarem em tricomas. O gene *TTG* tem também sido relacionado com o destino da célula epidérmica de raiz (ver Capítulo 24); mutantes *ttg* não apresentam tricomas nas partes aéreas da planta, mas mostram pelos radiculares extras. (Por convenção, o gene mutante é indicado por letras minúsculas.)

A periderme é o tecido de proteção secundário

A *periderme* comumente substitui a epiderme nos caules e raízes com crescimento secundário. Embora as células da periderme geralmente apresentem um arranjo compacto, em algumas regiões – as lenticelas – as células estão frouxamente organizadas e, assim, promovem a aeração dos tecidos internos das raízes e dos caules. A periderme consiste, em grande parte, em *súber*, ou *felema*, um tecido morto, protetor, que apresenta paredes celulares intensamente suberizadas na maturidade. A periderme também inclui o *câmbio da casca*, ou *felogênio*, e a *feloderme*, como um tecido parenquimático vivo (Figura 23.29). O câmbio da casca forma o súber ou felema em direção à superfície do órgão (para fora) e a feloderme, em direção ao interior (para dentro). A origem do câmbio da casca é variável, dependendo da espécie e do órgão da planta. A periderme será considerada em detalhes no Capítulo 26.

RESUMO

O crescimento primário resulta da atividade dos meristemas apicais

Após a embriogênese, a maior parte do desenvolvimento da planta ocorre por meio da atividade dos meristemas, que são constituídos por iniciais e suas derivadas imediatas. Os meristemas apicais estão envolvidos principalmente com o crescimento em comprimento de raízes e caules. Também chamado de crescimento primário, este crescimento resulta na formação dos tecidos primários, que constituem o corpo primário da planta. Alguns tecidos – parênquima, colênquima e esclerênquima – são formados por apenas um tipo de célula e denominados tecidos simples. Outros tecidos – xilema, floema, epiderme e periderme – são formados por dois ou mais tipos de células e chamados tecidos complexos.

O desenvolvimento compreende três processos que se sobrepõem: crescimento, morfogênese e diferenciação

O crescimento, um aumento irreversível em tamanho, é efetivado principalmente pela expansão da célula. Morfogênese é a aquisição de uma forma em particular, e a diferenciação é o processo pelo qual as células geneticamente idênticas se tornam diferentes umas das outras por meio da expressão gênica diferencial. Embora a diferenciação celular dependa do controle da expressão gênica, o destino de uma célula vegetal é determinado pela sua posição final no órgão em desenvolvimento.

As plantas vasculares são formadas por três sistemas de tecidos

Os sistemas de tecidos – dérmico, vascular e fundamental – que estão presentes na raiz, no caule e na folha, revelam a semelhança básica entre os órgãos da planta e a continuidade do corpo vegetal. Originados durante o desenvolvimento do embrião, esses sistemas tissulares são derivados dos meristemas primários: protoderme, procâmbio e meristema fundamental, respectivamente. Uma síntese dos tecidos vegetais e seus tipos celulares pode ser vista na Tabela-resumo.

Tabela-resumo Tipos de tecidos e de células

Sistema de tecidos	Tecidos	Tipo de célula	Características	Localização	Função
Sistema dérmico (de revestimento)	Epiderme		Células epidérmicas comuns (não especializadas); células-guarda; tricomas; outras células especializadas	Camada de células externa do corpo primário da planta	Proteção mecânica; reduz a perda de água (cutícula); aeração dos tecidos internos por meio dos estômatos
	Periderme		Células suberizadas (súber); células do câmbio da casca (felogênio); células parenquimáticas da feloderme; esclereídes	A primeira periderme se forma sob a epiderme; as peridermes subsequentes formam-se cada vez mais profundamente na casca	Substitui a epiderme como tecido de proteção nas raízes e caules; aeração dos tecidos internos por meio das lenticelas
			Forma: comumente poliédrica (multifacetada); variável	Por toda a planta, como tecido	Processos metabólicos como a respiração,

Sistema fundamental	Parênquima	Célula parenquimática	Parede celular: primária ou primária e secundária; pode conter lignina, suberina ou cutina Viva na maturidade	parenquimático: no córtex; na medula e nos raios medulares; no xilema e no floema	secreção e fotossíntese; armazenamento e condução; cicatrização de ferimentos e regeneração	
	Colênquima	Célula colenquimática	Forma: alongada Parede celular: desigualmente espessada, apenas primária; ausência de lignina Viva na maturidade	Na periferia (sob a epiderme) nos caules jovens em crescimento; frequentemente como um cilindro de tecido ou somente em grupos; nas costelas ao longo das nervuras em algumas folhas	Sustentação no corpo primário da planta	
	Esclerênquima	Fibra	Forma: geralmente muito longa Parede celular: primária e secundária espessada; frequentemente lignificada Frequentemente (não sempre) estão mortas na maturidade	Algumas vezes no córtex dos caules, mais frequentemente associado ao xilema e floema; nas folhas das monocotiledôneas	Sustentação; armazenamento	
		Esclereídes	Forma: variável; geralmente mais curtas que as fibras Parede celular: primária e secundária espessada; caracteristicamente lignificada Pode ser viva ou morta na maturidade	Por toda a planta	Mecânica; proteção	
	Sistema vascular	Xilema	Traqueíde	Forma: alongada e afilada Parede celular: primária e secundária; lignificada; sem perfuração e com pontuações Morta na maturidade	Xilema	Principal elemento condutor de água das gimnospermas e das plantas vasculares sem sementes; encontrado também em algumas angiospermas
				Forma: alongada, mas geralmente não tão longo como as traqueídes; elementos de vaso		

			Elemento de vaso	<p>unidos pelas suas extremidades formam um vaso</p> <p>Parede celular: primária e secundária; lignificada; apresenta perfurações e pontoações</p> <p>Morto na maturidade</p>	Xilema	Principal elemento condutor de água das angiospermas
		Floema	Célula crivada	<p>Forma: alongada e afilada</p> <p>Parede celular: primária na maioria das espécies; com áreas crivadas; frequentemente apresenta calose associada à parede e aos poros</p> <p>Viva na maturidade; perde o núcleo ou apresenta apenas restos dele; não existe separação entre o conteúdo vacuolar e o citoplasma; contém grandes quantidades de retículo endoplasmático tubuloso; ausência de proteína P</p>	Floema	Transporte de substâncias orgânicas nas gimnospermas
			Célula albuminosa	<p>Forma: geralmente alongada</p> <p>Parede celular: primária</p> <p>Viva na maturidade; associada à célula crivada, mas geralmente não é derivada da mesma célula-mãe da célula crivada; apresenta numerosos plasmodesmos com a célula crivada</p>	Floema	Acredita-se que desempenha papel na liberação de substâncias na célula crivada, incluindo moléculas de informação e ATP
				Forma: alongada		

			<p>Parede celular: primária, com áreas crivadas; as áreas crivadas da parede terminal (placa crivada) apresentam poros maiores que aqueles das paredes laterais; calose frequentemente associada à parede e aos poros</p>		
		Elemento de tubo crivado	<p>Viva na maturidade; não apresenta núcleo ou apenas restos dele na maturidade; nas angiospermas, exceto para algumas monocotiledôneas, apresenta uma substância proteica conhecida como proteína P; vários elementos de tubo crivado dispostos em séries verticais constituem o tubo crivado</p>	Floema	Transporte de substâncias orgânicas nas angiospermas
		Célula companheira	<p>Forma: variável, geralmente alongada</p> <p>Parede celular: primária</p> <p>Viva na maturidade; intimamente associada aos elementos de tubo crivado; derivada da mesma célula-mãe do elemento de tubo crivado; possui numerosas conexões poro-plasmodesmos com o elemento de tubo crivado associado</p>	Floema	Acredita-se que desempenha papel na liberação de substâncias no elemento de tubo crivado, inclusive de moléculas de informação e ATP

Autoavaliação

1. Faça a distinção entre os seguintes termos: célula de colênquima e célula de esclerênquima; traqueíde e elemento de vaso; placa perfurada e pontoação; célula crivada e elemento de tubo

crivado; calose e proteína P.

2. Defina crescimento.
3. Onde podem ser encontradas células de transferência em uma planta? Qual o papel que elas desempenham?
4. Como um tecido simples difere de um tecido complexo? Cite exemplos de cada um deles.
5. Como as esclereídes diferem das fibras?
6. Qual é a relação de desenvolvimento e/ou função entre um elemento de tubo crivado e sua(s) célula(s) companheira(s)?
7. Explique o seguinte: os elementos traqueais sofrem morte celular programada, porém os elementos crivados sofrem degradação seletiva.
8. Qual é a provável função da proteína P nos elementos do tubo crivado maduros?