

Desenvolvimento dos sistemas radicular e caulinar:  
sinalização hormonal, formação de raízes laterais e  
dominância apical



**Profa. Dra. Helenice Mercier**

**Laboratório de Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal**

**Ano 2023**

Qual a importância prática de se estudar o desenvolvimento de raízes e o grau de plasticidade desse desenvolvimento?

## Algumas informações para contextualizar...

- A população mundial cresce rapidamente;
- Cultivares foram selecionadas para crescer em condições ótimas. Isso implica em fornecer água, nutrientes, por exemplo, em altas doses;
- Irrigação: 70% do uso da água doce vai para esse fim. Escassez!
- Uso de fertilizantes: solos adubados são necessários. Poluentes e caros!

## Atualmente...

- Criação de cultivares “robustas” – podem ser cultivadas em condições sub-ótimas.
- Tolerância a estresses abióticos – estratégia importante!
- Solos em sua maioria são ambientes heterogêneos: pobres em nutrientes, secos, salinos etc
- Otimização do sistema radicular (EUA e EUN)- uma possibilidade...uma solução!

## Principais objetivos :

- Por que é importante compreender o desenvolvimento do sistema radicular?
- Quais são os principais fatores ambientais que modulam o crescimento das raízes?
- Onde e como ocorre crescimento das raízes?
- Quais hormônios participam da sinalização da divisão e do alongamento celular? Como agem?
- Como se formam as raízes laterais? Qual a sinalização hormonal? E as raízes adventícias?

## Quais as principais funções das raízes?

- **Ancoragem das plantas no solo**
- **Absorção de água e nutrientes**
- Estocagem
- Propagação
- Principal local de interação de micorrizas e bactérias fixadoras de  $N_2$

Todas as plantas têm raízes desenvolvidas?



*Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae)

## Alguns conceitos:

### Arquitetura do sistema radicular-(ASR)

- **Disposição espacial das raízes no solo**-comprimento, número, posicionamento e ângulo – **determinam o volume de solo a ser explorado.**

### Plasticidade do crescimento radicular

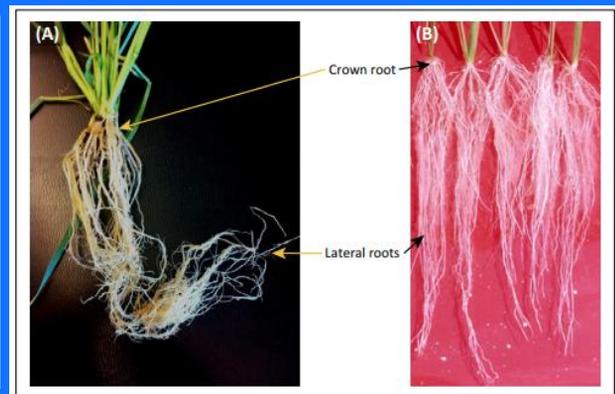
#### Capacidade de ajustar a ASR

Importante aspecto do desenvolvimento, adaptando a planta a uma grande variedade de condições ambientais, como distribuição desigual de água e nutrientes no solo.

Eudicotiledônea: pivotante



monocotiledônea: fasciculada



trigo

arroz

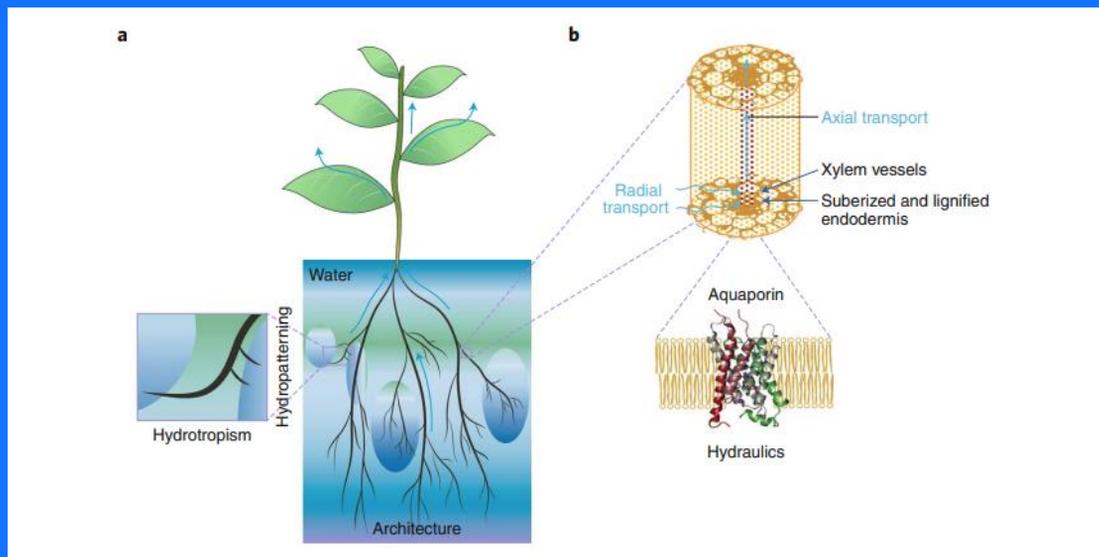
**Características da raiz “ideal” para agricultura:**

- captação mais eficiente de água e nutrientes (AQPs e transportadores de N e P)
- raízes mais profundas (maior captura água e N em solos deficientes)
- ocupar menor espaço no solo (devido a um menor espaçamento na plantação)

Meister, R. 2014

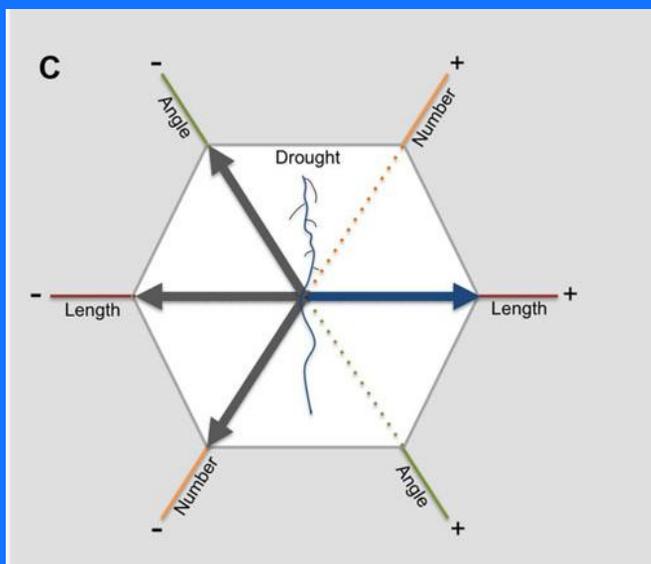
Quais são os principais fatores ambientais que modulam o crescimento das raízes?

## Distribuição desigual de água Hidrotropismo



Maurel & Nacry (2020)

## ASR responde a estresse abiótico: deficiência hídrica (dicot)



seta azul = raiz primária  
seta cinza = raiz lateral

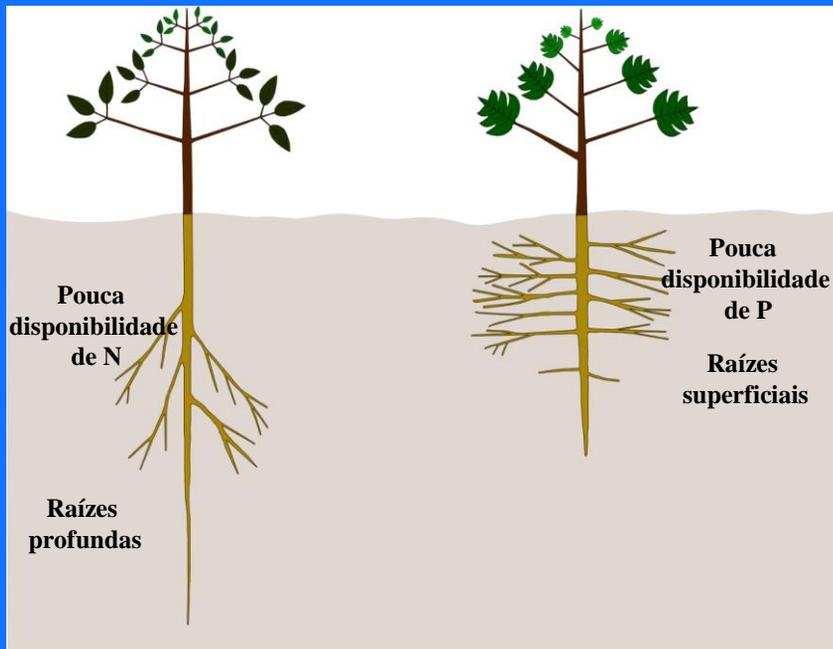
efeito positivo à direita e  
negativo à esquerda

Koevoets et al. 2016

## Distribuição desigual de nutrientes

- Fósforo (P)
- Baixa mobilidade nos solos
- Alta reciclagem
  
- Nitrogênio (N)
- Alta mobilidade nos solos
- Alta lixiviação

## Mudanças na arquitetura do sistema radicular por deficiência nutricional



Kerbaux, 2019

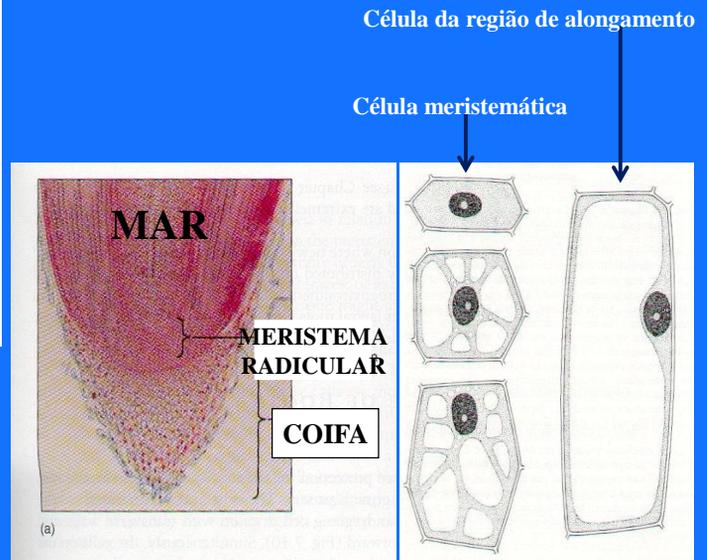
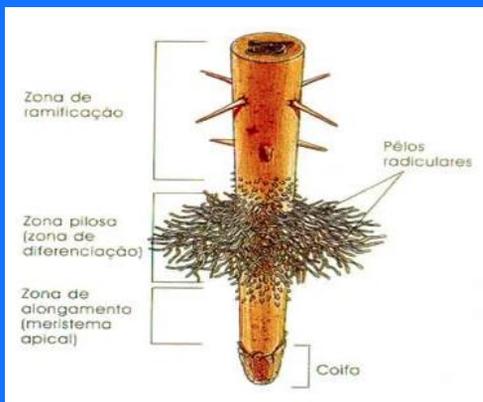
Onde e como ocorre crescimento  
das raízes?

Qual a diferença entre crescimento e desenvolvimento?



**Conceitos:**

## FORMAÇÃO DA RAIZ PRIMÁRIA – crescimento por divisão e alongamento celular

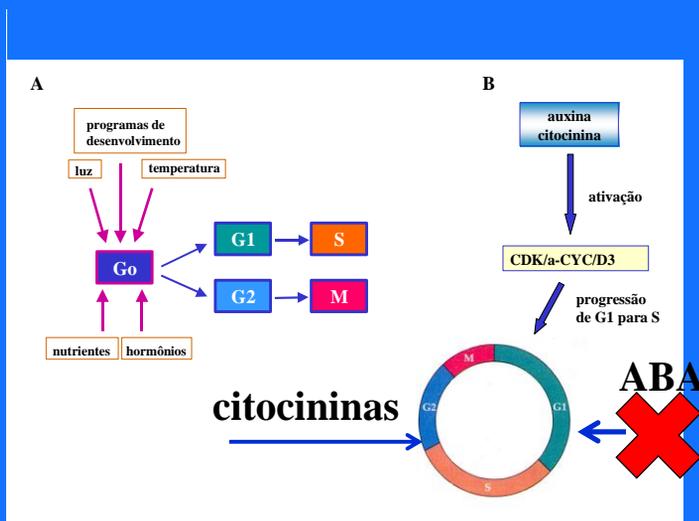


MAR = meristema apical radicular

Quais hormônios participam da  
sinalização da divisão e do  
alongamento celular?

# Divisão celular

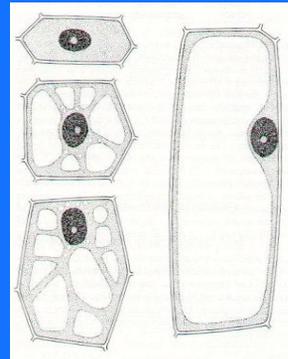
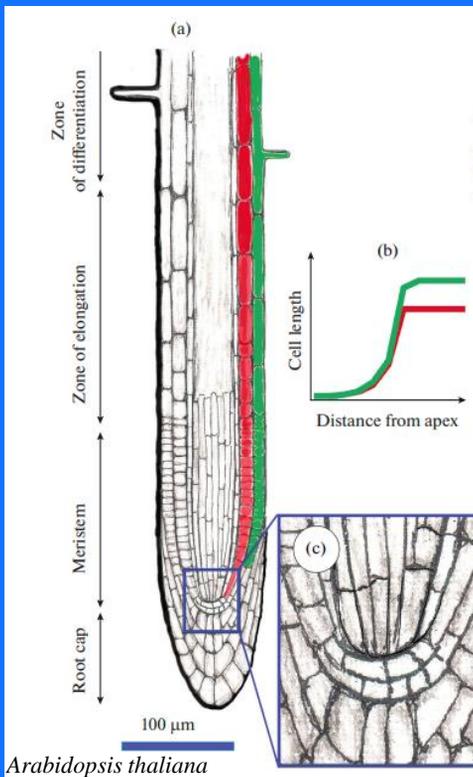
Cada hormônio como **auxinas** (AIA), **citocininas** (CKs) e **ácido abscísico** (ABA) tem suas vias biossintéticas e de transdução de sinal específicas e o crescimento adequado das raízes depende de uma interação entre eles.



Kerbaui 2008

COMO OCORRE A SINALIZAÇÃO  
HORMONAL  
DO ALONGAMENTO?

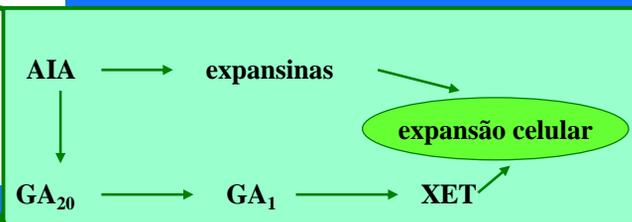
## SINALIZAÇÃO HORMONAL DO ALONGAMENTO CELULAR



AUXINAS  
GIBERELINAS

Eskov & Kolomeitseva 2022

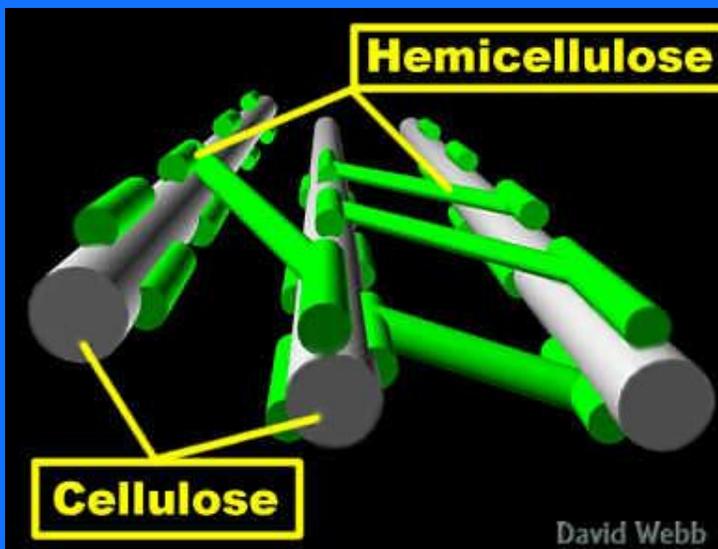
## AUXINAS E GIBERELINAS ATUANDO CONJUNTAMENTE NO AFROUXAMENTO DA PAREDE CELULAR



XET – xiloglucano endotransglicosidase ou  
 XTH – xiloglucano transglicosidase  
 (xiloglucano – componente da fração hemicelulósica da parede)

Kerbaui 2008

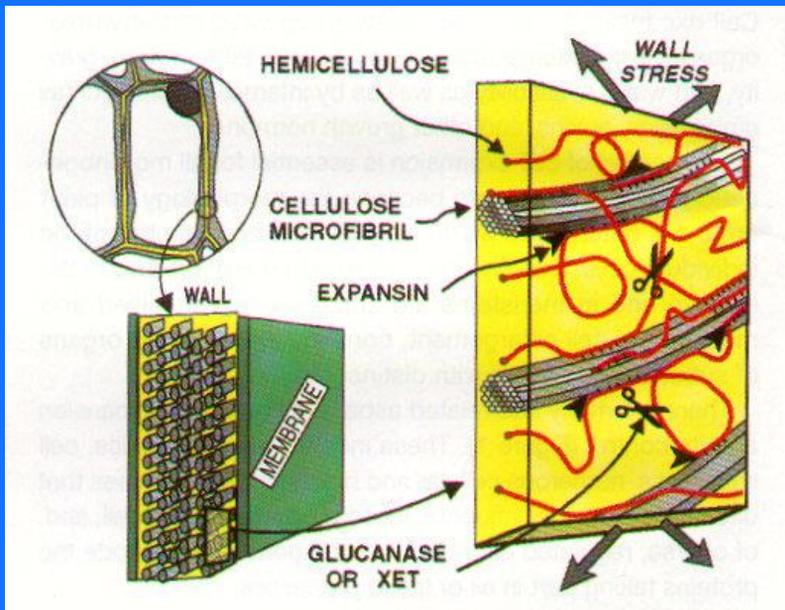
## COMPONENTES DA PAREDE CELULAR



## COMPONENTES DA PAREDE CELULAR

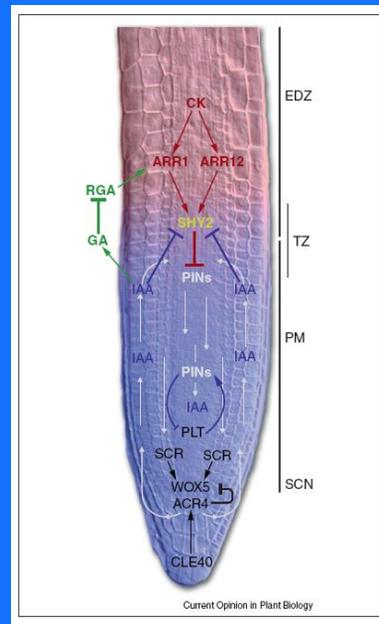
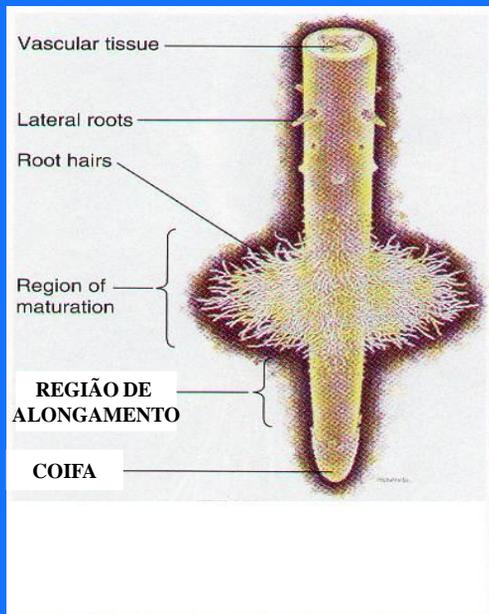


## AFROUXAMENTO DA PAREDE CELULAR POR ENZIMAS



## SINALIZAÇÃO HORMONAL: DIFERENCIAÇÃO CELULAR

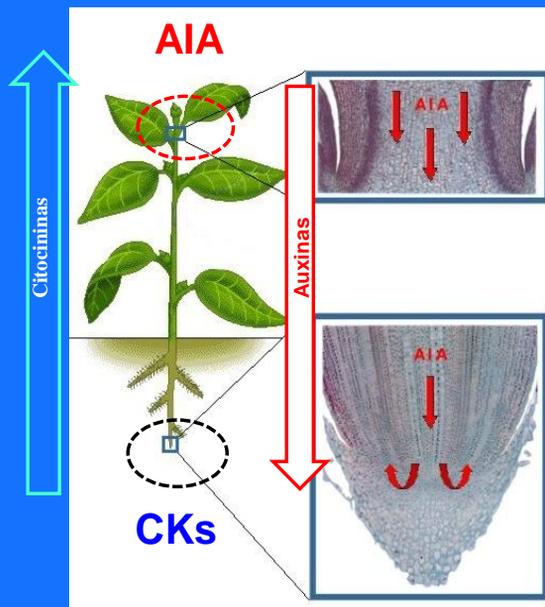
REGIÃO DE diferenciação



Azul = Auxinas (AIA)  
Rosa = Citocininas (CKs)

## Sinalização hormonal sistêmica:

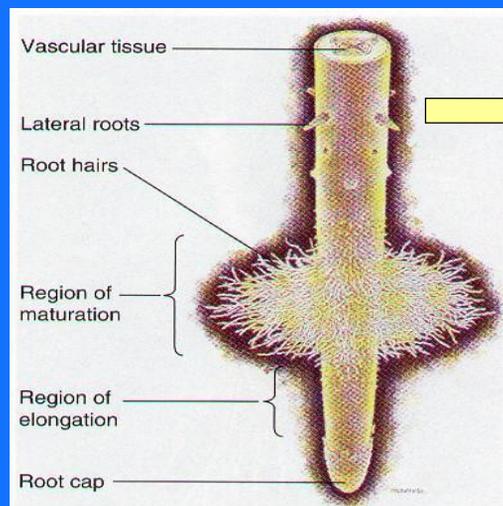
fluxo de auxinas (basípeto) / fluxo de citocininas (acrópeto)



Efeitos antagônicos - AIA X CKs - auxinas estimulam a formação de raízes e as citocininas inibem.

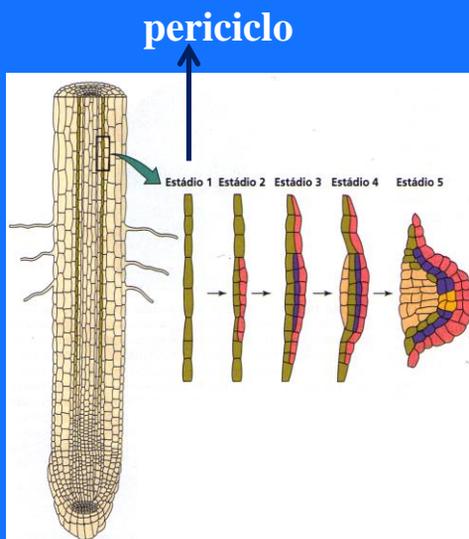
Kerbaui 2008

## COMO SE FORMAM AS RAÍZES LATERAIS? QUAL A SINALIZAÇÃO HORMONAL?

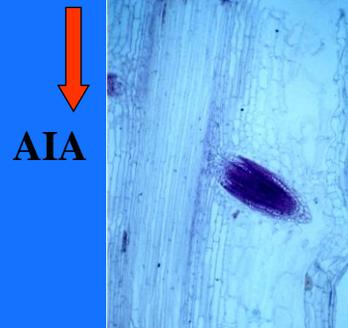


**Raízes laterais:**  
grandes responsáveis  
pela plasticidade da ASR

## ORIGEM DA FORMAÇÃO DO PRIMÓRDIO RADICULAR

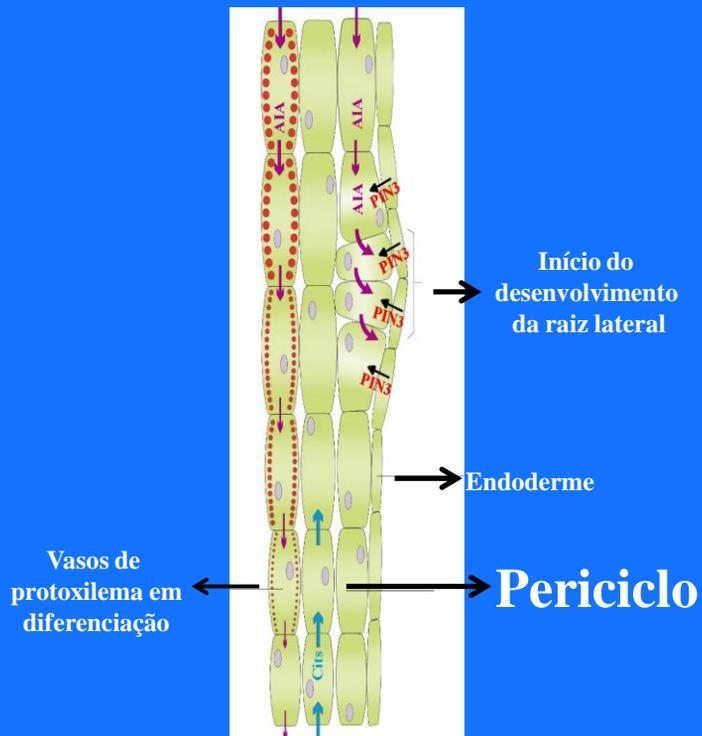


Taiz & Zeiger (2009)



Kerbaux (2019) Fisiologia Vegetal.

## SINALIZAÇÃO HORMONAL DA FORMAÇÃO DE RAÍZES LATERAIS



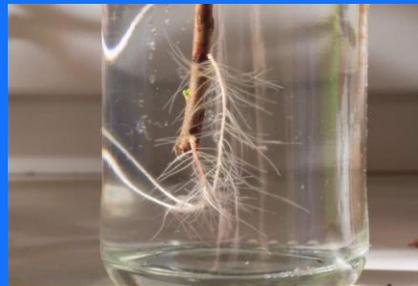
Kerbaux (2019) Fisiologia Vegetal.

**COMO SE FORMAM AS RAÍZES  
ADVENTÍCIAS? QUAL A  
SINALIZAÇÃO HORMONAL?**

## Formação de raízes adventícias

- Aquelas formadas a partir de tecidos não radiculares
- Importância para propagação de espécies: exemplo – estacas caulinares de frutíferas

# Formação de raízes adventícias em estacas caulinares



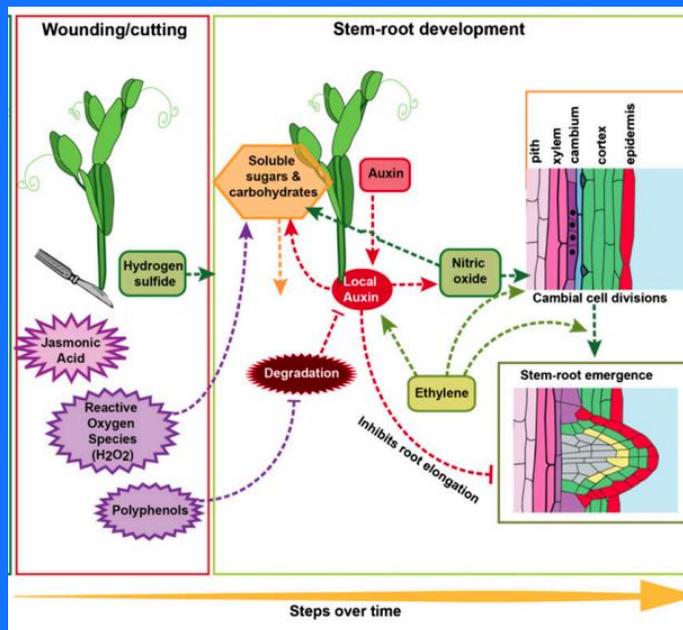
**Macieira – *Malus domestica***

# Formação de raízes adventícias em estacas caulinares



**Videira (*Vitis vinifera*)**

# Sinalização hormonal da formação de raízes adventícias em estacas caulinares



Steffens & Rasmussen, 2016

## AULA PRÁTICA: indução de raízes adventícias em estacas caulinares de planta ornamental herbácea



**AIB**

tratamento da extremidade caular cortada com uma auxina

Qual estaca foi tratada com auxina (AIB)?



Qual folha foi tratada com auxina (AIB)?



# Desenvolvimento do sistema caular

## Como a Arquitetura do Sistema Caulinar pode variar?



Qual a importância prática de se estudar o desenvolvimento do sistema caulinar e o grau de plasticidade desse desenvolvimento?

## Contextualizando...

- A vida na Terra depende da energia derivada do sol.
- Fotossíntese é o único processo de importância biológica que capta essa energia.
- Mesofilo das folhas: tecido fotossintético mais ativo onde estão localizados cloroplastos/clorofilas

## Contextualizando...

- Fotorreceptores: reações de sinalização a partir da luz incidente. Geram fotorrespostas.
- Sinalização em longa distância: sinal transmitido das folhas às raízes que coordena o desenvolvimento radicular e a captação de nutrientes.

## Objetivos da aula

- Conhecer :
  - os principais fatores que modificam a arquitetura do sistema caulinar;
  - Onde e como ocorre o crescimento do eixo caulinar;
  - Formação do sistema vascular;
  - O que é dominância apical e o controle hormonal do desenvolvimento das gemas laterais;

Todas as plantas apresentam eixo caulinar desenvolvido?



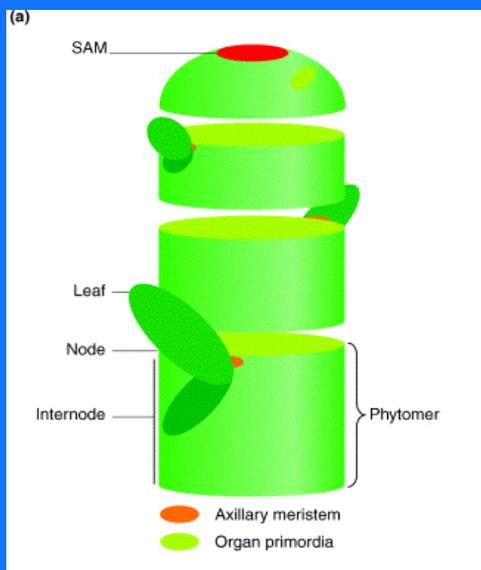
*Campylocentrum* (Orchidaceae)



*Chiloschista viridiflava* (Orchidaceae)

## CRESCIMENTO POR REPETIÇÃO DE MÓDULOS: O que são FITÔMEROS?

Fitômero: porção caulinar + folha + gema axilar



girassol



oliveira



Variações possíveis:  
Altura da planta +  
nº de ramos + comprimento + posição

## Alguns conceitos:

### Arquitetura do sistema caulinar-(ASC)

\*Disposição espacial dos fitômeros: posição, tamanho e forma.

- **Plasticidade do crescimento do sistema caulinar**

- **Capacidade de ajustar a ASC**

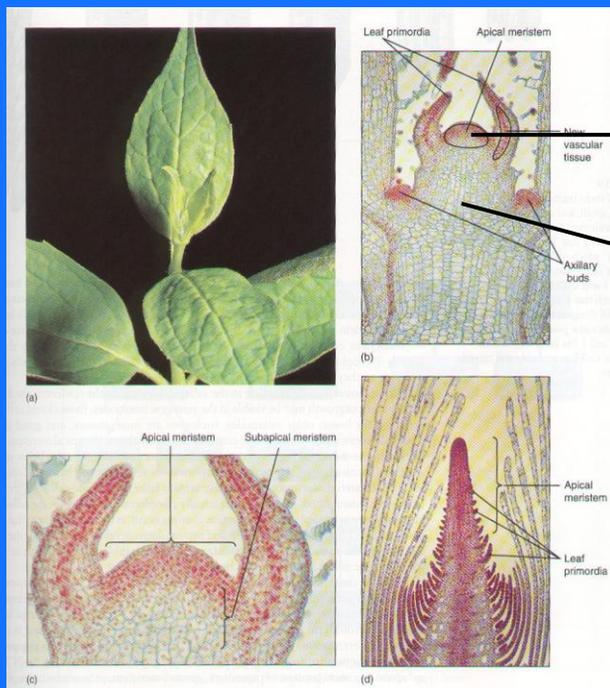
Importante aspecto do desenvolvimento, adaptando a planta a uma grande variedade de condições ambientais, como distribuição desigual de luz.

\*Modificação do padrão de ramificação – crescimento dos ramos por meio das gemas laterais

Onde e como ocorre o crescimento do  
eixo caulinar?

**DIVISÃO CELULAR**  
**ALONGAMENTO CELULAR**

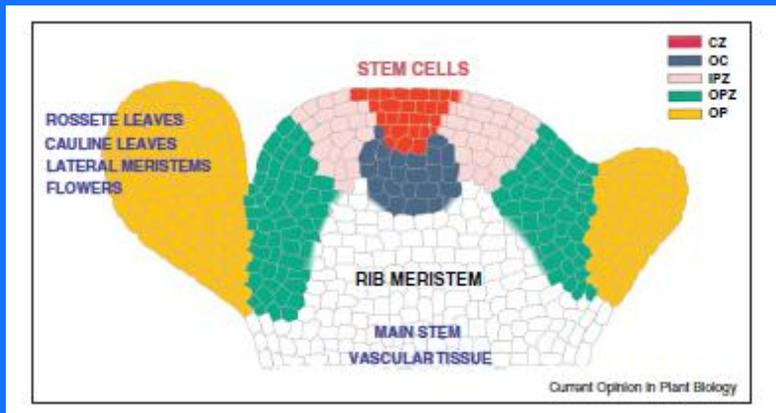
## MERISTEMA APICAL CAULINAR (MAC)



MAC

Região de alongamento

## Regiões do MAC e sua sinalização hormonal



CK = citocininas

Zona central: células-tronco (vermelho e azul)

Zona periférica: diferenciação orgãos laterais (rosa e verde)

Zona medular: diferenciação do caule e tecido vascular (branco)

Current Opinion in Plant Biology 2012, 15: 10-16

## SINALIZAÇÃO HORMONAL : primórdios foliares no MAC

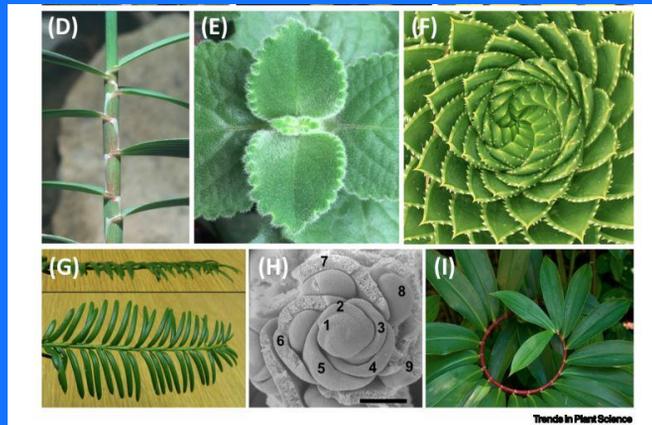


**AUXINA = AIA**

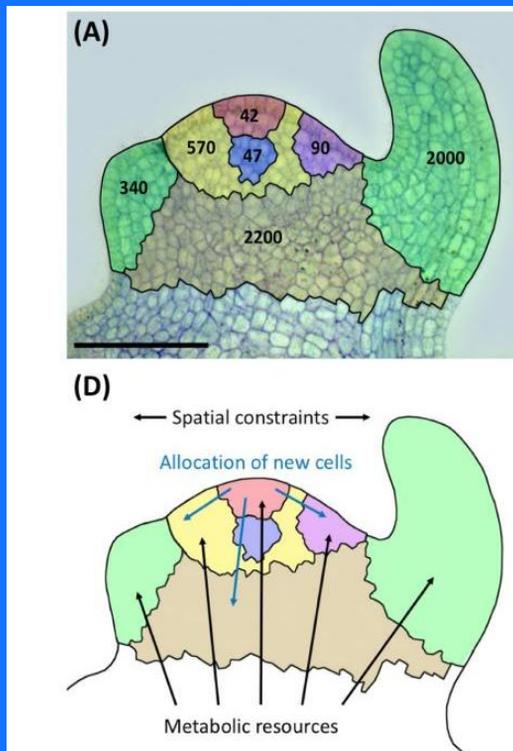
**Localização dos primórdios foliares no MAC: ALTA TAXA AIA/CKs**



**Padrões de FILOTAXIA**



## Relevância funcional da filotaxia

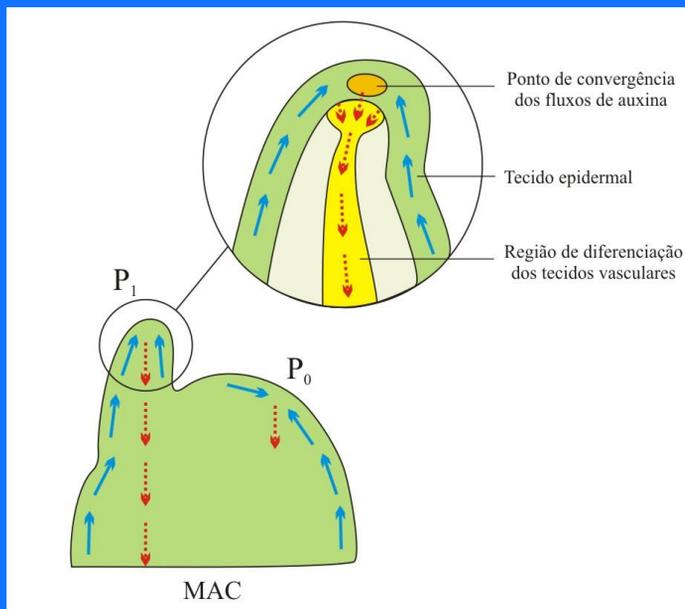


→ N° de células por região do MAC de tomateiro

→ Competição por recursos metabólicos entre as diferentes regiões do MAC limitaria surgimento dos primórdios foliares. Floema não alcança o meristema.

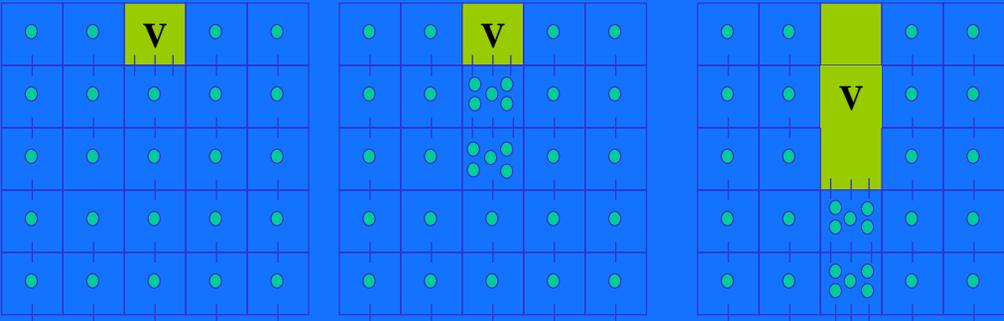
Trends in Plant Science 2022

## FORMAÇÃO DA VASCULARIZAÇÃO



KERBAUY 2019

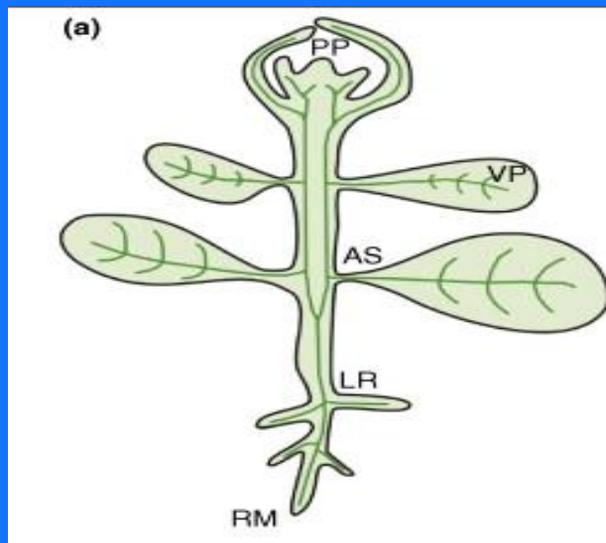
VASCULARIZAÇÃO: HIPÓTESE DA CANALIZAÇÃO DO SINAL (AIA)



KERBAUY 2008

## DIFERENCIAÇÃO DO TECIDO VASCULAR

- SINALIZAÇÃO POR AUXINAS



PLASTICIDADE DO DESENVOLVIMENTO VEGETAL  
NÚMERO DE RAMIFICAÇÕES

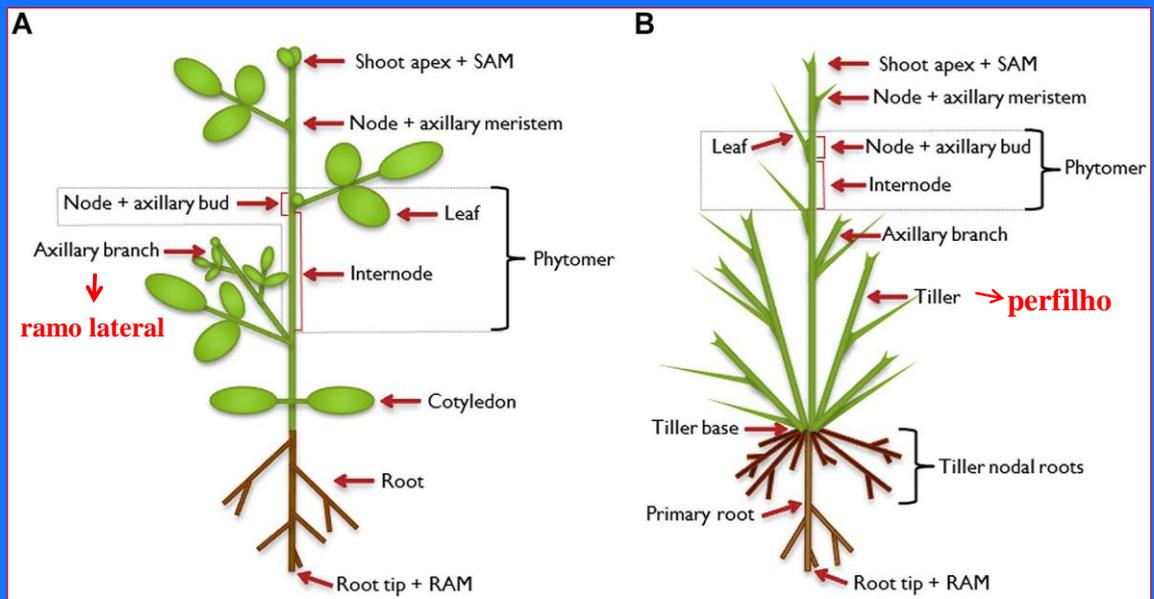


**Girassol**



**Tilandsia (Bromeliaceae)**

## Padrões de ramificação: monocot e eudicot



Front. Plant Sci. 2015 vol 6: 1-18

IMPORTÂNCIA DO  
DESENVOLVIMENTO DAS  
RAMIFICAÇÕES PARA A  
AGRICULTURA

AUMENTO DO N° DE FLORES ou FRUTOS



CRISÂNTEMO





**KALANCHOE**



# MACIEIRA



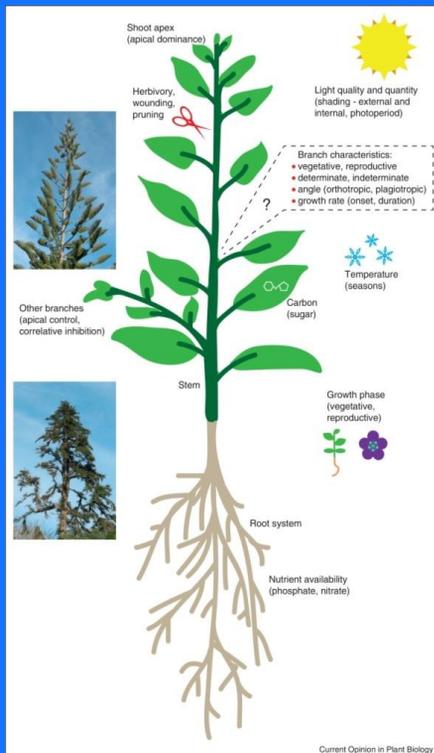
Fonte: <http://pt.wikipedia.org/wiki/Macieira>



## ÁRVORE DE KIWI



## Controle da ramificação: fatores internos (FI) e externos (FE)



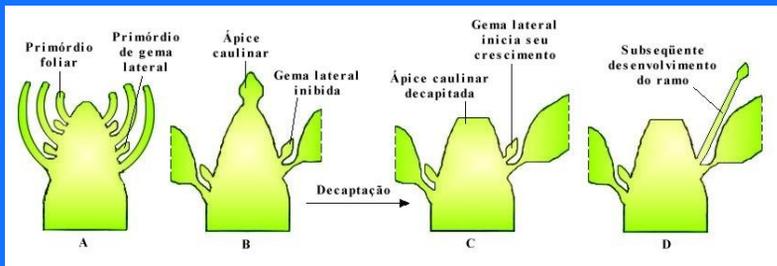
- **FI:** disponibilidade de
- fotoassimilados (**C**arbono)
- e “status” nutricional (**N**itrogênio endógeno)
- Taxa **C/N**

**FE:** luz, temperatura, disponibilidade de nutrientes no solo (**N**), herbivoria, etc

## DOMINÂNCIA APICAL

- INIBIÇÃO DO CRESCIMENTO DA GEMA LATERAL PELA APICAL

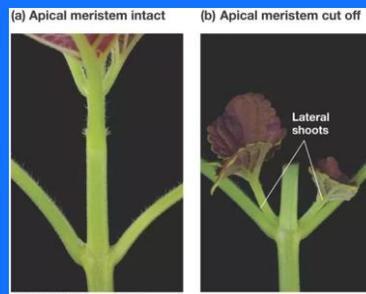
AIA: inibidor indireto do desenvolvimento das gemas laterais



KERBAUY 2008

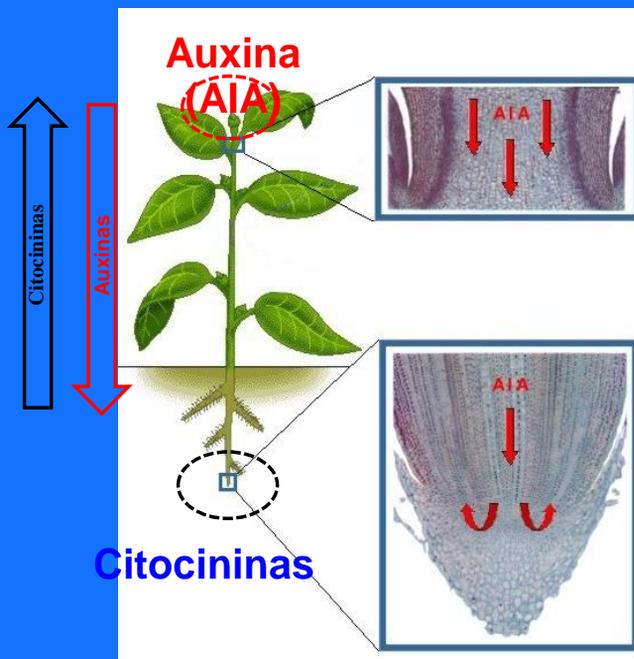
## QUEBRA DA DOMINÂNCIA APICAL: PROMOVE A RAMIFICAÇÃO DA PLANTA

Citocininas: promotoras do desenvolvimento das gemas laterais



Coleus

## OS FLUXOS DE AUXINAS E CITOCININAS NA PLANTA



### Funções das Citocininas:

- 1) Quebra da dominância apical
- 2) Ativa expansinas específicas de folhas;
- 3) Diferenciação de cloroplastos/clorofilas;
- 4) Divisão celular
- 5) Informação sobre o "status" de N da planta

## SINALIZAÇÃO HORMONAL DA DOMINÂNCIA APICAL

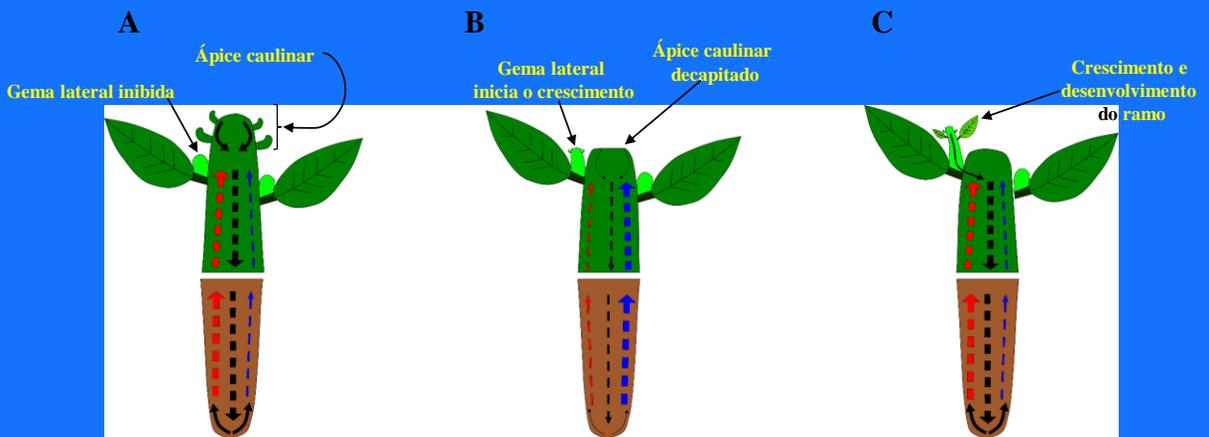
Hormônios participantes: estrigolactonas (-) e citocininas (+)

1) AIA AGE INDIRETAMENTE, INDUZINDO NAS RAÍZES OU CAULE A SÍNTESE DE UM HORMÔNIO, AS ESTRIGOLACTONAS (SL), QUE INIBEM O CRESCIMENTO DO RAMO LATERAL, INIBINDO O CICLO CELULAR NA GEMA LATERAL E A PRODUÇÃO DE PIN1 NA REGIÃO DO PECÍOLO.

2) AIA AGE INDIRETAMENTE, INIBINDO SÍNTESE DE CITOCININAS (CK) NAS RAÍZES OU NO PRÓPRIO NÓ.

3) CITOCININAS (CK) AGEM ESTIMULANDO O CICLO CELULAR E “ATRAINDO” AÇÚCARES (SUC) PARA A REGIÃO DA GEMA AXILAR (formação de um dreno forte) .

## SINALIZAÇÃO HORMONAL DA DOMINÂNCIA APICAL



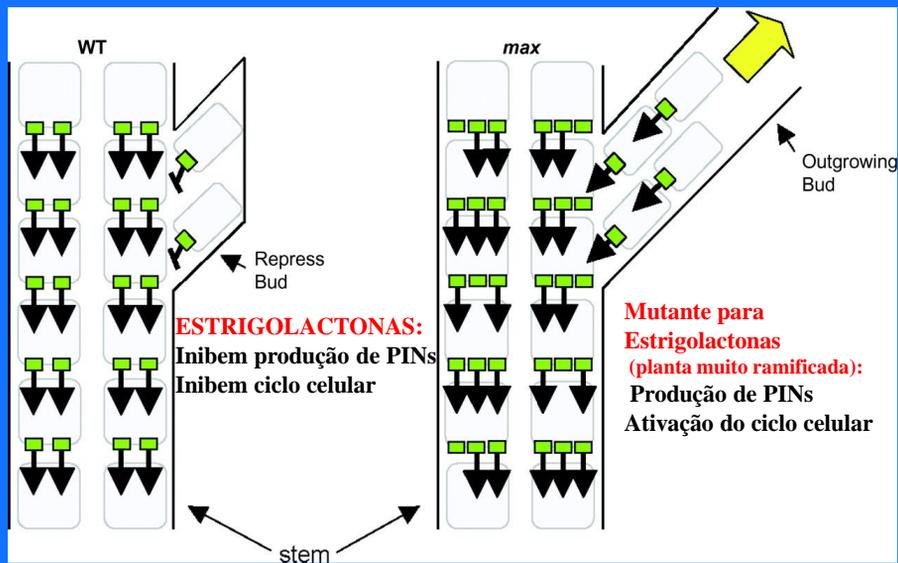
Auxina 

Estrigolactona 

Citocinina 

Kerbaui (ed.) Fisiologia Vegetal, 3ª ed. 2019

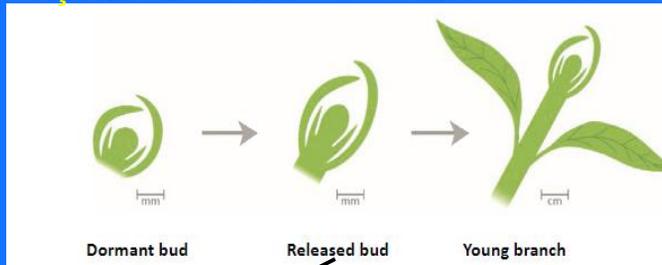
## MODO DE AÇÃO DAS ESTRIGOLACTONAS



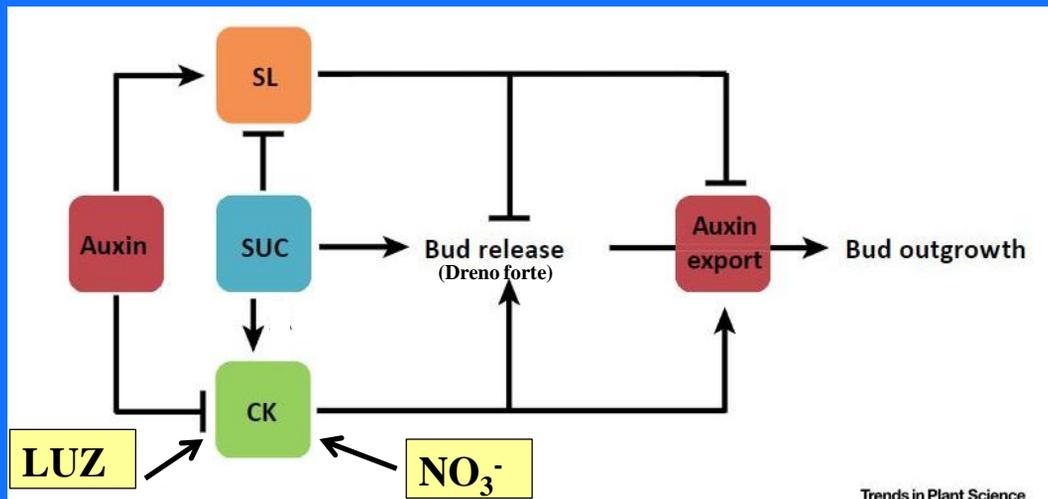
Ongaro, V. et al. J. Exp. Bot. 2008 59:67-74; doi:10.1093/jxb/erm134

Model for MAX pathway function through the regulation of auxin transport capacity

## SINALIZAÇÃO HORMONAL DA DOMINÂNCIA APICAL

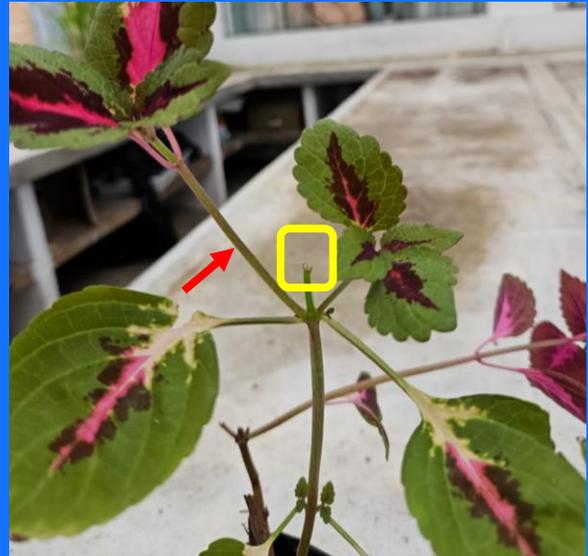
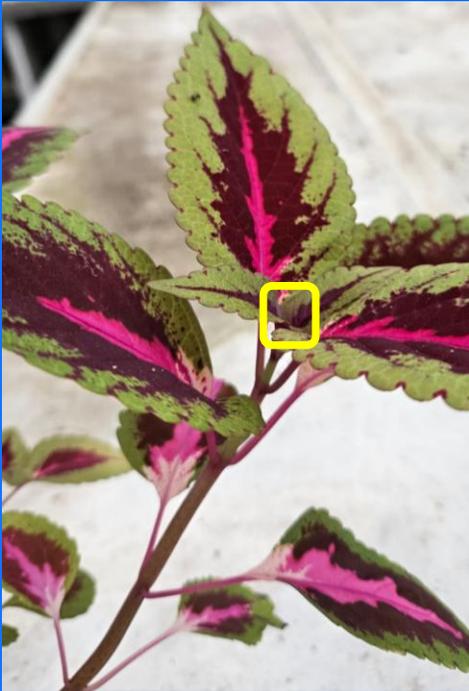


Quebra da dormência da gema lateral (bud release): processo em que a gema dormente é ativada, iniciando seu crescimento



Trends in Plant Science  
Barbier et al. 2019

**AULA PRÁTICA: quebra da Dominância Apical em Coleus**



## Referências bibliográficas

- Shaping plant architecture (2015): *Frontiers in Plant Science* vol 6 article 233
- The control of shoot branching: an example of plant information processing (2009) *32*: 694-703.
- Regulation of axillary shoot development (2014) *17*: 28-35.
- Shoot-to-root mobile transcription factor HY coordinates plant carbon and nitrogen acquisition (2016) *Current Biology* *26*: 1-7.
- Shoot-Root Communication in flowering plants (2017) *Current Biology* *27*: R973-R978
- An update on the signals controlling shoot branching (2019) *Trends in Plant Science* vol 24 (3).
- Law and order in plants – the origin and functional relevance of phyllotaxis. (2022) *Trends in Plant Science* vol 27 (10).

## BIBLIOGRAFIA

- HORMONE SIGNALING IN PLANT DEVELOPMENT (2012) CURRENT OPINION IN PLANT BIOLOGY 15: 92-96
- GROWTH AND DEVELOPMENT OF ROOT APICAL MERISTEM (2012) CURRENT OPINION IN PLANT BIOLOGY 15: 17-23
- INTEGRATION OF LOCAL AND SYSTEMIC SIGNALING PATHWAYS FOR PLANT N RESPONSES (2012) CURRENT OPINION IN PLANT BIOLOGY 15: 185-191
- THE IMPORTANCE OF NUTRITIONAL REGULATION OF PLANT WATER FLUX (2009) OECOLOGIA 161: 15-24
- MOLECULAR AND ENVIROMENTAL REGULATION OF ROOT DEVELOPMENT (2019) ANNUAL REVIEW OF PLANT BIOLOGY 70: 465-488
- ISRAEL JOURNAL OF PLANT SCIENCE (2020) Open Access
- ROOT ARCHITECTURE AND HYDRAULICS CONVERGE FOR ACCLIMATION TO CHANGING WATER AVAILABILITY. (2020) NATURE PLANTS 6: 744-749

- GENES AND NETWORKS REGULATING ROOT ANATOMY (2015) NEW PHYTOLOGIST 208: 26-38
- OSCILLATING GENE EXPRESSION. DETERMINES COMPETENCE FOR PERIODIC ARABIDOPSIS ROOT BRANCHING (2010) SCIENCE 329: 1306-1311
- GETTING TO THE ROOTS OF IT: GENETIC AND HORMONAL CONTROL OF ROOT ARCHITECTURE.(2013) FRONTIERS IN PLANT SCIENCE 4: 1-30
- ROOTS WITHSTANDING THEIR ENVIRONMENT: EXPLOITING ROOT SYSTEM ARCHITECTURE RESPONSES TO ABIOTIC STRESS TO IMPROVE CROP TOLERANCE. (2016) FRONTIERS IN PLANT SCIENCE VOL 7 AGOSTO
- NITROGEN ECONOMICS OF ROOT FORAGING: TRANSITIVE CLOSURE OF THE NITRATE–CYTOKININ RELAY AND DISTINCT SYSTEMIC SIGNALING FOR N SUPPLY VS. DEMAND. PNAS NOVEMBER 8, 2011 108 (45) 18524-18529
- HYDROTROPISM: HOW ROOTS SEARCH FOR WATER. J. EXP. BOT. 2018; 69: 2759-2771
- IDENTIFICATION OF GENES ENRICHED IN RICE ROOTS OF THE LOCAL NITRATE TREATMENT AND THEIR EXPRESSION PATTERNS IN SPLIT-ROOT TREATMENT. GENE 297 (2002) 93–102
- PLANT HORMONE CROSS-TALK: THE PIVOT OF ROOT GROWTH. JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY (2015)VOL. 66, NO. 4 PP. 1113–1121.
- CHALLENGES OF MODIFYING ROOT TRAITS IN CROPS FOR AGRICULTURE. TRENDS IN PLANT SCIENCE 19 (2014)PP.779-788.
- VASCULAR EPIPHYTES: PLANTS HAVE BROKEN TIES WITH THE GROUND. .BIOLOGY BULLETIN REVIEW (2022) 12: 304-333
- THE PHYSIOLOGY OF ADVENTITIOUS ROOTS. PLANT PHYSIOLOGY (2016) 170: 603-617