

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)



Raiz | Estrutura e Desenvolvimento



Figueira-estranguladora. Começando a sua vida como semente depositada na parte alta de uma árvore por um pássaro ou por um macaco, a figueira-estranguladora (*Ficus gibbosa*) cresce inicialmente como epífita e, em seguida, estende suas raízes em direção ao solo, à medida que circunda a sua hospedeira. Nesta fotografia, o hospedeiro é Ta Prohm, um templo em Angkor Wat no Camboja (Ásia). O hábito de crescimento da figueira-estranguladora é uma adaptação para o seu desenvolvimento em florestas densas, onde existe uma intensa competição pela luz solar e por nutrientes.

SUMÁRIO

Sistemas radiculares

Origem e crescimento dos tecidos primários

Estrutura primária

Efeito do crescimento secundário no corpo primário da raiz

Origem das raízes laterais

Raízes aéreas e raízes de aeração

Adaptações para o armazenamento de substâncias | Raízes tuberosas

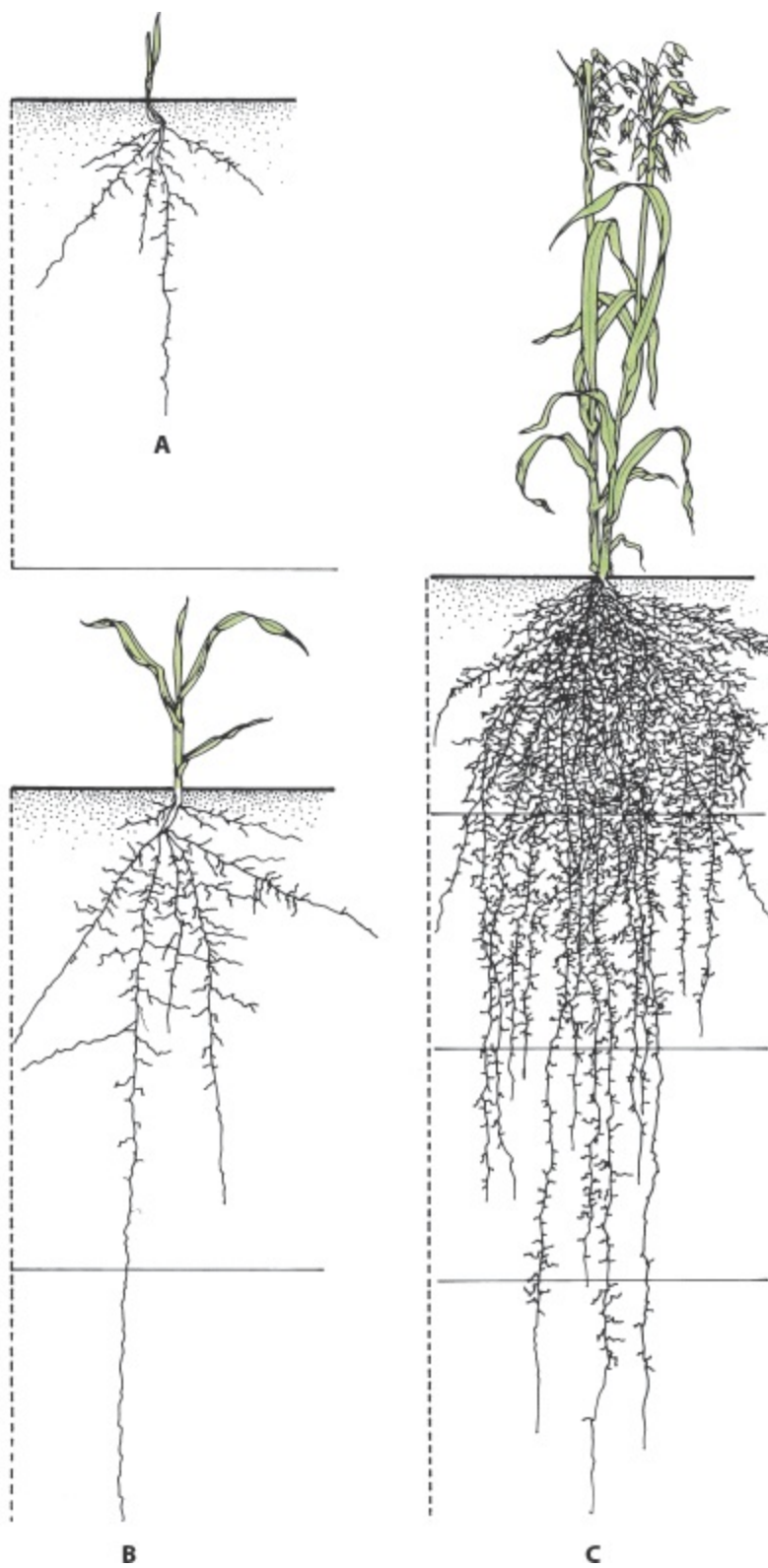
A primeira estrutura a emergir da semente em germinação é a raiz, possibilitando à plântula fixar-se no solo e absorver água. Isso reflete as duas principais funções da raiz: *fixação* e *absorção* (Figura 24.1). Duas outras funções associadas às raízes são *condução* e *armazenamento*. Muitas raízes são importantes órgãos de reserva e algumas delas, tais como as de cenoura, beterraba e batata-doce, estão especificamente adaptadas para o armazenamento de substâncias. As substâncias orgânicas produzidas pelas partes aéreas, nas regiões fotossintetizantes da planta, deslocam-se para baixo pelo floema para os tecidos de reserva da raiz. Essas substâncias podem ser usadas pela própria raiz, mas, muito frequentemente, as substâncias armazenadas são digeridas e os produtos são transportados pelo floema de volta às partes aéreas. Nas plantas bienais, que completam seu ciclo de vida em um período de dois anos, como, por exemplo, a beterraba ou a cenoura, uma grande quantidade de substâncias é acumulada nas regiões de reserva durante o primeiro ano. Essas reservas são então usadas no segundo ano para produzir flores, frutos e sementes. A água e os nutrientes minerais, ou íons inorgânicos, são absorvidos pelas raízes e deslocam-se pelo xilema para as partes aéreas da planta.

Os hormônios (principalmente citocininas e giberelinas) sintetizados nas regiões meristemáticas das raízes são transportados para as partes aéreas, onde estimulam o crescimento e o desenvolvimento (ver Capítulo 27). As raízes também sintetizam uma grande variedade de metabólitos secundários, como nicotina, que, no tabaco, é transportada até as folhas (ver Capítulo 2). Além disso, as raízes funcionam na *regeneração clonal* (as raízes de determinadas eudicotiledôneas produzem gemas que podem se desenvolver em novos brotos), na redistribuição da água no solo (ver Capítulo 30) e secreção de uma grande variedade de substâncias (exsudatos radiculares) na *rizosfera* – o volume de solo ao redor das raízes de plantas vivas que é influenciado pela atividade radicular.

PONTOS PARA REVISÃO

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

1.	Nomeie os dois tipos principais de sistemas radiculares e descreva como eles diferem um do outro quanto à origem e à estrutura.
2.	Que mudanças acontecem na coifa durante o crescimento da raiz? Cite algumas das funções desempenhadas pela coifa.
3.	Quais tecidos são encontrados na raiz ao final do crescimento primário e como eles estão organizados?
4.	Descreva o efeito do crescimento secundário sobre o corpo primário da raiz.
5.	Onde as raízes laterais se originam e por que são consideradas endógenas?



24.1 Desenvolvimento da raiz e do caule em uma monocotiledônea. Diagramas de plantas de aveia (*Avena sativa*), mostrando o tamanho relativo dos sistemas radicular e caulinar (**A**) 31 dias, (**B**) 45 dias e (**C**) 80 dias após o plantio. A planta de aveia, uma monocotiledônea, tem um sistema radicular do tipo fasciculado. As raízes estão envolvidas, principalmente, com a fixação e a absorção. Cada unidade vertical, tracejada, representa cerca de 30 cm (1 pé).

Sistemas radiculares

A primeira raiz da planta origina-se no embrião e é, em geral, chamada *raiz primária*. Em todas as plantas com sementes, à exceção das monocotiledôneas, a raiz primária é denominada *raiz pivotante*

e cresce diretamente para baixo, dando origem às ramificações ou *raízes laterais*. As raízes laterais mais velhas são encontradas mais próximas da base da raiz (onde a raiz e o caule se encontram), e as raízes mais novas, mais próximas do ápice radicular. Esse tipo de sistema radicular – isto é, aquele que apresenta uma raiz primária extremamente desenvolvida e suas ramificações – é chamado *sistema radicular pivotante* (Figura 24.2A).

Nas monocotiledôneas, a raiz primária geralmente tem vida curta, e, assim, o sistema radicular é formado por raízes adventícias, que se formam a partir do caule. Essas raízes de origem caulinar, comumente denominadas *raízes adventícias*, e suas raízes laterais dão origem ao chamado *sistema radicular fasciculado*, no qual nenhuma raiz é mais proeminente que as outras (Figuras 24.1 e 24.2B).

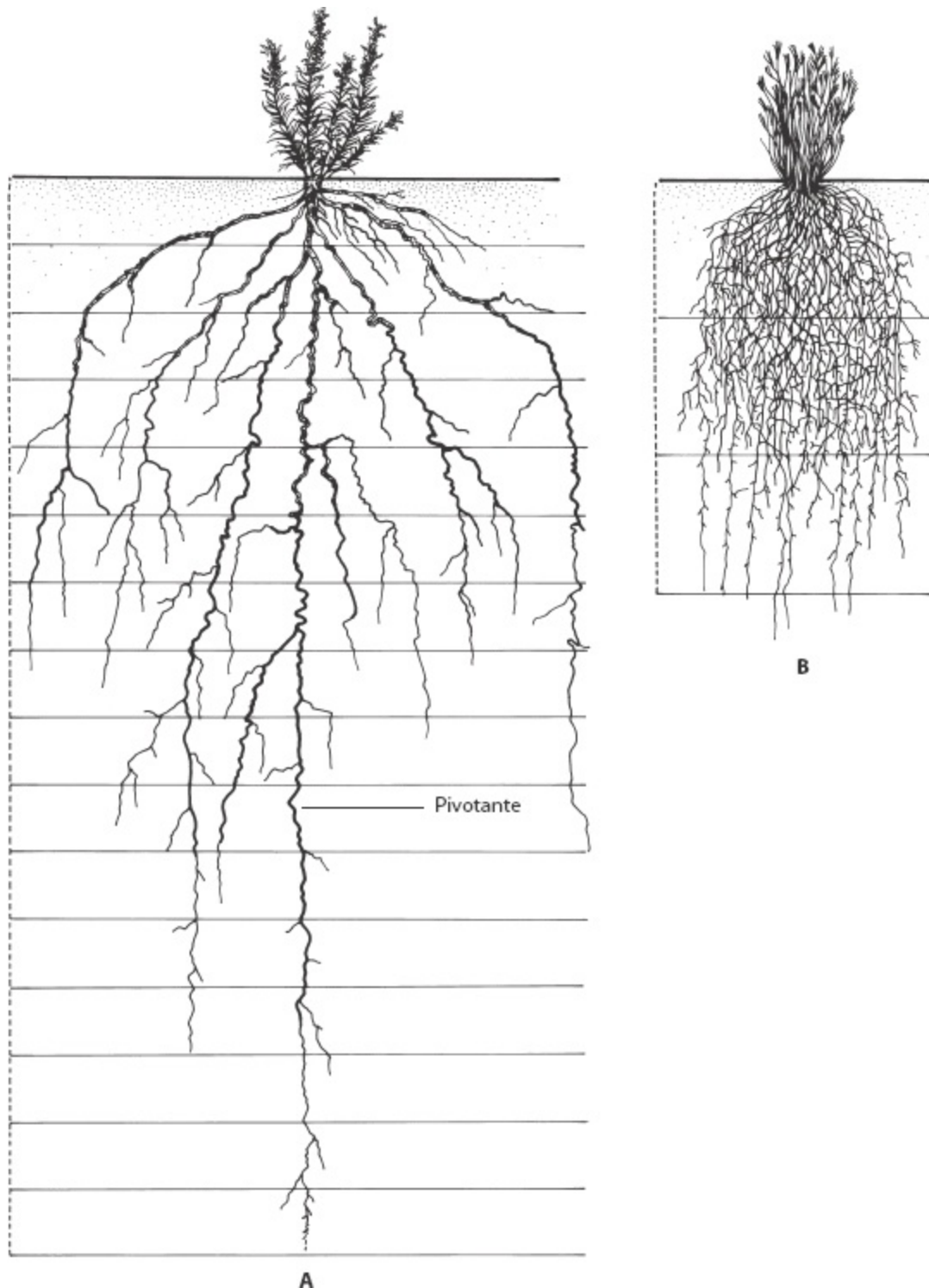
A configuração espacial ou arquitetura de um sistema radicular pode exibir uma considerável variação, mesmo em diferentes partes de um único sistema radicular. As raízes em crescimento são extremamente sensíveis a uma ampla gama de parâmetros ambientais, incluindo gravidade, luz, gradientes de umidade, temperatura e nutrientes presentes no solo. Um notável exemplo da plasticidade de desenvolvimento ou adaptabilidade do sistema radicular de muitas espécies é a sua resposta à distribuição desigual do nitrogênio e do fósforo inorgânico pelo desenvolvimento preferencial e rápido das raízes laterais em zonas ricas em nutrientes (ver Capítulo 29).

A extensão de um sistema radicular – isto é, a profundidade com que ele penetra no solo e a distância com que ele se alastra lateralmente – depende de diversos fatores, incluindo os parâmetros anteriormente mencionados. Os sistemas radiculares pivotantes em geral penetram mais profundamente no solo que os sistemas radiculares fasciculados. A superficialidade dos sistemas radiculares fasciculados e a tenacidade com que eles se agarram às partículas do solo fazem com que estas plantas sejam especialmente apropriadas para cobertura e prevenção da erosão do solo. Surpreendentemente, a maioria das árvores tem sistemas radiculares superficiais, e 90% ou mais de todas as raízes encontram-se localizados nos primeiros 60 cm de solo. A maior parte das raízes finas, ou as chamadas *raízes de nutrição*, as raízes ativamente envolvidas na absorção de água e íons minerais, está presente nos 15 cm superiores do solo, que geralmente é a camada mais rica em nutrientes. Muitas raízes finas são maciçamente infectadas por fungos conhecidos como micorrizas (ver Capítulo 14). Algumas árvores, tais como píceas, faias e álamos, raramente produzem raízes pivotantes profundas, enquanto outras, tais como os carvalhos e muitos pinheiros, comumente produzem raízes pivotantes relativamente profundas, fazendo com que essas árvores sejam difíceis de transplantar.

O recorde de profundidade de penetração pelas raízes provavelmente pertence a *Boscia albitrunca* (da família Cappariaceae), com 68 m, no Deserto de Kalahari central. Raízes dessa planta foram encontradas crescendo a uma profundidade de 53 m, em uma mina recém-aberta perto de Tucson, no Arizona (EUA). Durante as escavações para a construção do Canal de Suez, no Egito, raízes de árvores de *Tamarix* e *Acacia* foram encontradas a uma profundidade de 30 m. As raízes da alfafa (*Medicago sativa*) podem se estender até profundidades de 6 m ou mais. O raio da área ocupada pelas raízes de uma planta é em geral maior – frequentemente, de quatro a sete vezes maior – que o raio da copa da árvore. O sistema radicular das plantas de milho (*Zea mays*) frequentemente alcança a profundidade de 1,5 m e se espalha em um raio de cerca de 1,0 m.

Um dos estudos mais detalhados sobre o tamanho dos sistemas radicular e caulinar foi realizado em uma planta de centeio (*Secale cereale*) com 4 meses de idade. A área total da superfície do

sistema radicular, incluindo os pelos radiculares, foi de 639 m quadrados, ou seja, 130 vezes maior do que a área da superfície do sistema caulinar. Ainda mais surpreendente é que essas raízes ocupavam apenas cerca de 6 litros de solo.



24.2 Sistemas radiculares: pivotante e fasciculado. Dois tipos de sistemas radiculares são representados aqui por duas plantas do campo. **A.** Sistema pivotante de *Liatris punctata* (Asteraceae), uma eudicotiledônea. **B.** Sistema radicular fasciculado de *Aristida purpurea* (Poaceae), uma monocotiledônea. Cada uma das unidades verticais tracejadas representa cerca de 30 cm. O sistema pivotante geralmente penetra no solo mais profundamente que o sistema fasciculado.

A planta mantém um balanço entre os sistemas radicular e caulinar

Em uma planta em crescimento é mantido um balanço entre a área da superfície disponível para a produção de alimentos (a superfície fotossintetizante) e a área da superfície disponível para a

absorção de água e de íons minerais. Esse balanço funcional, que ocorre entre as raízes finas e a área das folhas, pode ser expresso em uma razão: razão raiz:sistema caulinar. Nas plântulas, a superfície total de absorção de água e de íons minerais é bem maior que a superfície fotossintetizante. Entretanto, à medida que a planta envelhece, esta relação decresce gradualmente.

Se houver um dano ao sistema radicular, que cause considerável redução na sua superfície de absorção, o crescimento do sistema caulinar é reduzido, pela falta de água, íons minerais e dos hormônios produzidos pela raiz. Por sua vez, a redução no tamanho do sistema caulinar também limita o crescimento do sistema radicular, devido à redução na disponibilidade para a raiz de carboidratos e hormônios produzidos pelo caule. As raízes finas geralmente são de vida curta e persistem, em média, apenas alguns meses, embora algumas possam viver muito mais tempo. As raízes finas de vida curta das árvores estão em um estado de constante fluxo, com ocorrência simultânea de sua morte e substituição. Por conseguinte, a flutuação na população e concentração de raízes no solo é tão dinâmica quanto a dos ramos e folhas nas partes aéreas. Foi estimado que até 33% da produtividade líquida anual global nos ecossistemas terrestres estão concentrados na produção de raízes finas. Mesmo quando as plantas são cuidadosamente transplantadas, o balanço entre os sistemas caulinar e radicular é invariavelmente perturbado. Quando uma planta é retirada do solo para ser transplantada, grande parte das finas raízes de nutrição são arrancadas. Assim, podar a parte aérea ajuda a restabelecer o balanço entre os sistemas radicular e caulinar, o que também pode ser conseguido plantando-a em um vaso maior.

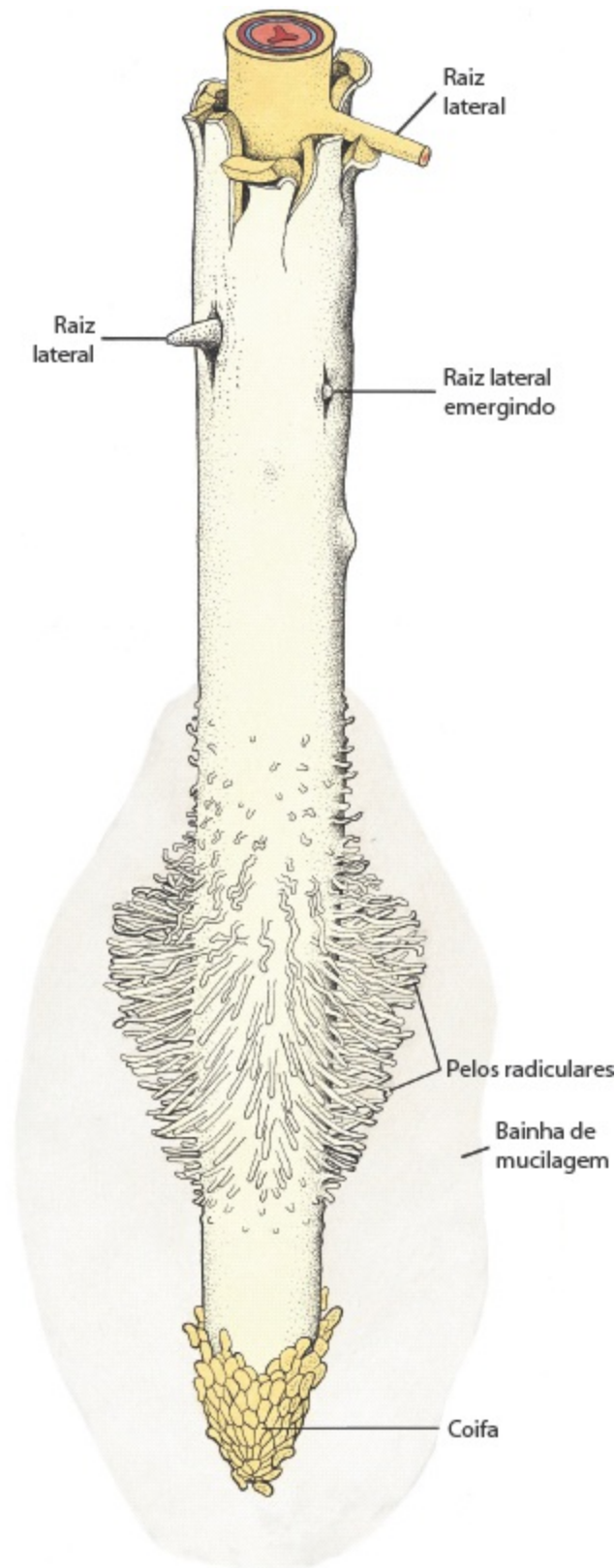
Origem e crescimento dos tecidos primários

O crescimento de muitas raízes é, obviamente, um processo contínuo que cessa apenas sob condições adversas, como a seca ou baixas temperaturas. Durante o seu crescimento no solo, as raízes seguem o caminho que oferece menor resistência e frequentemente ocupam espaços deixados pelas raízes que morreram e já se decompuseram.

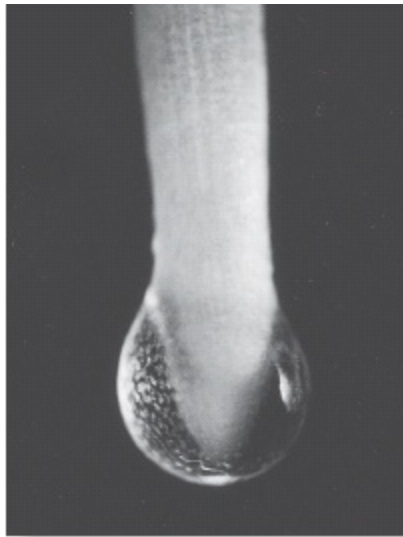
O ápice das raízes é envolvido pela coifa, que produz mucilagem

O ápice da raiz é recoberto pela *coifa*, um conjunto de células parenquimáticas vivas, semelhante a um dedal, que reveste e protege o meristema apical e ajuda a raiz a penetrar no solo (Figuras 24.3 a 24.6). À medida que a raiz cresce e a coifa é empurrada para a frente, as células na periferia da coifa secretam grandes quantidades de *mucilagem* (polissacarídeo altamente hidratado), que lubrifica a raiz durante a sua passagem através do solo (Figura 24.4). Por fim, essas células periféricas são liberadas da coifa. Essas células da coifa, denominadas *células da borda*, são programadas a se destacar da coifa e umas das outras quando alcançam a periferia da coifa. Com a sua liberação, as células da borda – que podem permanecer vivas por várias semanas na rizosfera – sofrem mudanças na expressão gênica, que possibilitam a produção e exsudação de proteínas específicas, totalmente diferentes daquelas encontradas na coifa. À medida que as células da borda são liberadas, novas células são acrescentadas à coifa. A quantidade de células da borda liberadas diariamente varia, em parte, de acordo com a família da planta. Por exemplo, apenas 10 células da borda são destacadas diariamente no fumo (família Solanaceae), em comparação com até 10.000 para o algodão (família Malvaceae). As células da borda e seus produtos podem contribuir com até 98% do peso de

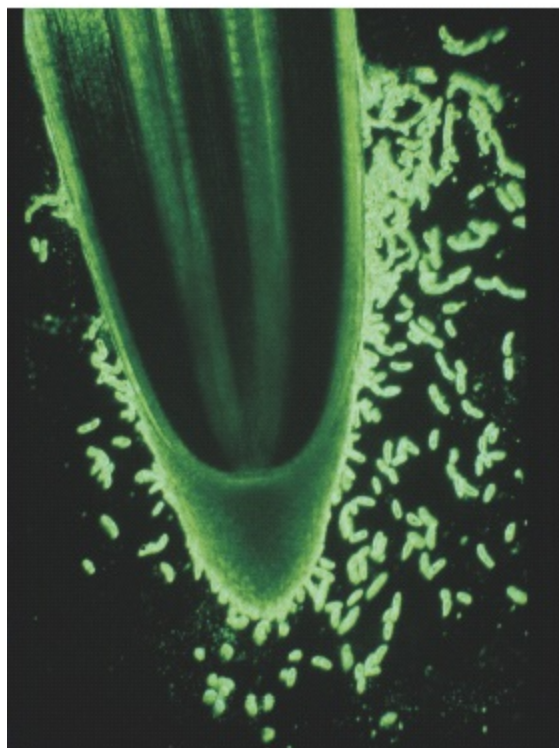
substâncias ricas em carbono liberadas no solo com a exsudação das raízes. Com os níveis crescentes de dióxido de carbono na atmosfera e as mudanças associadas de clima, o papel do solo no sequestro de carbono é de grande interesse.



24.3 Raiz de eudicotiledônea. Segmento de uma raiz de eudicotiledônea, mostrando a relação espacial entre a coifa e a zona pilífera e os sítios de emergência das raízes laterais (na parte superior), que se originam de partes profundas da raiz-mãe. Novos pelos radiculares originam-se logo após a região de alongamento, na mesma proporção em que os pelos mais velhos vão sendo eliminados. A região apical da raiz está revestida por uma bainha de mucilagem, que lubrifica a raiz durante o seu crescimento através do solo.



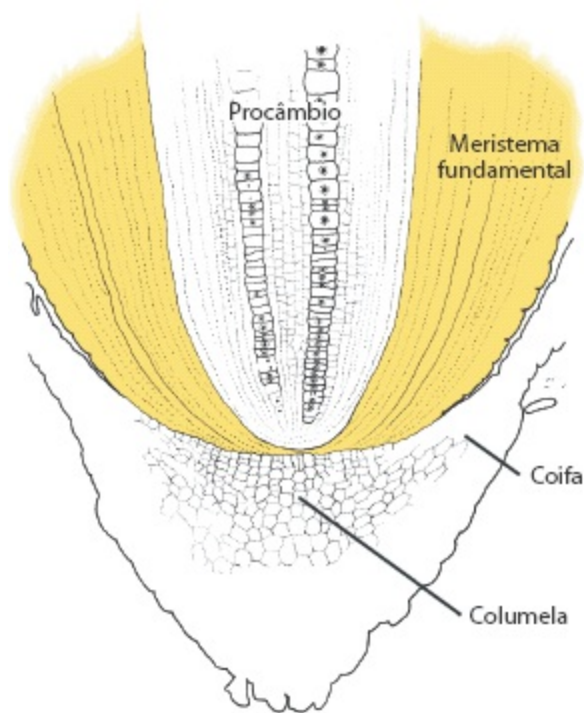
A



B

24.4 Bainha de mucilagem no ápice da raiz. **A.** Mucilagem que reveste a coifa da raiz de milho (*Zea mays*), contendo células da borda. **B.** Fotografia de campo escuro de uma raiz viva, mostrando a “nuvem” de células da borda, em suspensão na bainha de mucilagem (que não é visível nesta visão).

Várias funções foram atribuídas às células da borda e seus exsudatos. Entre essas funções, destacam-se a proteção do meristema apical de infecções, a manutenção de um contato íntimo entre as raízes e o solo, a mobilização de elementos essenciais para absorção pelas raízes, a proteção a curto prazo do ressecamento (dessecação) e atração ou repulsão de bactérias específicas. Foi também proposto que as células da borda, ao funcionarem como rolamentos de esferas, diminuem a resistência por fricção da raiz em crescimento.



24.5 Organização do ápice radicular do tipo fechado. Três camadas distintas de iniciais podem ser vistas nesta seção longitudinal do meristema apical da raiz de milho (*Zea mays*). A camada inferior dá origem à coifa, que é constituída pela columela e coifa lateral; a camada média, à protoderme e ao meristema fundamental, o qual se desenvolve em córtex; e a camada superior, ao procâmbio, que se desenvolve no cilindro vascular. A protoderme se diferencia a partir da camada externa do meristema fundamental, e ela origina a epiderme. Compare a organização deste meristema apical com a da raiz de cebola, mostrada na Figura 24.6B.

A coifa por si própria desempenha muito mais funções além de fornecer proteção ao meristema apical e ajudar a raiz em sua penetração pelo solo. Ela foi caracterizada como “estação de retransmissão molecular multifuncional”, visto que cabe à coifa perceber, processar e transmitir sinais ao meristema e à região de alongamento da raiz e, portanto, controlar a direção do movimento das raízes através do solo. Tipicamente, a coifa é constituída de uma coluna central de células, a *columela*, e de uma porção lateral, a *coifa lateral*, que circunda a columela (Figuras 24.5 e 24.6). A columela é o local que percebe a gravidade (gravitropismo) e os gradientes potenciais de água (hidrotropismo) (ver Capítulo 28).

A organização do ápice nas raízes pode ser do tipo aberto ou fechado

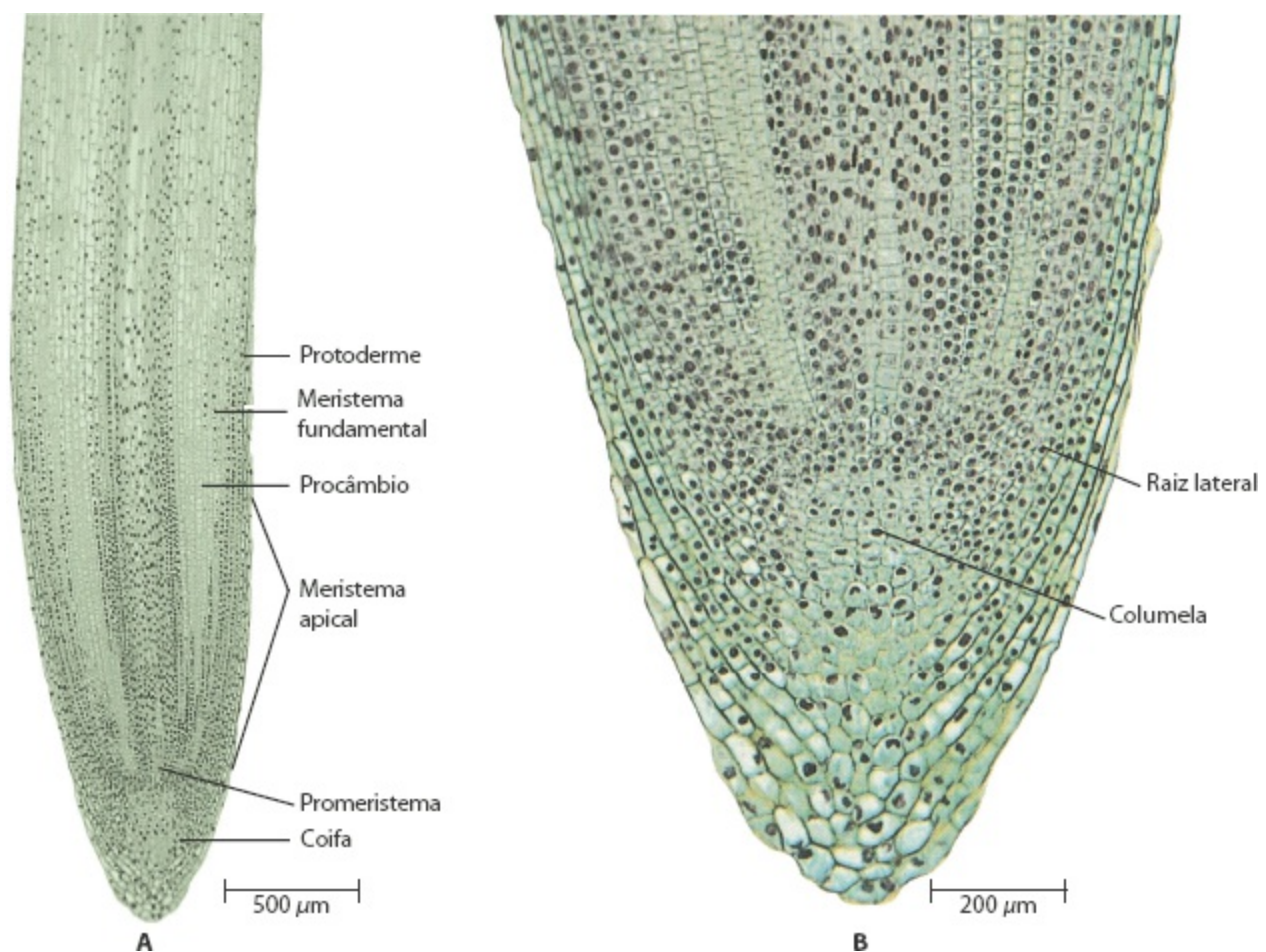
O meristema apical da raiz – a região de células em divisão ativa – estende-se por uma considerável distância do ápice até a parte mais velha da raiz. Além da coifa, a característica estrutural mais marcante do ápice da raiz é o arranjo em fileiras longitudinais ou linhagens das células, que se originam no meristema apical. A parte distal (próxima do ápice da raiz) do meristema apical, chamada *promeristema*, é menos diferenciada e constituída pelas iniciais e suas derivadas imediatas (ver Capítulo 23). Essas células, relativamente pequenas e multifacetadas, são caracterizadas pela presença de citoplasma denso e núcleo grande (Figuras 24.5 e 24.6).

Dois tipos principais de organização do ápice são encontrados nas raízes das plantas com

sementes. No primeiro tipo, a coifa, o cilindro vascular e o córtex originam-se a partir de camadas de células independentes no meristema apical, e a epiderme apresenta origem comum com a coifa ou com o córtex (Figura 24.5). Esse tipo de organização do ápice da raiz é referido como “fechado” e cada uma das três regiões – coifa, cilindro vascular e córtex – é interpretada como tendo as suas próprias iniciais. No segundo tipo de organização, todas as regiões da raiz ou pelo menos o córtex e a coifa formam-se a partir de um grupo comum de células (Figura 24.6). Esse é chamado “aberto”.

Embora a região das células iniciais do meristema apical da raiz se mostre mitoticamente ativa no início do desenvolvimento do órgão, mais tarde, durante o crescimento da raiz, as divisões tornam-se menos frequentes nesta região. A maioria das divisões celulares ocorre, então, a uma curta distância dessas iniciais quiescentes. Essa região do meristema apical que se tornou relativamente inativa, a qual corresponde ao promeristema, é conhecida como *centro quiescente* (Figura 24.7). O centro quiescente não inclui as células iniciais da coifa.

A palavra “relativamente” indica que o centro quiescente não é totalmente desprovido de divisões celulares em condições normais. Além disso, o centro quiescente é capaz de repovoar as regiões meristemáticas vizinhas, quando elas são danificadas. Por exemplo, em um estudo, foi constatado que os centros quiescentes isolados do milho (*Zea mays*) mantidos em meio de cultura estéril foram capazes de formar raízes inteiras, sem o desenvolvimento inicial de um calo ou tecido de cicatrização. Em outro estudo com raízes de milho encontrou-se uma estreita correlação entre o tamanho do centro quiescente e a complexidade do padrão do sistema vascular da raiz. Esses e outros estudos sugerem que o centro quiescente desempenha um papel essencial na organização e no desenvolvimento da raiz.



24.6 Organização do ápice radicular do tipo aberto. A. Nessa seção longitudinal do ápice da raiz de cebola (*Allium cepa*), os meristemas primários – protoderme, meristema fundamental e procâmbio – podem

ser visualizados nas proximidades do meristema apical. **B.** Detalhe do meristema apical. Compare a organização deste meristema apical com a da raiz de milho, mostrada na Figura 24.5. (N.R.T.: Nesta espécie, um grupo comum de iniciais dá origem a todos os sistemas de tecidos.)



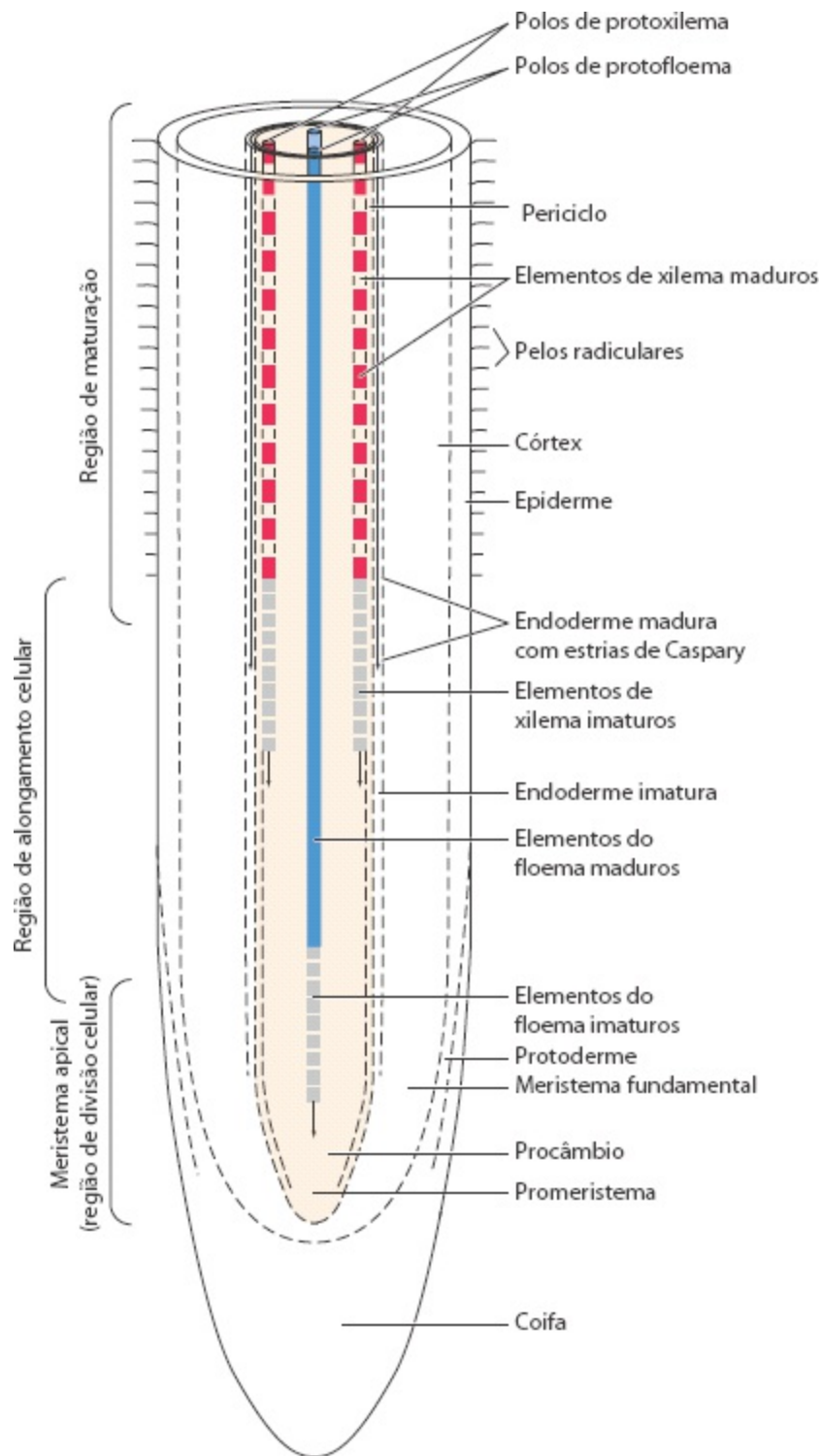
24.7 centro quiescente do meristema apical da raiz. Autorradiografia do centro quiescente (tracejado elíptico), mostrado na seção longitudinal do meristema apical da raiz de milho (*Zea mays*). Para preparar essa autorradiografia, a ponta da raiz foi embebida com timidina (precursor do DNA) marcada com trítio (^3H), isótopo de hidrogênio radioativo, por um dia. Como pode ser observado, o material radioativo foi rapidamente incorporado ao DNA nuclear das células que se dividem intensamente ao redor do centro quiescente; menor quantidade de material radioativo foi incorporada pelas células menos ativas do centro quiescente.

O crescimento no comprimento das raízes ocorre próximo do seu ápice

O local com maior número de divisões celulares situa-se atrás do promeristema, e sua distância em relação ao promeristema difere de espécie para espécie e também em uma mesma espécie, dependendo da idade da raiz. A região com células em intensa divisão – o meristema apical – é comumente denominada *região de divisão celular* (Figura 24.8).

Após a região de divisão celular, mas não muito bem delimitada por esta, está a *região de alongamento*, que tem, em geral, apenas poucos milímetros de comprimento (Figura 24.8). O alongamento das células nessa região é o maior responsável pelo crescimento em comprimento da raiz. Acima desta região, a raiz não cresce mais em comprimento. Assim, o crescimento longitudinal da raiz ocorre próximo ao ápice e resulta em uma porção muito limitada da raiz, que está sendo constantemente empurrada para dentro do solo.

A região de alongamento é seguida pela *região de maturação* ou de diferenciação, onde a maioria das células dos tecidos primários completa a sua maturação (Figura 24.8). Os pelos radiculares também são produzidos nesta região e, às vezes, esta parte da raiz é chamada zona pilífera (Figura 24.3). É claro que se os pelos radiculares fossem formados na região de alongamento, seriam logo eliminados por abrasão enquanto a raiz é empurrada dentro do solo.



24.8 Estágios iniciais do desenvolvimento primário do ápice da raiz. O meristema apical, a região de divisão celular, estende-se por uma distância considerável “atrás” do promeristema. Essas divisões celulares se sobrepõem com a região de alongamento e com a região de maturação. As células estão crescendo e se diferenciando em células específicas, de acordo com a sua posição na raiz, em distâncias variáveis a partir do meristema apical. Os três meristemas primários – protoderme, meristema fundamental e procâmbio – ficam próximo ao meristema apical. Os elementos de tubos crivados do floema amadurecem mais próximo do meristema apical que os elementos de xilema, indicando que o protofloema amadurece mais cedo. A endoderme (com estria de Caspary) também completa a sua maturação antes da maturação dos elementos de xilema e desenvolvimento dos pelos radiculares. As localizações dos primeiros elementos do xilema primário e dos elementos do floema primário são designados como polos do protoxilema e protofloema, respectivamente.

É importante observar a transição gradual entre uma região da raiz para a outra. As regiões não estão precisamente delimitadas. No mesmo nível da raiz, esses processos se sobrepõem não só nos

diferentes tecidos, mas também nas diferentes fileiras de células de uma mesma região. A divisão celular pode continuar naquela região em que o alongamento celular está ocorrendo de forma rápida. Algumas células começam a crescer e a diferenciar-se na região de divisão celular, enquanto outras completam a sua diferenciação na região de alongamento. Por exemplo, os primeiros elementos do floema e xilema formados amadurecem na região de alongamento e, frequentemente, são distendidos e destruídos durante o crescimento da raiz. Como pode ser visto na Figura 24.8, os primeiros elementos do floema formados (conhecidos como elementos crivados do protofloema) se diferenciam mais próximo do ápice da raiz do que os primeiros elementos traqueais (conhecidos como elementos do protoxilema), uma indicação da necessidade do transporte de substâncias orgânicas nos tubos crivados para o crescimento da raiz.

A protoderme, o meristema fundamental e o procâmbio podem ser distinguidos muito próximo do meristema apical (Figuras 24.6 e 24.8). Estes são os meristemas primários que se diferenciam em epiderme, tecidos do córtex e tecidos vasculares primários, respectivamente (ver Capítulo 23).

Estrutura primária

Em comparação com o caule, a estrutura interna da raiz é, em geral, relativamente mais simples. Isso ocorre, em grande parte, pela ausência de folhas e, conseqüentemente, de nós e entrenós (ver Figura 1.9). Desse modo, o arranjo dos tecidos primários da raiz mostra poucas diferenças entre um nível e outro.

Os três sistemas de tecidos da raiz no estágio primário de crescimento – a epiderme (sistema dérmico), o córtex (sistema fundamental) e os tecidos vasculares (sistema vascular) – podem ser facilmente distinguidos um do outro. Na maioria das raízes, os tecidos vasculares formam um cilindro sólido (ver Figura 24.10), mas muitos têm centralmente uma medula ou uma região semelhante a medula (ver Figura 24.11).

A epiderme das raízes jovens absorve água e nutrientes minerais

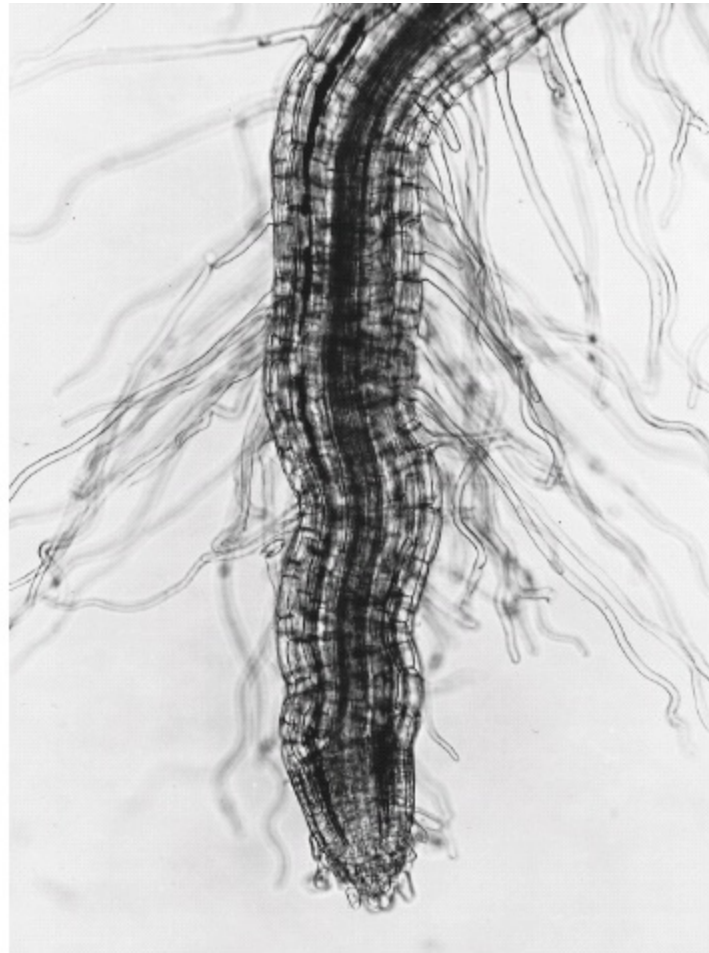
A epiderme da raiz consiste em células alongadas justapostas, com paredes finas, que carecem de cutícula e oferecem pouca resistência à passagem de água e minerais para dentro da raiz. Nas raízes jovens, a epiderme é especializada como tecido de absorção. A absorção de água e nutrientes minerais pela raiz é facilitada pela presença dos *pelos radiculares* – extensões tubulares das células epidérmicas – que aumentam muito a superfície de absorção da raiz (Figura 24.9). No estudo feito com uma planta de centeio de 4 meses de idade, já mencionado anteriormente, estimou-se que a planta apresentava, aproximadamente, 14 bilhões de pelos radiculares e uma área de absorção de cerca de 401 m². Colocados um atrás do outro, esses pelos poderiam estender-se por mais de 10.000 km.

Os pelos radiculares são, relativamente, efêmeros e localizam-se, principalmente, na região de maturação. Os novos pelos radiculares são produzidos após a região de alongamento (Figura 24.8), e quase na mesma proporção em que os mais velhos estão sendo eliminados na extremidade superior da zona pilífera. Enquanto o ápice da raiz penetra no solo, novos pelos radiculares se desenvolvem atrás dele, provendo a raiz com uma superfície capaz de absorver novos suprimentos de água e nutrientes minerais, ou íons inorgânicos (ver no Capítulo 30 a discussão da absorção de água e íons

inorgânicos pelas raízes). São as raízes jovens e em crescimento – raízes finas – que estão, sem dúvida, envolvidas na absorção de água e nutrientes minerais. Por esta razão, os jardineiros devem tomar bastante cuidado durante o transplante, devendo levar o máximo possível de solo em torno do sistema radicular. Se a planta for simplesmente “arrancada” do solo, a maior parte de suas raízes finas serão deixadas para trás, e a planta provavelmente não sobreviverá.



A



B

100 μm

24.9 Pelos radiculares. **A.** Plântula de rabanete (*Raphanus sativus*). Observe o envoltório da semente que foi descartado, os cotilédones, o hipocótilo curvado e a raiz primária com numerosos pelos radiculares. A maior parte da absorção de água e nutrientes minerais ocorre através dos pelos radiculares, que se desenvolvem logo após a região de crescimento do ápice da raiz. **B.** Raiz de plântula de capim-panasco (*Agrostis tenuis*). Os pelos radiculares medem cerca de 1,3 cm de comprimento e podem completar o seu crescimento em poucas horas. Cada pelo radicular tem uma vida relativamente curta, mas a formação de novos pelos e a morte dos pelos mais velhos continua enquanto a raiz está em crescimento.

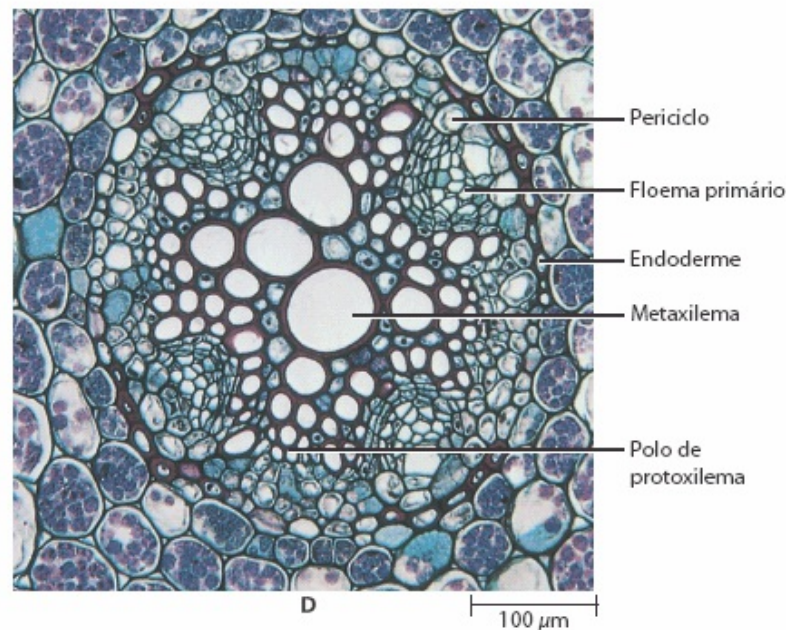
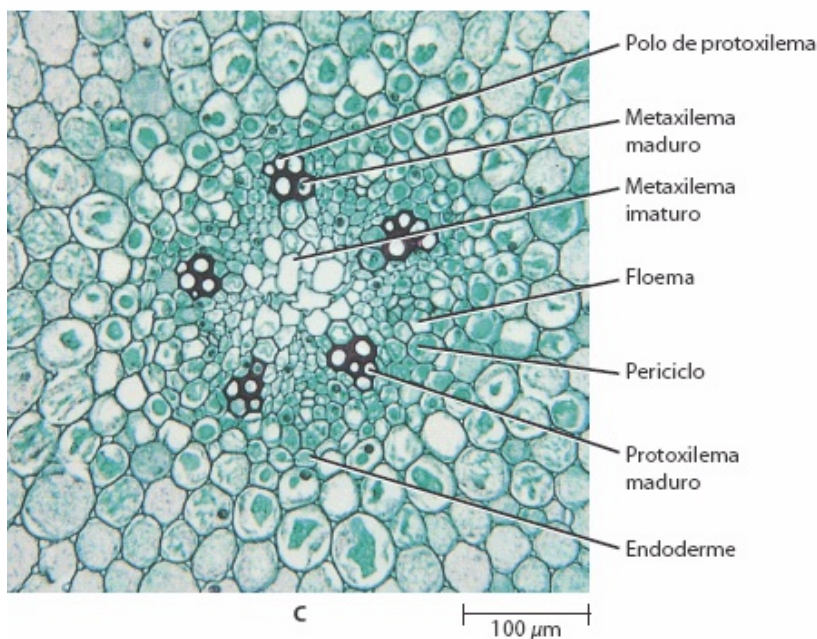
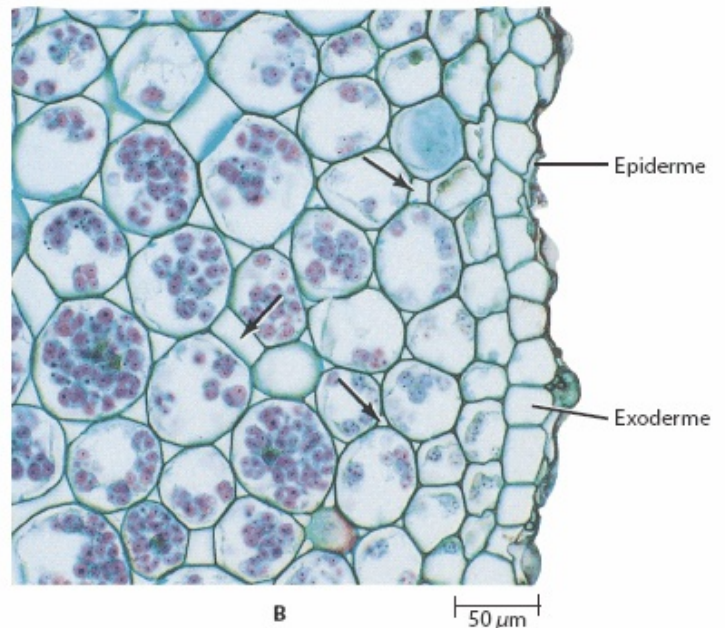
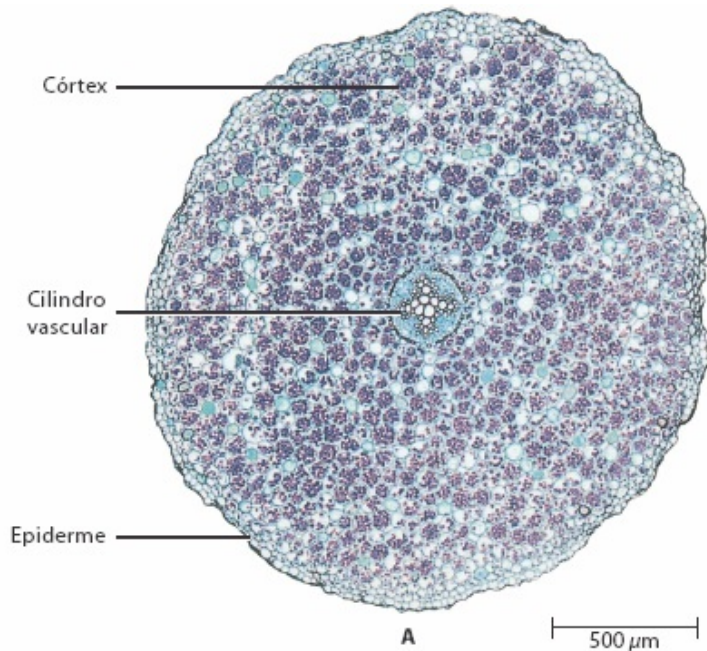
As micorrizas – associações simbióticas mutuamente benéficas entre fungos e raízes – estão presentes na maioria das plantas vasculares (ver Capítulo 14). A rede de hifas dos fungos pode estender-se muito além das raízes, tornando possível à planta obter água e nutrientes de um volume muito maior do solo do que o que poderia ser obtido apenas com os seus pelos radiculares. Geralmente, as raízes que apresentam ectomicorrizas não desenvolvem pelos radiculares (ver Capítulo 14).

O córtex representa o sistema fundamental em muitas raízes

Em uma seção transversal, o córtex ocupa, sem dúvida, a maior parte da área do corpo primário em muitas raízes (Figura 24.10A). Os plastídios das células corticais geralmente armazenam amido, mas

habitualmente são desprovidos de clorofila. As raízes de gimnospermas e da maioria de eudicotiledôneas, que apresentam grande crescimento secundário, perdem sua região cortical cedo. Nessas raízes, as células corticais permanecem parenquimáticas. Em contrapartida, em muitas monocotiledôneas e nas eudicotiledôneas caracteristicamente herbáceas, que são totalmente constituídas de tecido primário, o córtex se mantém durante toda a vida da raiz, e muitas das células corticais desenvolvem paredes secundárias que se tornam lignificadas (ver Capítulo 2).

Independentemente do grau de diferenciação, os tecidos corticais apresentam numerosos espaços intercelulares – espaços de ar que são essenciais para a aeração das células da raiz (Figuras 24.10B e 24.11B). Em muitas plantas aquáticas e de solos úmidos, os espaços intercelulares tornam-se grandes, resultando na formação do *aerênquima*, o termo aplicado ao tecido parenquimático com grandes e numerosos espaços intercelulares. As células corticais apresentam numerosos contatos umas com as outras, e seus protoplastos são conectados por plasmodesmos. As substâncias que percorrem o córtex podem assim seguir a *via simplasto*, movendo-se de um protoplasto ao outro por meio dos plasmodesmos, ou a *via apoplasto*, pelas paredes celulares, ou por ambos. (Os conceitos de simplasto e apoplasto são discutidos no Capítulo 4 e a absorção de água e íons minerais pelas raízes, no Capítulo 30.)



24.10 Estrutura da raiz de uma eudicotiledônea. Seções transversais da raiz de ranúnculo (*Ranunculus*). **A.** Aspecto geral de uma raiz madura. **B.** Detalhe da porção periférica de uma raiz madura. Nesta raiz, a epiderme morreu e foi substituída pela exoderme, camada cortical externa, a qual passa a funcionar como camada de revestimento. Observe os espaços intercelulares (setas) entre as células do parênquima cortical que estão dispostas internamente à exoderme, a qual apresenta um arranjo celular compacto. Os espaços intercelulares são essenciais para a aeração das células da raiz. **C.** Detalhe do cilindro vascular imaturo. Observe os espaços intercelulares entre as células do parênquima cortical. **D.** Detalhe do cilindro vascular maduro. Numerosos amiloplastos são evidentes nas células do parênquima cortical.

Ao contrário do restante da região cortical, a camada mais interna do córtex é formada por células compactamente arranjadas e carece de espaços aeríferos. Essa camada, denominada *endoderme* (Figuras 24.10 e 24.11), é caracterizada pela presença das *estrias de Caspary* em suas paredes anticlinais (as paredes radiais e transversais da célula, que são perpendiculares à superfície da raiz). A estria de Caspary não é meramente um espessamento de parede, mas uma faixa integral da parede primária e da lamela mediana (ver Capítulo 3), impregnada com suberina e, algumas vezes, lignina. A suberina e a lignina infiltram os espaços na parede geralmente ocupados pela água, conferindo, portanto, propriedades hidrofóbicas a esta região específica da parede celular. A membrana

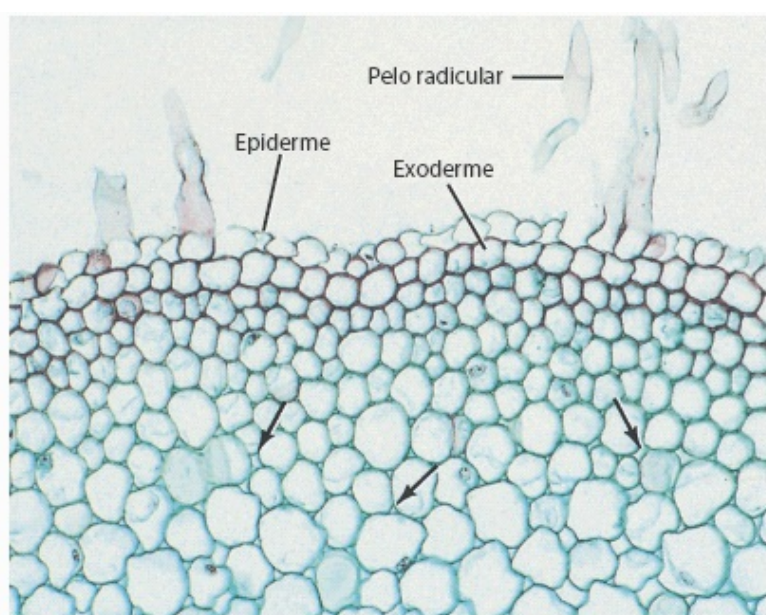
plasmática das células endodérmicas está firmemente presa às estrias de Caspary (Figura 24.12). Como as células da endoderme estão compactamente arranjadas e as estrias de Caspary são impermeáveis à passagem de água e íons, o movimento apoplástico da água e dos solutos através dela é bloqueado pelas estrias. Assim, todas as substâncias que entram e saem do cilindro vascular devem passar pelo protoplasto das células endodérmicas. Esta passagem ocorre tanto através da membrana plasmática dessas células como pela via simplástica através dos numerosos plasmodesmos, que fazem a conexão das células endodérmicas com o protoplasto das células vizinhas do córtex e do cilindro vascular.

Nas raízes que apresentam crescimento secundário, conforme mencionado anteriormente, o córtex e a sua camada interna (endoderme) são eliminados precocemente. Embora essas raízes mais velhas ainda possam absorver a água e os nutrientes minerais do solo, elas transportam, principalmente, água e nutrientes minerais absorvidos pelas raízes mais jovens, com as quais estão unidas. As raízes cujo crescimento já cessou entram em senescência, morrem e se decompõem. Durante o crescimento vigoroso, as raízes vão sendo substituídas, pelo menos, tão rapidamente quanto vão morrendo. Nas raízes mais velhas, nas quais o córtex é mantido, uma lamela suberizada consistindo em camadas alternadas de suberina e cera é, ao final, depositada internamente sobre todas as paredes das células endodérmicas. Em seguida ocorre a deposição de celulose, que pode tornar-se lignificada (Figuras 24.13 e 24.14). Essas mudanças na endoderme iniciam-se nas células opostas aos cordões de floema e se expandem em direção ao protoxilema (Figura 24.10D).



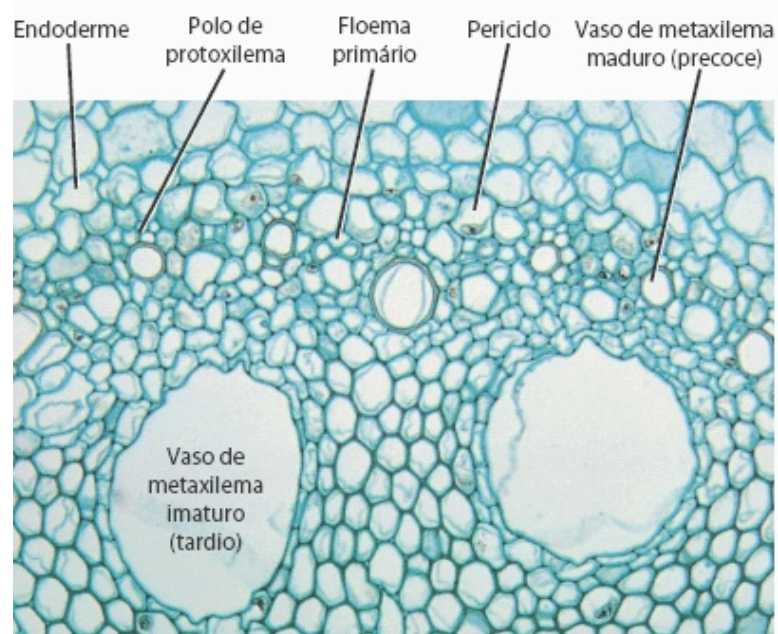
A

500 μm



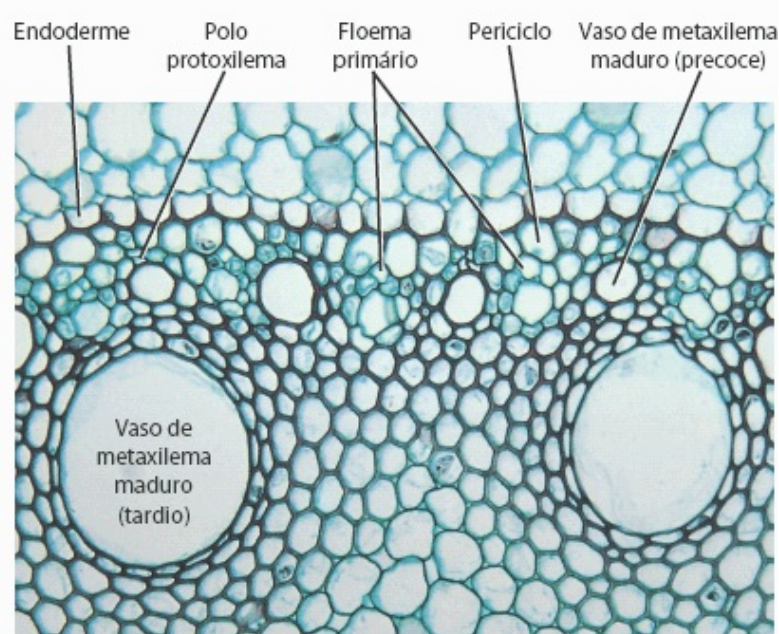
B

100 μm



C

50 μm



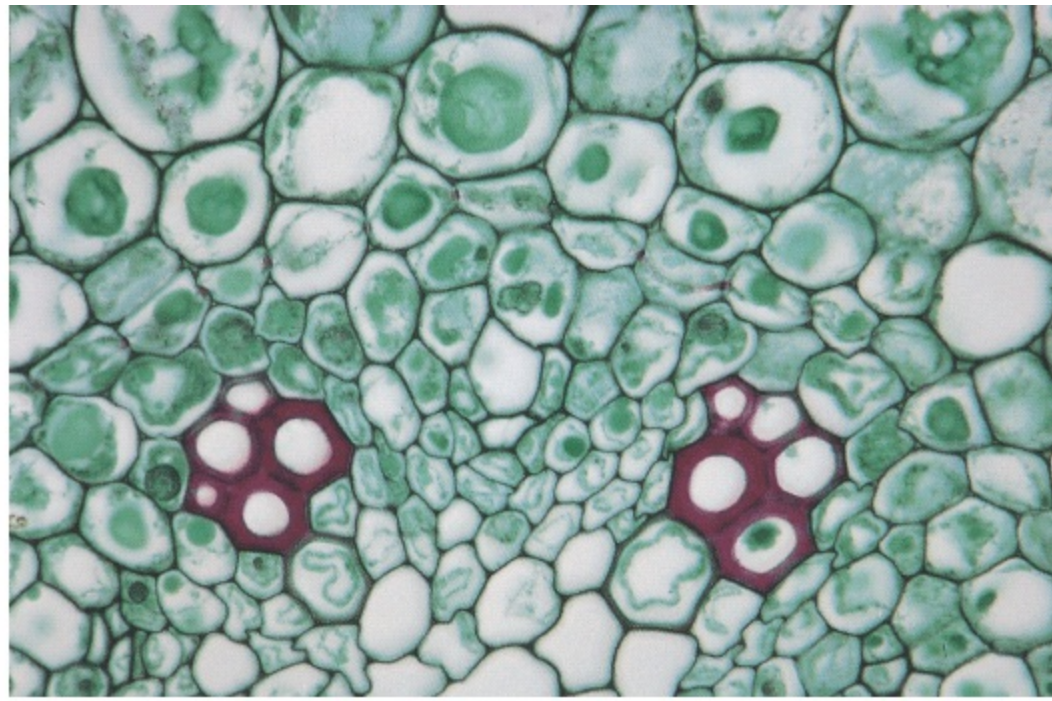
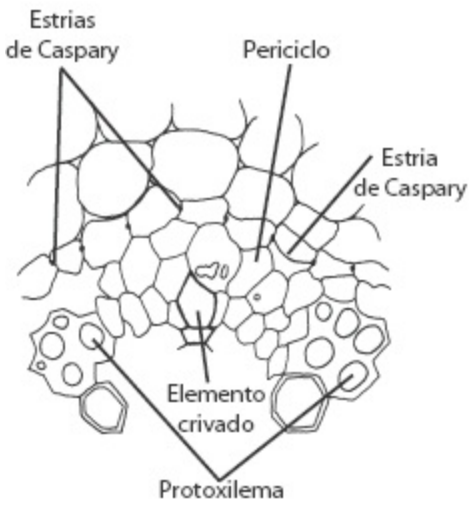
D

50 μm

24.11 Estrutura da raiz de uma monocotiledônea. Seções transversais da raiz de milho (*Zea mays*). **A.** Aspecto geral da raiz madura. Parte de uma raiz lateral é indicada pela seta. O cilindro vascular e a sua medula são bem visíveis. **B.** Detalhe da região externa de uma raiz madura, mostrando a epiderme com pelos radiculares e parte do córtex. A camada externa das células corticais está diferenciada em uma exoderme, com as células compactamente arranjadas. Observe os espaços intercelulares (setas) entre as células do parênquima cortical. **C.** Detalhe de um cilindro vascular imaturo. **D.** Detalhe de um cilindro vascular maduro.

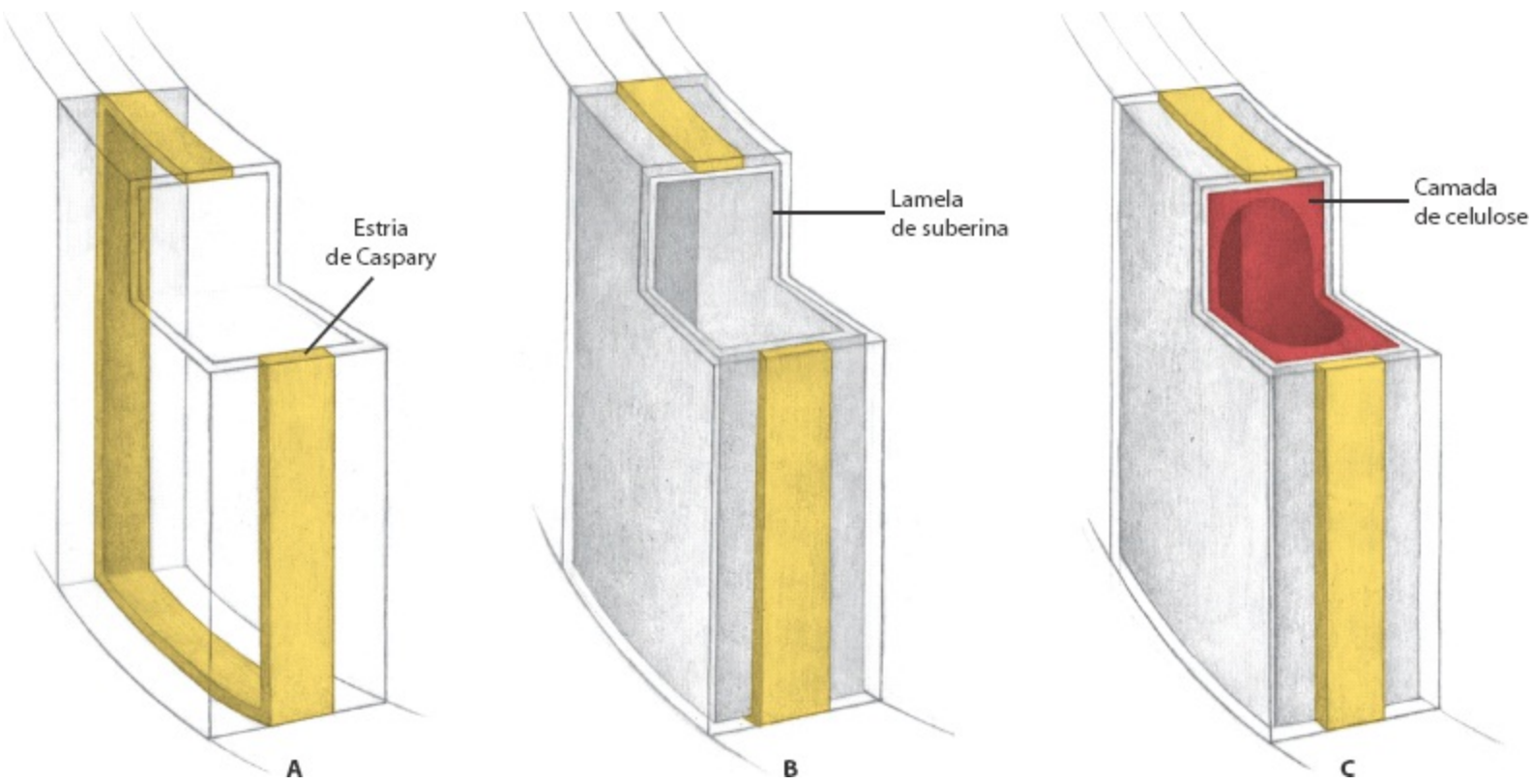
No lado oposto ao protoxilema, algumas células da endoderme permanecem com a parede delgada e retêm suas estrias de Caspary por um período prolongado. Essas células são denominadas *células de passagem*. Em algumas espécies elas permanecem como células de passagem, enquanto em outras elas finalmente se tornam suberizadas e apresentam deposição adicional de celulose. Um equívoco relativo à endoderme é de que o desenvolvimento da lamela de suberina impede o movimento de substâncias através dessa camada interna do córtex. Isso de fato não ocorre, pois enquanto as células endodérmicas permanecem vivas, seus plasmodesmos permanecem intactos, propiciando uma via

simplástica para o movimento de água e nutrientes minerais. A absorção desses nutrientes pelas raízes pode ainda ocorrer após a região pilífera.

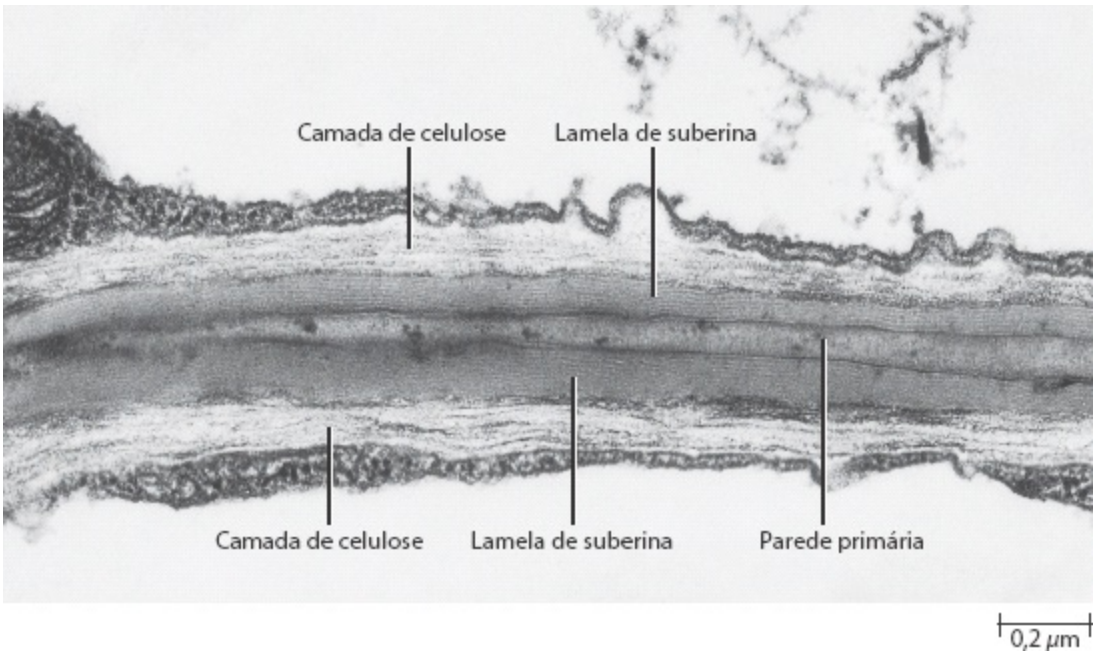


24.12 Estrias de Caspary. Detalhe ampliado de parte de uma raiz imatura de ranúnculo (*Ranunculus*), mostrando as estrias de Caspary das células da endoderme. Observe que os protoplastos plasmolisados das células endodérmicas aderem às estrias, um fenômeno denominado plasmólise em faixa.

As raízes da maioria das angiospermas têm uma segunda camada de células justapostas com estrias de Caspary. Esta camada, denominada *exoderme*, desenvolve-se a partir da(s) camada(s) mais externas do córtex. O desenvolvimento das estrias de Caspary é rapidamente seguido pela deposição de uma lamela de suberina, e, pelo menos em algumas espécies, forma-se ainda uma camada de celulose. As paredes celulares suberizadas da exoderme, aparentemente, reduzem a perda de água da raiz para o solo e constituem uma defesa contra o ataque de microrganismos. (Ver no Capítulo 30 a discussão sobre o papel da exoderme no movimento de água e de solutos pela raiz.)



24.13 Célula da endoderme de raiz. Diagramas tridimensionais mostrando três estágios de desenvolvimento de uma célula da endoderme de uma raiz que permanece em estrutura primária. **A.** Inicialmente, a célula endodérmica é caracterizada pela presença da estria de Caspary em suas paredes anticlinais. **B.** Uma lamela de suberina é, a seguir, depositada internamente sobre todas as superfícies das paredes. **C.** Finalmente, a lamela de suberina é recoberta, internamente, por uma camada espessa de celulose, geralmente lignificada. O lado de fora da raiz está ao lado esquerdo em todos os três diagramas.



24.14 Estrutura da parede da célula da endoderme em uma raiz mais velha. micrografia eletrônica mostrando uma seção da parede celular entre duas células endodérmicas da raiz de abóboreira (*Cucurbita pepo*). Nesse estágio final da diferenciação da endoderme, a lamela de suberina está coberta por camadas celulósicas em ambos os lados da parede primária. Observe a alternância de bandas claras e escuras na lamela de suberina, que são interpretadas como compostas, respectivamente, de cera e suberina.

O cilindro vascular inclui os tecidos vasculares primários e o periciclo

O *cilindro vascular* da raiz é constituído pelos tecidos vasculares primários e por uma ou mais camadas de células de tecidos não vasculares que constituem o *periciclo*, que envolve completamente os tecidos vasculares (Figuras 24.10 e 24.11). O periciclo é considerado parte do cilindro vascular porque, como os tecidos vasculares, têm origem a partir do procâmbio. Nas raízes jovens, o periciclo é composto de células parenquimáticas com paredes primárias, mas com o passar do tempo as células do periciclo podem desenvolver paredes secundárias (Figura 24.11D).

O periciclo desempenha vários papéis importantes. Na maioria das plantas com sementes, as raízes laterais têm origem no periciclo. Nas plantas que apresentam crescimento secundário, o periciclo contribui para a formação do câmbio vascular oposto ao protoxilema e geralmente dá origem ao primeiro câmbio da casca ou felogênio. O periciclo frequentemente prolifera – isto é, forma mais células do periciclo.

O centro do cilindro vascular da maioria das raízes é ocupado por um maciço de xilema primário, do qual partem projeções pontiagudas em direção ao periciclo (Figura 24.10). Localizados entre essas projeções do xilema estão os cordões de floema primário. (Pela ausência de medula, o cilindro vascular nessas raízes é um protostelo, ou seja, um cilindro sólido de tecido vascular; ver Capítulo 17.)

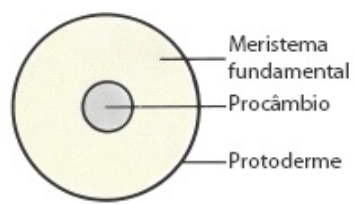
O número de projeções do xilema primário difere de espécie para espécie e algumas vezes varia até mesmo ao longo do eixo de uma mesma raiz. Se a raiz apresenta duas projeções de xilema, é denominada *diarca**; se três projeções estão presentes, *triarca*; se quatro, *tetrarca* (Figura 24.10D); se cinco, *pentarca* (Figura 24.10C); e se muitas, *poliarca* (Figura 24.11). Os primeiros elementos do xilema primário a se diferenciarem na raiz – protoxilema (*proto-*, “primeiro”) – localizam-se próximo ao periciclo, e a extremidade de cada projeção desse xilema é denominada *polo de protoxilema* (Figuras 24.10 e 24.11). O *metaxilema* (*meta-*, “tardio ou posterior”) – a parte do xilema primário que se diferencia depois do protoxilema – ocupa a porção interna das projeções e o centro do cilindro vascular. As raízes de algumas angiospermas, tanto eudicotiledôneas quanto monocotiledôneas (como o milho), possuem medula ou uma região semelhante à medula (Figura 24.11), que alguns botânicos interpretam como parte do cilindro vascular, por considerarem a sua origem a partir do procâmbio.

Efeito do crescimento secundário no corpo primário da raiz

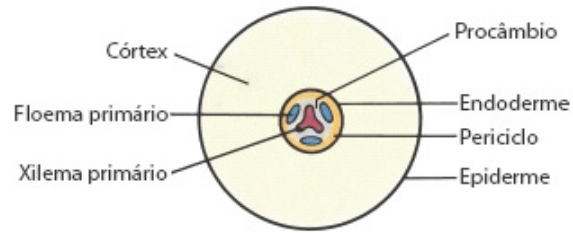
Conforme mencionado anteriormente, o crescimento secundário em raízes e caules consiste na formação de (1) tecidos vasculares secundários – xilema secundário e floema secundário –, a partir do câmbio vascular e (2) periderme, composta, principalmente, de tecido suberizado ou súber (felema), a partir do câmbio da casca (felogênio). Em geral, as raízes das monocotiledôneas não apresentam crescimento secundário e, portanto, são formadas inteiramente de tecidos primários. Além dessas, as raízes de muitas eudicotiledôneas herbáceas apresentam pouco ou nenhum crescimento secundário e permanecem com uma composição predominantemente primária (ver no Capítulo 26 a discussão sobre o câmbio vascular).

Nas raízes que exibem crescimento secundário, a formação do câmbio vascular se inicia por divisões das células do procâmbio que permanecem meristemáticas e que estão localizadas entre o xilema e o floema primários, nas regiões da raiz que já pararam de se alongar. Desse modo, dependendo do número de cordões de floema presentes na raiz, duas ou mais regiões independentes

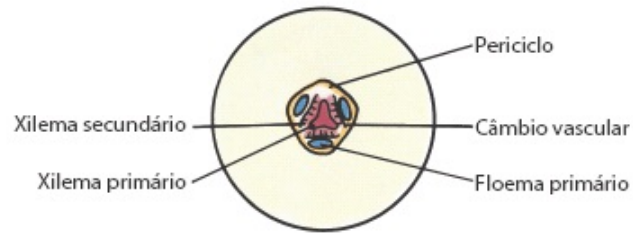
de atividade cambial são iniciadas, mais ou menos simultaneamente (Figura 24.15). Logo a seguir, as células do periciclo, opostas aos polos do protoxilema, também se dividem, e as células irmãs internas, resultantes dessas divisões, contribuem para formar o câmbio vascular. Agora, o câmbio vascular envolve completamente o maciço central de xilema.



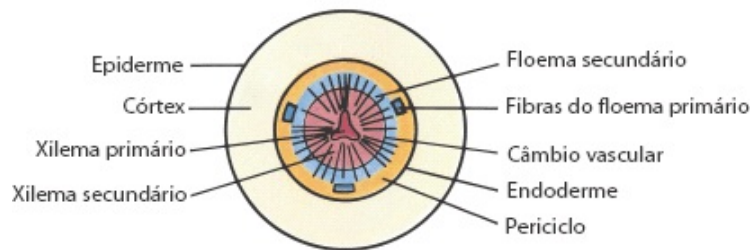
A



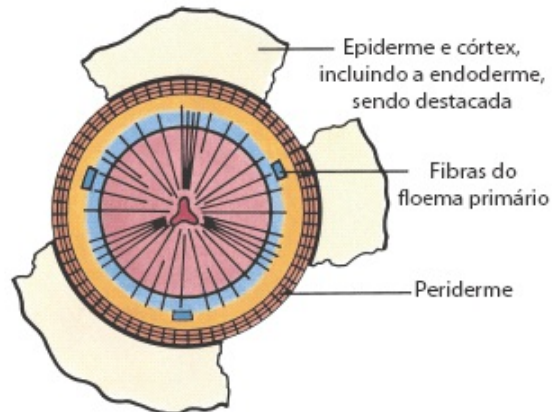
B



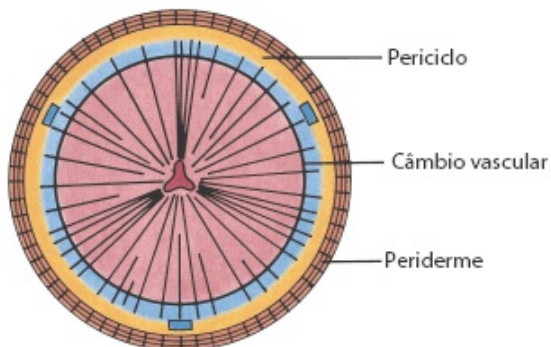
C



D



E



F

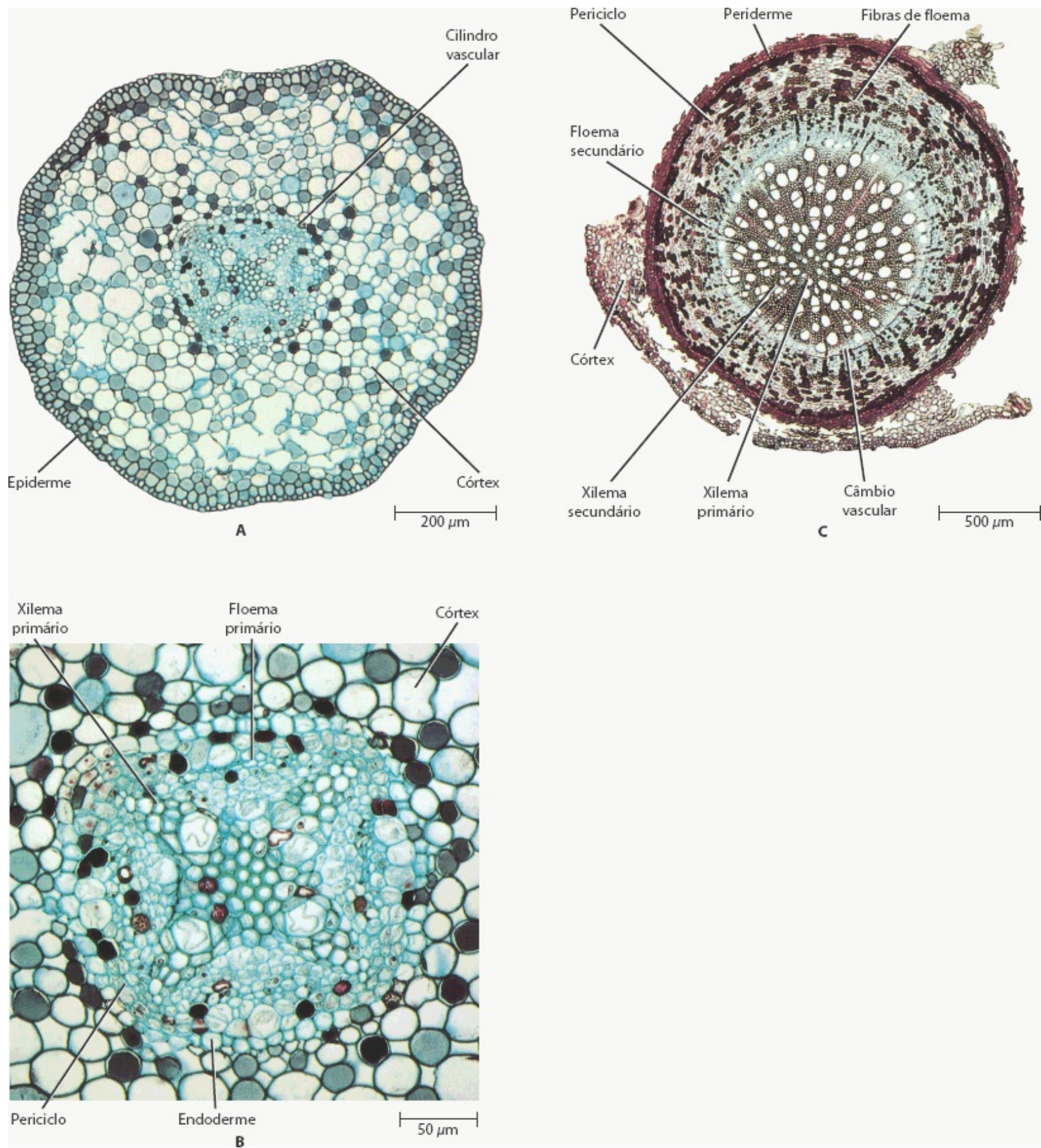
24.15 Desenvolvimento da raiz de uma eudicotiledônea lenhosa. **A.** Estágio inicial do desenvolvimento primário, mostrando os meristemas primários. **B.** Ao completarem o crescimento primário, os tecidos primários e o procâmbio entre o xilema primário e o floema primário são visualizados. **C.** Origem do câmbio vascular. Na raiz triarca, aqui representada, a atividade cambial se iniciou em três regiões independentes a partir do procâmbio, entre os três cordões de floema primário e de xilema primário. As células do periciclo opostas aos três polos de protoxilema também irão contribuir para formar o câmbio vascular. Um pouco de xilema secundário já foi produzido pelo câmbio vascular recém-formado, de origem procambial. **D.** Após a formação de um pouco de floema secundário e de xilema secundário adicional, o floema primário acaba por se separar do xilema primário. A periderme ainda não foi formada. **E.** Após a formação de mais xilema e floema secundários, e da periderme. **F.** Ao final do primeiro ano de crescimento, mostrando o efeito do crescimento secundário – incluindo a formação da periderme – no corpo primário da planta. Nas figuras (**D**) a (**F**), as linhas radiais representam os raios, que consistem em fileiras radiais de células parenquimáticas.

Logo depois de formado, o câmbio vascular, na região oposta aos cordões de floema, começa a produzir xilema secundário para o lado de dentro, e nesse processo os cordões de floema primário são deslocados para fora de sua posição anterior, entre as projeções do xilema primário. Quando a região do câmbio oposta aos polos de protoxilema estiver em divisão ativa, o câmbio vascular como um todo apresentará um contorno circular e o floema primário já estará separado do xilema primário (Figura 24.15).

Por divisões repetidas para o lado de dentro e para o lado de fora, xilema secundário e floema secundário são adicionados à raiz (Figuras 24.15 e 24.16). As fileiras de células parenquimáticas que se estendem radialmente no xilema e no floema secundários formam os raios. Em algumas raízes, o câmbio vascular derivado do periciclo forma raios largos, enquanto raios mais estreitos são produzidos em outras regiões dos tecidos vasculares secundários.

Com o aumento da quantidade de xilema e floema secundários, a maior parte do floema primário é comprimido ou obliterado. As fibras do floema primário podem ser os únicos componentes remanescentes distinguíveis do floema primário, nas raízes que apresentaram crescimento secundário.

Na maioria das raízes lenhosas, uma camada protetora de origem secundária – chamada periderme – substitui a epiderme, como o tecido de revestimento desta região da raiz. A formação da periderme em geral segue o início da produção do xilema e floema secundários. As divisões das células do periciclo produzem um aumento no número de camadas celulares deste tecido no plano radial. O *câmbio da casca* (felogênio), que tem origem na parte externa do periciclo proliferado e que se dispõe como um cilindro completo, produz **súber** para o lado externo e *feloderme* para o lado interno. Em conjunto, esses três tecidos – súber, câmbio da casca e feloderme – formam a periderme. As células remanescentes do periciclo proliferado podem formar um tecido que se assemelha ao córtex. Algumas regiões da periderme permitem as trocas gasosas entre a raiz e a atmosfera do solo. Essas regiões correspondem às *lenticelas*, áreas esponjosas na periderme com numerosos espaços intercelulares, que permitem a passagem do ar.



24.16 Crescimento primário e secundário em uma raiz de eudicotiledônea lenhosa. Seções transversais da raiz de salgueiro (*Salix*), ao se tornar lenhosa. **A.** Aspecto geral da raiz, perto de completar o crescimento primário. **B.** Detalhe do cilindro vascular primário. **C.** Aspecto geral da raiz ao final do primeiro ano de crescimento, mostrando o efeito do crescimento secundário no corpo primário da planta.

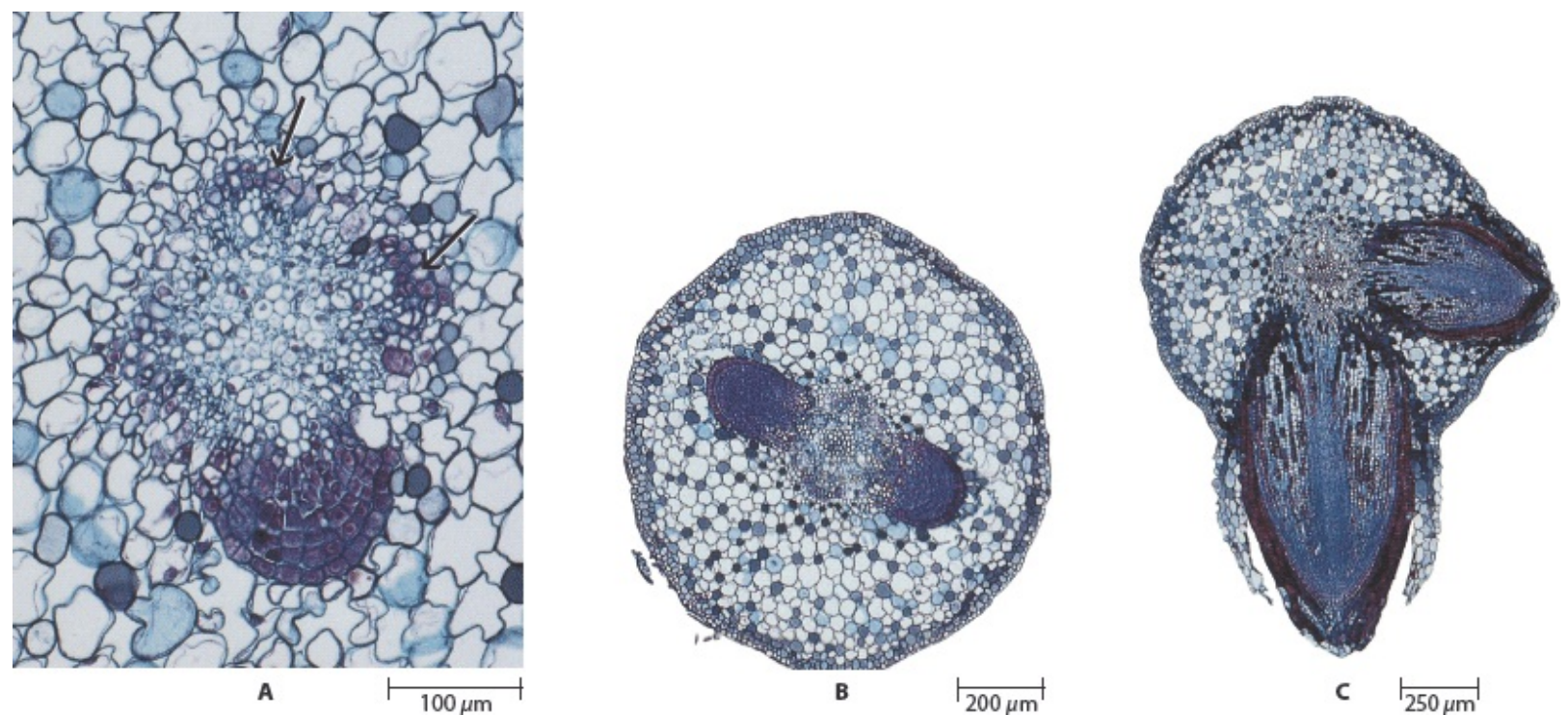
Com formação da primeira periderme na raiz, o córtex (incluindo a endoderme) e a epiderme são separados do restante da raiz, finalmente morrem e se destacam. Ao final do primeiro ano de

crescimento, os seguintes tecidos estão presentes em uma raiz lenhosa (de fora para dentro): possíveis remanescentes da epiderme e do córtex, periderme, periciclo, floema primário (as fibras, quando presentes, e as células de paredes delicadas colapsadas), floema secundário, câmbio vascular, xilema secundário e xilema primário (Figuras 24.15F e 24.16C).

Origem das raízes laterais

Na maioria das plantas com sementes, as raízes laterais (ramificações da raiz) originam-se no periciclo oposto aos polos do protoxilema. Por terem uma origem profunda na raiz-mãe, as raízes laterais são consideradas *endógenas*, o que significa “de origem interna” (Figuras 24.3 e 24.17).

As divisões do periciclo que dão início à formação das raízes laterais ocorrem a uma certa distância após a região de alongamento, em tecidos parcial ou totalmente diferenciados. Nas raízes das angiospermas, as células derivadas tanto do periciclo como da endoderme comumente contribuem para a formação do primórdio da nova raiz lateral, embora em muitos casos as divisões das derivadas da endoderme tenham vida curta. À medida que a jovem raiz lateral ou *primórdio de raiz* aumenta em tamanho, ela se projeta através do córtex (Figura 24.17), possivelmente secretando enzimas que digerem algumas das células corticais localizadas em seu caminho. Enquanto ainda muito jovens, os primórdios da raiz desenvolvem a coifa e o meristema apical, e os meristemas primários tornam-se visíveis. Inicialmente, o cilindro vascular da raiz lateral e o da raiz-mãe não estão unidos entre si. Os dois cilindros vasculares unem-se posteriormente, quando derivados do periciclo interveniente, e as células parenquimáticas vasculares diferenciam-se em xilema e floema. (Ver no Capítulo 27 uma discussão mais detalhada sobre o desenvolvimento das raízes laterais).



24.17 Desenvolvimento de raízes laterais. Três estágios evidenciando a origem das raízes laterais do salgueiro (*Salix*). **A.** Um primórdio de raiz está presente (abaixo), e dois outros estão em início de desenvolvimento a partir do periciclo (setas). O cilindro vascular ainda está muito jovem. **B.** Dois primórdios de raiz penetrando o córtex. **C.** Uma raiz lateral já alcançou o exterior e a outra está quase completando a sua saída.

Raízes aéreas e raízes de aeração

As raízes aéreas são raízes adventícias produzidas por estruturas que estão acima do solo. As raízes aéreas de algumas plantas atuam como as *raízes-escoras* para a função de suporte, como no milho (Figura 24.18). Quando essas raízes de sustentação do caule entram em contato com o solo, ramificam-se e começam a atuar na absorção de água e nutrientes minerais. As *raízes-suporte* são produzidas nos caules e ramos de muitas árvores tropicais, como o mangue-vermelho (*Rhizophora mangle**), a figueira-de-bengala (*Ficus benghalensis*) e algumas palmeiras (Figura 24.19). Outras raízes aéreas, como as da hera (*Hedera helix*), aderem-se a diferentes superfícies, tais como paredes, e servem de suporte para o caule escandente.



24.18 Raiz-escora. Essas raízes-escoras do milho (*Zea mays*) são um tipo de raiz aérea.



A



B

24.19 Raízes-suporte. As fotografias mostram raízes-suporte (**A**) da palmeira neotropical, paxiúba-barriguda I (*Iriartea deltóidea*, da família *Arecaceae*) e (**B**) da figueira-de-bengala (*Ficus benghalensis*, da família *Moraceae*).



24.20 Pneumatóforos. A siriúba (*Laguncularia racemosa*) produz raízes de aeração, ou pneumatóforos, que saem do lodo próximas da base da árvore.

As raízes necessitam de oxigênio para a respiração, e, por esta razão, a maioria das plantas não pode viver em solos com drenagem inadequada e, conseqüentemente, sem espaços para o armazenamento de ar. Em algumas árvores que crescem em *habitats* brejosos, porções das raízes crescem para fora da água. Por isso, as raízes dessas árvores servem não somente para a fixação, mas também para a aeração do sistema radicular. Por exemplo, os sistemas radiculares do mangue-preto (*Avicennia germinans*) e do mangue-branco (*Laguncularia racemosa*) desenvolvem extensões, denominadas *raízes de aeração* ou *pneumatóforos*, que crescem para cima (contra gravidade ou com gravitropismo negativo) e para fora do solo lodoso, fornecendo, assim, uma aeração adequada (Figura 24.20) por meio de numerosas lenticelas e de um córtex largo composto de aerênquima.

Muitas adaptações especiais de raízes são encontradas entre as epífitas – plantas que crescem

sobre outras plantas, mas sem parasitá-las. A epiderme das raízes de orquídeas epífitas, por exemplo, tem várias camadas de células (Figura 24.21) e, em algumas espécies, este é o único tecido fotossintetizante da planta. Essa epiderme múltipla, denominada velâmen, propicia proteção mecânica para o córtex e reduz a perda de água. O velâmen também pode atuar na absorção de água e nutrientes, bem como no armazenamento de água.

CHEGANDO À RAZ DO DESENVOLVIMENTO DO ÓRGÃO.

Pesquisas sobre o desenvolvimento dos órgãos das plantas têm se concentrado nas raízes de *Arabidopsis thaliana*. As três principais razões para isto são: (1) a simplicidade da estrutura da raiz de *Arabidopsis*; (2) a facilidade com que as plântulas de *Arabidopsis* podem ser cultivadas em placas de Petri, em meio contendo ágar e nutrientes; e (3) a facilidade com que *Arabidopsis* pode ser transformada, formar mutantes e ser geneticamente caracterizada, como um sistema de modelo molecular, pois seu genoma inteiro já foi sequenciado e está disponível. Quando as placas contendo plântulas são colocadas verticalmente, as raízes crescem ao longo da superfície do meio de ágar solidificado, onde quaisquer anomalias, que representem mutações, podem ser facilmente observadas.

A organização da raiz madura de *Arabidopsis* é essencialmente similar à da radícula, que começa a se diferenciar durante o estágio cordiforme do desenvolvimento do embrião (ver Capítulo 22, Figura 22.3D). O padrão radial dos tecidos na raiz é o seguinte: uma região externa de células epidérmicas; uma região mediana constituída por uma camada de células de parênquima cortical e uma camada de células endodérmicas; e uma região interna (cilindro vascular ou estelo) formada pelo periciclo e pelos tecidos vasculares. As duas camadas corticais apresentam, invariavelmente, oito células cada uma. Na epiderme existem dois tipos de células: aquelas que dão origem aos pelos radiculares e aquelas que não desenvolvem pelos radiculares. As células que formam os pelos sempre estão localizadas sobre a junção das paredes radiais entre duas células corticais (posição H), e as células epidérmicas comuns (que não formam pelos radiculares) localizam-se diretamente sobre as células corticais (posição N). Esse padrão é estabelecido no embrião e mantido durante o estágio da plântula.

O meristema apical de *Arabidopsis* apresenta organização do tipo fechado, com três camadas de iniciais. A camada inferior é constituída pelas iniciais da columela da coifa, assim como as iniciais das células laterais da coifa e da epiderme. A camada média consiste nas iniciais do córtex (das células corticais parenquimáticas e das células endodérmicas), e a camada superior consiste nas iniciais do cilindro vascular (do periciclo e dos tecidos vasculares). No centro da camada média existe um conjunto de quatro células que raramente se dividem. Este conjunto de células constitui o centro quiescente da raiz.

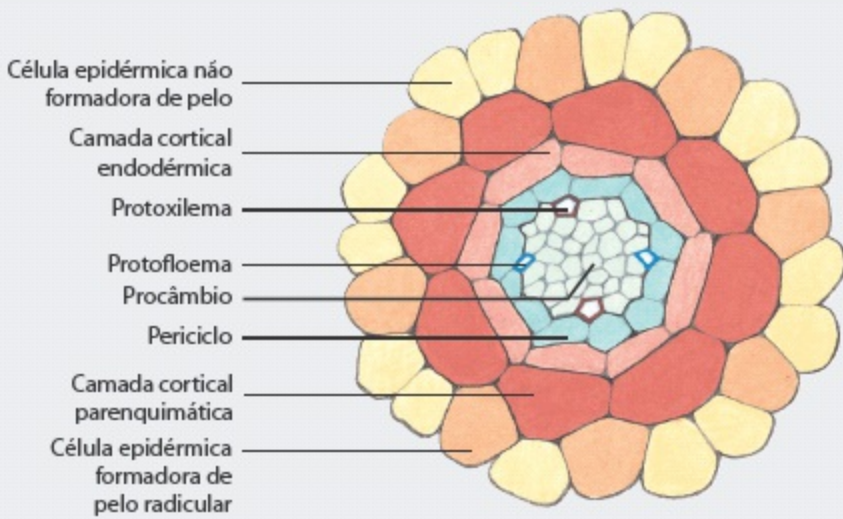
Um grande número de raízes mutantes de *Arabidopsis* já foi identificado, e, especificamente, o controle do destino das células da epiderme foi examinado em detalhes. Um estudo demonstrou que o gene *TTG* (*TRANSPARENT TESTA GLABRA*) é necessário para especificar o destino e o padrão das células epidérmicas. A disposição normal – com os pelos na posição H e as células que não formam pelos radiculares na posição N – estava ausente nos mutantes *ttg*. Nesses mutantes, as células epidérmicas em todas as posições diferenciam-se em células dos pelos, que desenvolvem pelos radiculares indistinguíveis dos pelos normais do tipo selvagem. Em seções transversais da porção madura da raiz, o número de fileiras de células epidérmicas e de células corticais (linhagens) é similar ao observado na raiz do tipo selvagem. De modo geral, os resultados deste estudo indicam que a mutação do gene *ttg* altera o controle da posição das células que irão se diferenciar em pelos radiculares, mas não afeta nem a formação dos pelos radiculares nem a estrutura da raiz madura. Aparentemente, nas raízes do tipo selvagem, o gene *TTG* tanto promove os sinais de posição como responde a estes sinais, que levam as células epidérmicas diretamente posicionadas sobre as células corticais a permanecerem como tais, ou seja, não formando pelos radiculares.

Tem sido claramente demonstrado, por meio de experimentos de ablação a *laser*, que o controle de posição via interação célula a célula desempenha um papel muito mais importante na determinação do destino celular em *Arabidopsis* do que as relações da

linhagem celular (determinada pela organização no ápice da raiz). Nestes experimentos, células específicas foram removidas com o uso de *laser*, e o efeito desta remoção sobre as células vizinhas foi observado. Por exemplo, quando as células do centro quiescente eram removidas, elas eram substituídas pelas células derivadas do procâmbio (cilindro vascular) e deslocadas em direção à coifa. A seguir, essas novas células adquiriam características de coifa. Quando as iniciais das células corticais eram removidas, elas eram substituídas pelas células do periciclo, as quais então mudavam de destino e passavam a se comportar como células iniciais corticais. A remoção de uma única célula-filha de uma inicial cortical não tem efeito sobre as divisões subsequentes desta inicial, que estava em contato com as outras células-filhas corticais das iniciais corticais vizinhas. No entanto, quando todas as células-filhas corticais, vizinhas de uma inicial cortical, foram removidas, esta inicial foi incapaz de formar as fileiras de células corticais parenquimáticas e de células corticais endodérmicas. Claramente, as iniciais corticais, e provavelmente todas as iniciais, dependem da informação de posição recebida das células-filhas mais maduras, de uma mesma fileira de células. Em outras palavras, as iniciais do meristema apical da raiz parecem carecer de informação intrínseca para gerar modelos. Isso contradiz o tradicional ponto de vista de que os meristemas são estruturas autônomas geradoras de padrões ou modelos.

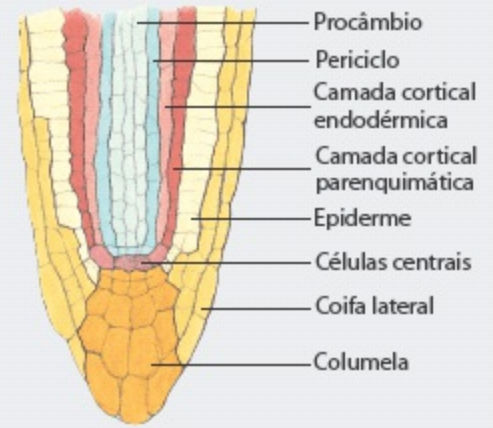
Adaptações para o armazenamento de substâncias | Raízes tuberosas

Muitas raízes são órgãos de armazenamento, porém em algumas plantas as raízes são especializadas para esta função. Essas raízes são tuberosas devido à abundância do parênquima de reserva, que é permeado por tecido vascular. O desenvolvimento de algumas raízes de reserva, tais como as da cenoura (*Daucus carota*), é bastante similar ao das raízes comuns (que não armazenam), exceto por uma predominância de células parenquimáticas no xilema e floema secundários destas raízes de reserva. A raiz da batata-doce (*Ipomoea batatas*) desenvolve-se de modo muito semelhante ao descrito para a cenoura; entretanto, na batata-doce, câmbios vasculares adicionais formam-se dentro do xilema secundário, ao redor de vasos isolados ou de grupos de vasos (Figura 24.22). Esses câmbios adicionais, na medida em que produzem poucos elementos traqueais para dentro e poucos elementos de tubo crivados em direção oposta aos vasos, formam principalmente células de parênquima de reserva em ambas as direções. Na beterraba (*Beta vulgaris*), grande parte do incremento em espessura da raiz resulta do desenvolvimento de câmbios extras (câmbios supranumerários, ou sucessivos), ao redor do câmbio vascular original (Figura 24.23). Estas camadas concêntricas de câmbios, que superficialmente lembram os anéis de crescimento das raízes e caules lenhosos, produzem xilema com grandes quantidades de parênquima para o lado de dentro e floema para o lado de fora. A porção superior de muitas raízes de reserva, na verdade, desenvolve-se a partir do hipocótilo.



Célula epidérmica não formadora de pelo
 Camada cortical endodérmica
 Protoxilema
 Protofloema
 Procâmbio
 Periciclo
 Camada cortical parenquimática
 Célula epidérmica formadora de pelo radicular

A

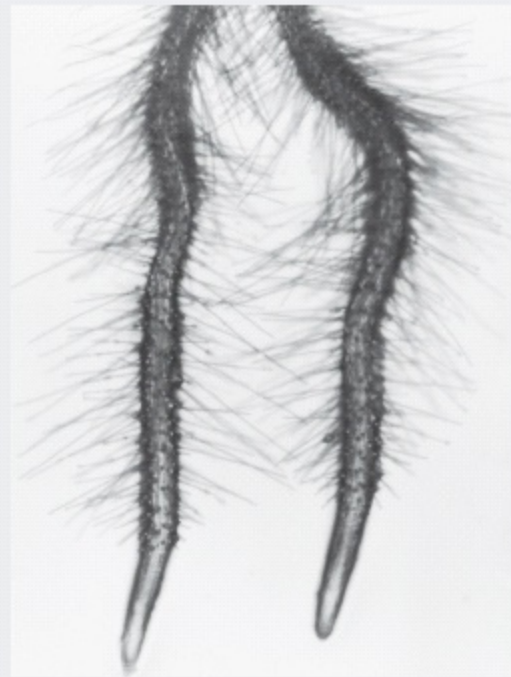


Procâmbio
 Periciclo
 Camada cortical endodérmica
 Camada cortical parenquimática
 Epiderme
 Células centrais
 Coifa lateral
 Columela

B



C

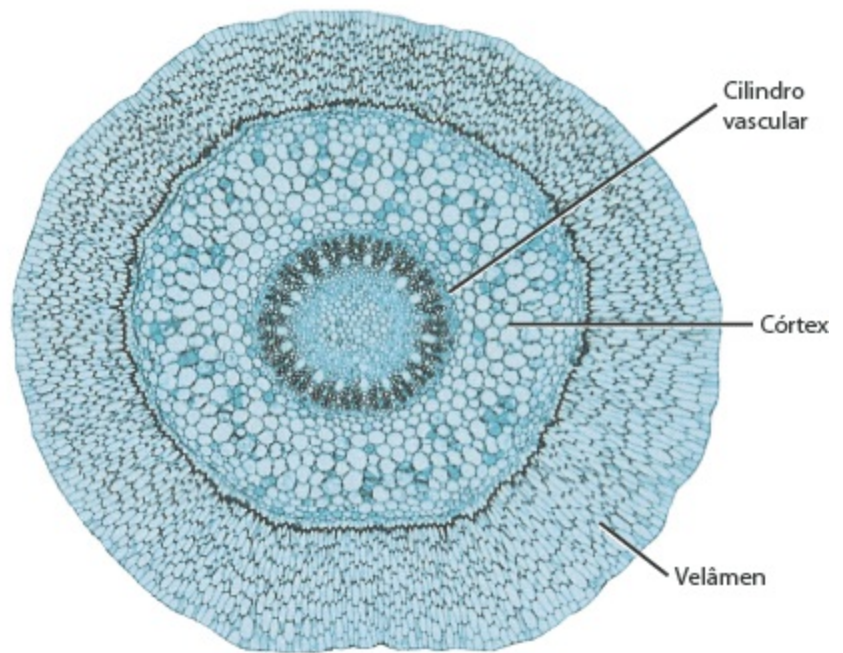


D

Raiz de *Arabidopsis thaliana*. **A.** Seção transversal da raiz antes do desenvolvimento dos pelos absorventes mostrando, na região externa, células epidérmicas; na região mediana, células do córtex, e, na região interna, o cilindro vascular. Observe que as células epidérmicas destinadas a formar os pelos radiculares localizam-se sobre as paredes radiais das células corticais, enquanto aquelas que não formarão pelos radiculares localizam-se diretamente sobre as células corticais. **B.** Seção longitudinal do ápice da raiz mostrando a relação entre as diferentes camadas ou regiões da raiz com as fileiras de iniciais no meristema apical. **C.** Raízes de plântulas de *Arabidopsis thaliana* do tipo selvagem, mostrando a frequência e o arranjo dos pelos radiculares normais. **D.** Raízes de plântulas do mutante *ttg*, com um número excessivo de pelos radiculares.



A



B

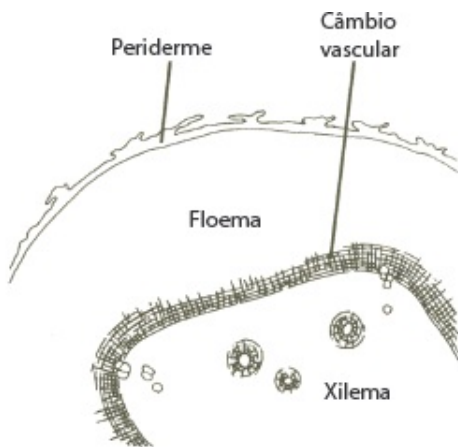
500 μm

Cilindro vascular

Córtex

Velâmen

24.21 Raízes aéreas. **A.** Raízes aéreas de uma orquídea epífita (*Oncidium sphacelatum*). **B.** Seção transversal de uma raiz de orquídea, mostrando a epiderme múltipla ou velâmen.

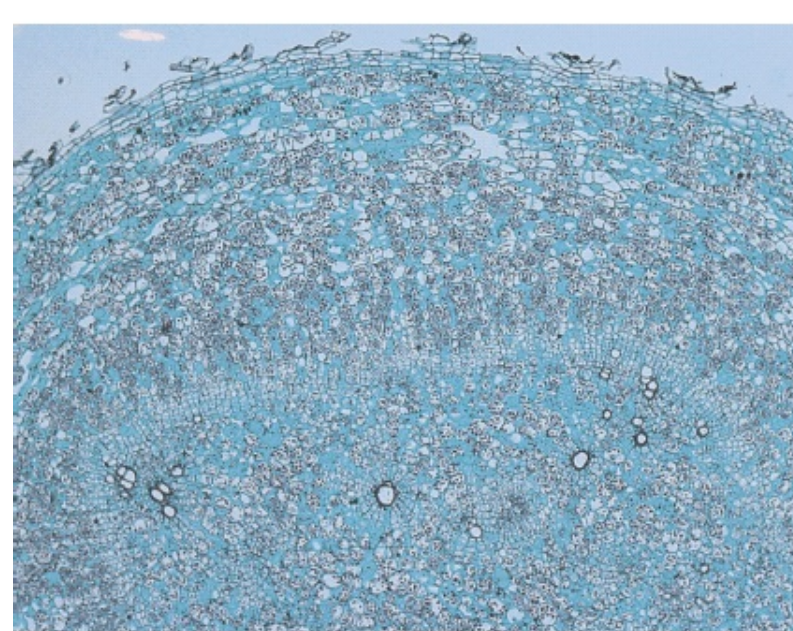


Periderme

Câmbio vascular

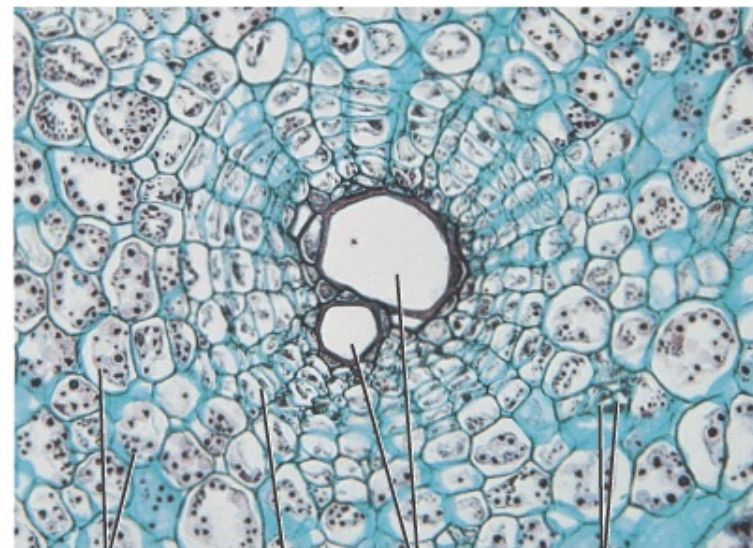
Floema

Xilema



A

500 μm



Células do parênquima

Câmbio

Vasos

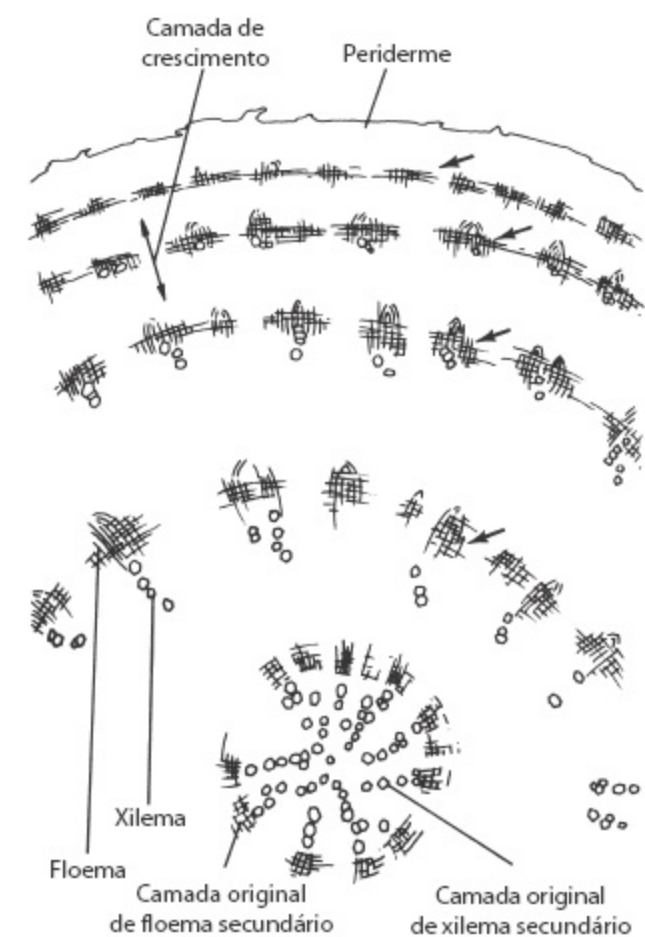
Tubos crivados

100 μm

B

24.22 Raiz de batata-doce (*Ipomoea batatas*). **A.** Seção transversal mostrando um aspecto geral. **B.** Detalhe do xilema, mostrando o câmbio ao redor dos vasos. A maior parte do xilema e do floema é formada de

células de parênquima de reserva.



24.23 Raiz de beterraba (*Beta vulgaris*). O aumento em espessura da raiz da beterraba resulta da atividade de câmbios supranumerários (setas). O câmbio vascular original (no centro da raiz) produz relativamente pouco xilema e floema secundários.

RESUMO

As raízes são órgãos especializados para sustentação, absorção, armazenamento e condução

As plantas com sementes, à exceção das monocotiledôneas, comumente formam o sistema radicular do tipo pivotante, que é constituído por uma raiz primária muito desenvolvida e suas ramificações. As monocotiledôneas, em geral, formam o sistema radicular fasciculado, no qual nenhuma raiz é mais proeminente que as outras. O tamanho do sistema radicular depende de vários fatores, porém a maioria das raízes finas – as raízes ativamente envolvidas na absorção de água e minerais – encontra-se nos primeiros 15 cm do solo.

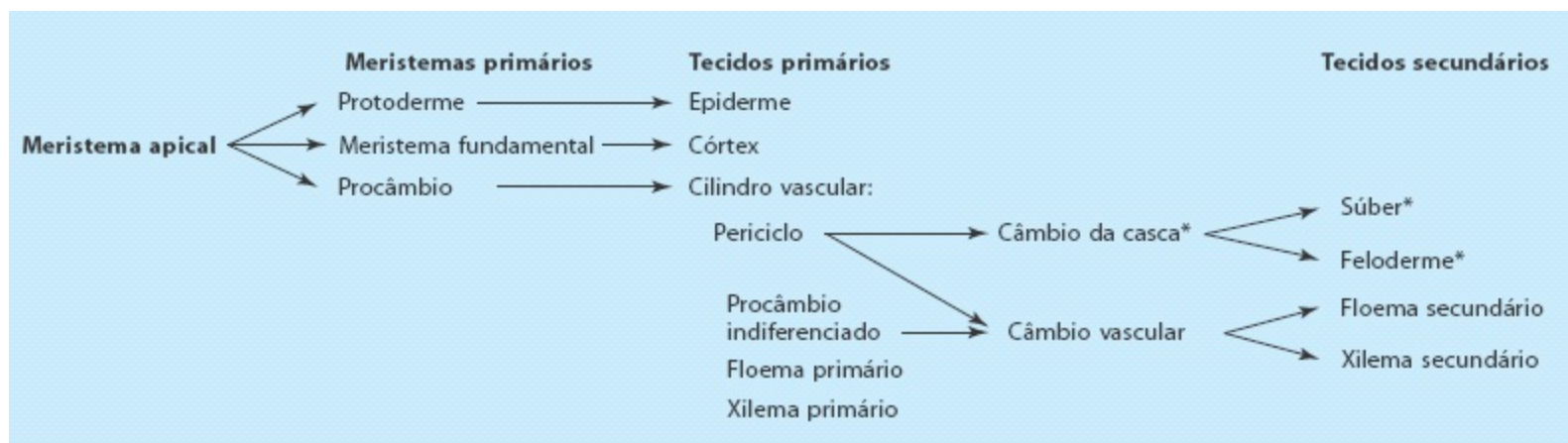
O ápice radicular, de modo geral, pode ser dividido em regiões de divisão celular, de alongamento e de maturação

O meristema apical da maioria das raízes com crescimento ativo possui um centro quiescente, o qual corresponde ao promeristema (as iniciais e suas derivadas imediatas); o maior número de divisões

celulares ocorre a uma curta distância das iniciais quiescentes. Além da região de divisão celular, podem ser reconhecidas, nas raízes em crescimento, duas outras regiões: a região de alongamento e a região de maturação. Durante o crescimento primário, o meristema apical dá origem aos três meristemas primários – protoderme, meristema fundamental e procâmbio – que se diferenciam, respectivamente, em epiderme, córtex e cilindro vascular. Além disso, o meristema apical produz a coifa, que controla a direção do movimento da raiz e atua para proteger o meristema e ajudar a raiz em sua penetração no solo. A mucilagem, que é produzida pelas células externas da coifa, lubrifica a raiz durante a sua penetração no solo. As células na periferia da coifa são liberadas na rizosfera à medida que a coifa é empurrada através do solo. Essas células da borda, que podem permanecer vivas por várias semanas, exsudam proteínas específicas na rizosfera. Várias funções foram atribuídas às células da borda e seus exsudatos. A columela da coifa desempenha um importante papel na resposta da raiz à gravidade (gravitropismo) e aos gradientes potenciais de água (hidrotropismo).

A epiderme e o córtex da raiz podem ser modificados com a idade

Muitas células da epiderme da raiz desenvolvem pelos radiculares, que aumentam, em muito, a superfície de absorção da raiz. Com exceção da camada da endoderme, o córtex apresenta numerosos espaços intercelulares. As células da endoderme, dispostas compactamente, formam a camada interna do córtex e apresentam estrias de Caspary em suas paredes anticlinais. Consequentemente, todas as substâncias que passam do córtex para o cilindro vascular, e vice-versa, devem atravessar o protoplasto das células endodérmicas. As raízes da maioria das angiospermas também possuem uma exoderme, que limita externamente o córtex e que também consiste em uma camada compacta de células com estrias de Caspary.



24.24 Resumo do desenvolvimento da raiz de uma eudicotiledônea lenhosa, durante o primeiro ano de crescimento.

O cilindro vascular é constituído por tecidos vasculares primários e periciclo que os circunda

O xilema primário geralmente ocupa o centro do cilindro vascular e possui projeções radiais que se alternam com os cordões de floema primário. Ao final do seu crescimento primário, a raiz é constituída por epiderme e córtex, além do cilindro vascular. As ramificações das raízes ou raízes laterais originam-se no periciclo – elas são ditas endógenas porque têm origem interna – e forçam seu caminho para fora, através do córtex e da epiderme da raiz que as originou.

O crescimento secundário nas raízes requer o câmbio vascular e o câmbio da casca

O crescimento secundário ocasiona uma ruptura no corpo primário da raiz, pois os cordões de floema primário são separados do xilema primário. Isso ocorre por meio da formação de tecidos vasculares secundários pelo câmbio vascular. Nas raízes, o câmbio vascular origina-se, em parte, do procâmbio, que permanece indiferenciado entre o xilema primário e os cordões de floema primário e, em parte do periciclo oposto aos polos do protoxilema. Na maioria das raízes lenhosas, o câmbio da casca da primeira periderme origina-se do periciclo. Como consequência, o desenvolvimento da periderme acaba por isolar e finalmente separar o córtex e a epiderme do restante da raiz. A Figura 24.24 apresenta um resumo do desenvolvimento da raiz de uma eudicotiledônea lenhosa, começando com o meristema apical e terminando com os tecidos secundários produzidos durante o primeiro ano de crescimento.

As modificações das raízes incluem raízes aéreas, raízes de aeração e raízes tuberosas

Muitas raízes são órgãos de reserva e em algumas plantas, tais como a cenoura, a batata-doce e a beterraba, são especializadas para esta função. As raízes tuberosas possuem uma grande quantidade de parênquima de reserva permeado por tecido vascular.

Autoavaliação

1. Faça a distinção entre os seguintes termos: células da endoderme e células de passagem; endoderme e exoderme; protoxilema e metaxilema; raízes aéreas e raízes de aeração.
2. Quais são as principais funções das raízes?
3. Discuta a necessidade da planta em manter o balanço entre o sistema caulinar e o sistema radicular.
4. O que são células da borda? Cite algumas das funções atribuídas a essas células.
5. Durante o crescimento em comprimento da raiz, um segmento limitado das raízes é constantemente empurrado através do solo. Explique esta afirmação.
6. Como as estrias de Caspary das células endodérmicas afetam o movimento da água e solutos através da endoderme?
7. Diferencie promeristema de meristema apical da raiz. Qual parte corresponde ao centro quiescente?
8. Que característica estrutural é comum a todas as raízes de reserva?

*N.R.T.: Arca vem da raiz grega *arch*, que quer dizer antigo, significando que são os primeiros elementos de xilema a se diferenciarem.

*N.R.T.: Segundo outros autores, essas estruturas são caules com gravitropismo positivo. (Ver Menezes, N.L. 2006. An. Acad. Bras. Cienc. 78: 213–226.)