

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)

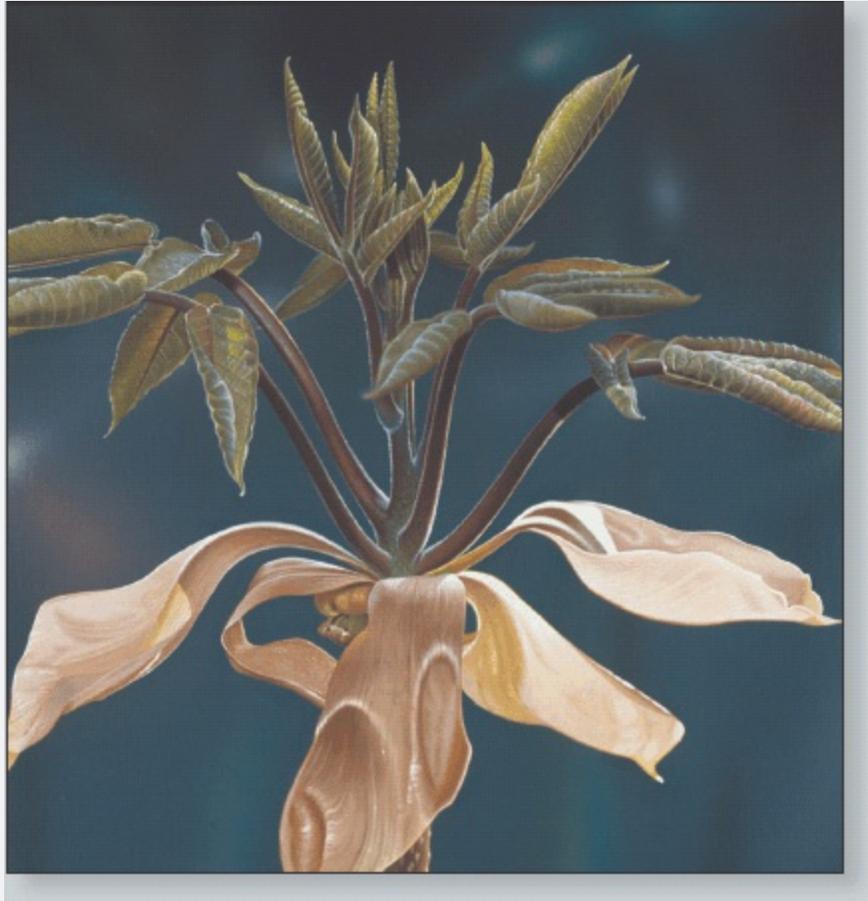
René Gonçalves da Silva Carneiro (Capítulo 30)

Rose Mary Isaias (Capítulo 25)

Wellington Braz Carvalho Delitti (Capítulos 31 e 32)



Sistema Caulinar | Estrutura Primária e Desenvolvimento



Sistema caulinar em expansão. Durante o inverno, este sistema caulinar de cária (*Carya ovata*) estava com os entrenós muito comprimidos e tinha a aparência de uma gema terminal apenas. A expansão da gema fez com que as escamas protetoras marrons se separassem e dobrassem para fora. Quando o sistema caulinar está totalmente expandido, uma nova gema terminal se forma e passa por um período de dormência antes que seja também capaz de se expandir e repetir o ciclo.

SUMÁRIO

- Origem e crescimento dos tecidos primários do caule
- Estrutura primária do caule
- Relação entre os tecidos vasculares do caule e da folha
- Morfologia e estrutura da folha
- Folhas de gramíneas
- Desenvolvimento da folha
- Abscisão foliar
- Transição entre o sistema vascular da raiz e do sistema caulinar
- Desenvolvimento da flor
- Modificações do caule e da folha

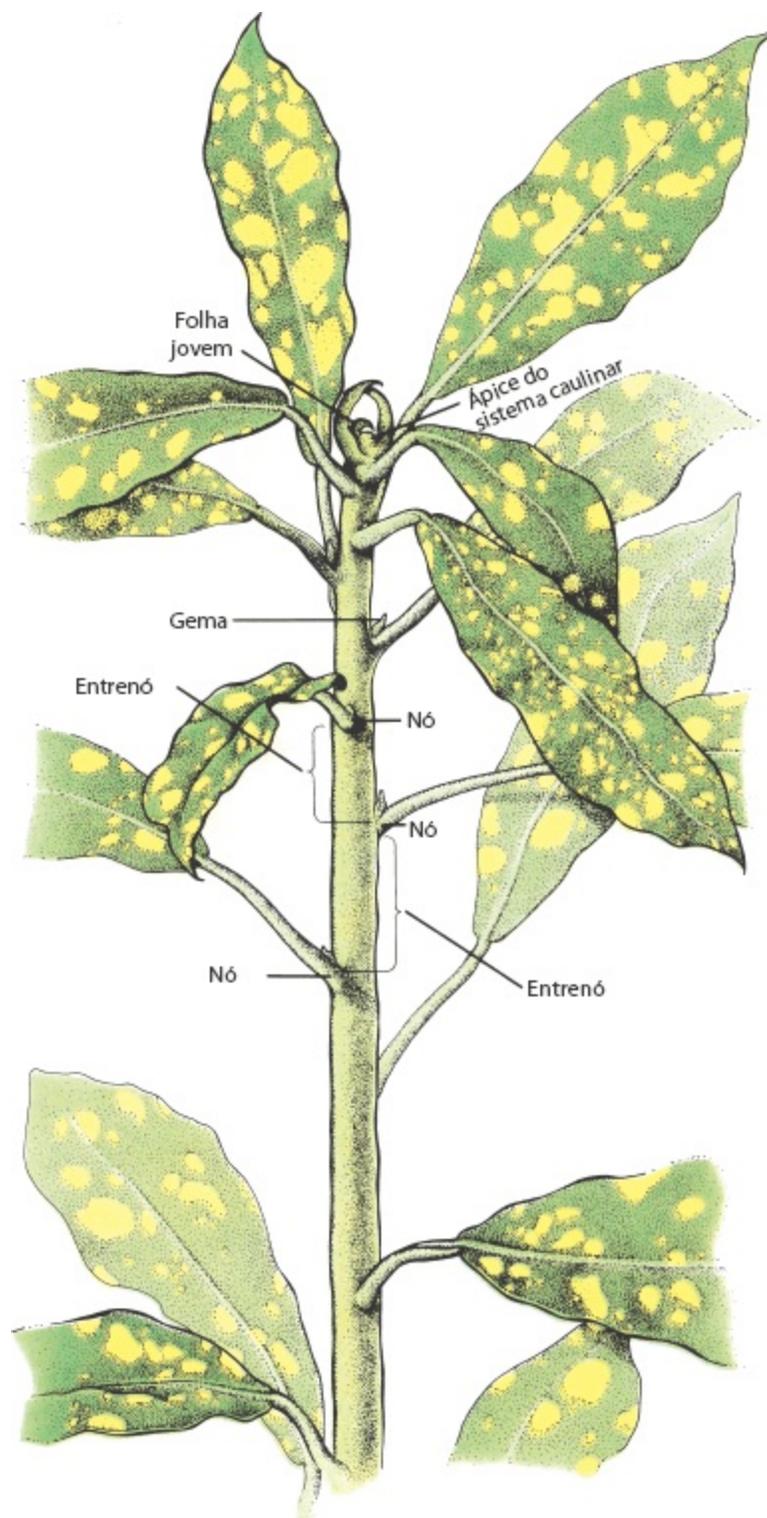
O *sistema caulinar*, constituído pelo caule e suas folhas, é a parte da planta que fica acima do solo e que nos é familiar. Seu desenvolvimento começa no embrião, onde pode ser representado pela plúmula, que é constituída por epicótilo (o caule acima do nível de inserção dos cotilédones), uma ou mais folhas jovens e um meristema apical, ou apenas pelo meristema apical. Como veremos, o sistema caulinar é estruturalmente mais complexo do que a raiz. Diferentemente da raiz, o sistema caulinar apresenta nós e entrenós, com uma ou mais folhas conectadas a cada nó (Figuras 25.1 e 25.2). Enquanto o ápice do sistema caulinar produz folhas e gemas axilares, as quais se desenvolvem em sistemas caulinares laterais (ramos), o ápice da raiz não forma órgãos laterais. (Você se lembrará do Capítulo 24, que as raízes laterais se originam na região de maturação, que se situa acima do ápice da raiz.) Em cada nó, um ou mais cordões do cilindro vascular do caule curvam-se para fora e dirigem-se para a folha, deixando uma ou mais lacunas no cilindro vascular oposto à folha. Tais lacunas não existem nos cilindros vasculares (protostelos) das raízes.

As duas funções principais associadas aos caules são *suporte* e *condução*. As folhas – os principais órgãos fotossintetizantes da planta – são sustentadas pelos caules, os quais as colocam em posições favoráveis para a exposição à luz. As substâncias produzidas nas folhas são transportadas para baixo, via floema dos caules, em direção aos sítios onde são necessárias, como regiões em desenvolvimento e tecidos de armazenamento de caules e raízes. Ao mesmo tempo, a água e os íons minerais são transportados ascendentemente, via xilema das raízes, através do caule em direção às folhas.

PONTOS PARA REVISÃO

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

1.	Descreva a estrutura do meristema apical caulinar das angiospermas. Qual a relação entre as zonas do meristema apical e os meristemas primários do sistema caulinar?
2.	Nomeie os três tipos básicos de organização que são encontrados nos caules das plantas com sementes em estrutura primária?
3.	O que são traços foliares e de que modo eles são indicativos da relação íntima que existe entre o caule e a folha?
4.	Quais hipóteses foram propostas para explicar o padrão de disposição das folhas nos caules?
5.	Descreva as diferenças estruturais existentes entre as folhas de monocotiledôneas daquelas de outras angiospermas.
6.	Como as mutações homeóticas contribuíram para o entendimento do controle genético do desenvolvimento floral?

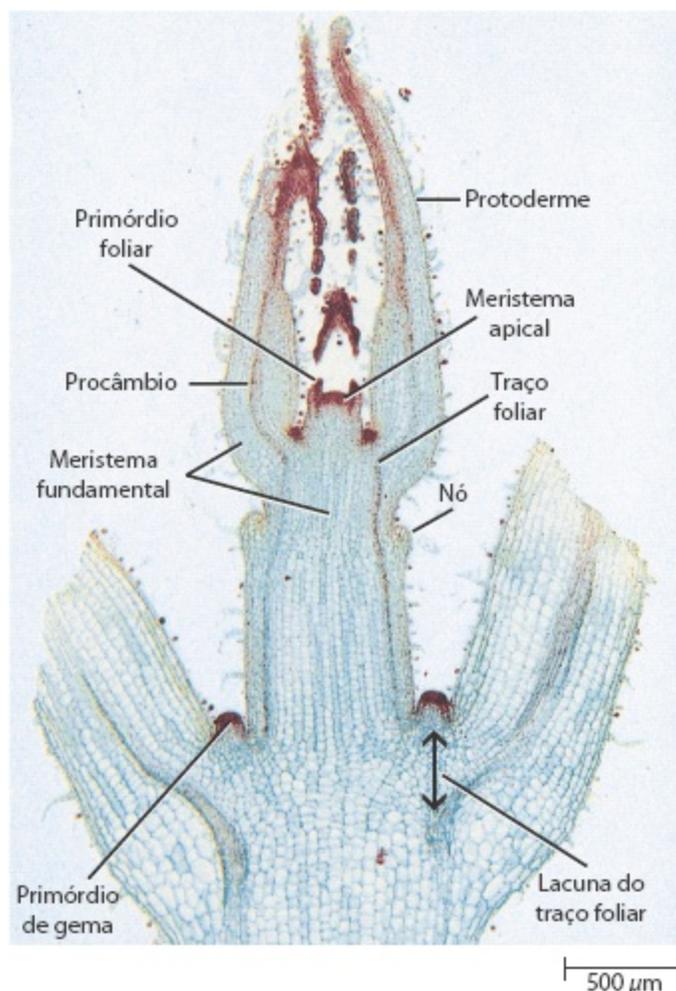


25.1 Porção do sistema caulinar de *Croton*. As folhas de *Croton*, uma eudicotiledônea, são manchadas devido a variações clonais que interferem na sua capacidade de produzir clorofila. Essas folhas estão dispostas em espiral ao longo do caule. No ápice, as folhas estão tão próximas que os nós e os entrenós não são distinguíveis como regiões separadas do caule. O crescimento em comprimento do caule entre as sucessivas folhas, as quais estão ligadas ao caule nos nós, resulta na formação dos entrenós.

Origem e crescimento dos tecidos primários do caule

O meristema apical do sistema caulinar é uma estrutura dinâmica que, além de adicionar células ao corpo primário da planta, produz repetitivamente os primórdios foliares e os primórdios de gemas, resultando em uma sucessão de unidades similares denominadas *fitômeros* (Figura 25.3). Os

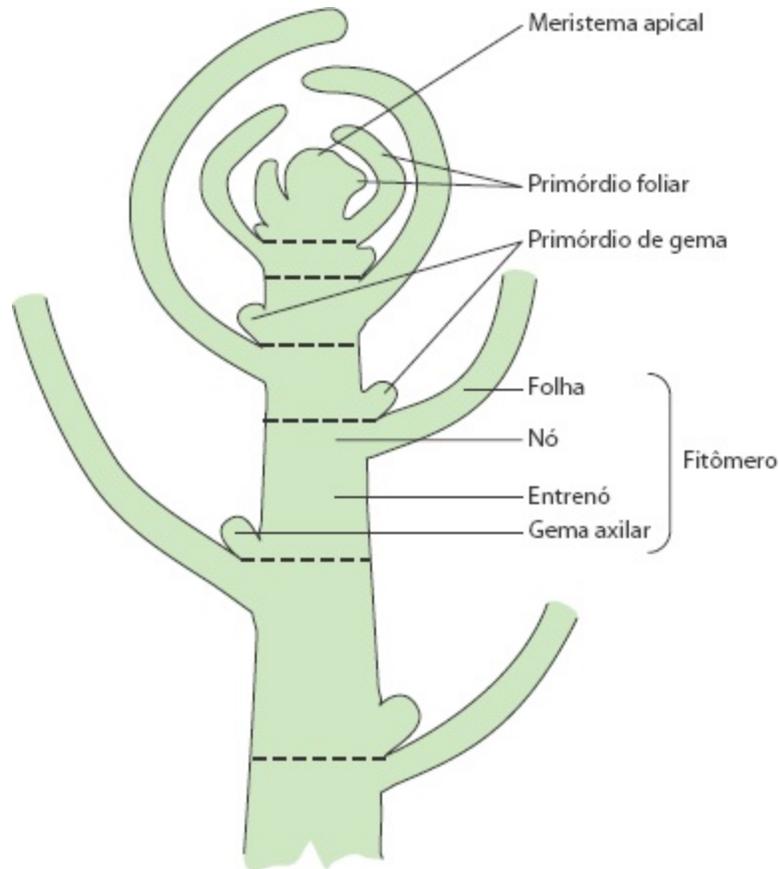
primórdios foliares desenvolvem-se em folhas e os *primórdios de gemas*, em sistemas caulinares laterais. Diferentemente do meristema apical da raiz, o meristema apical do sistema caulinar vegetativo carece de uma cobertura protetora especializada comparável à coifa. Por outro lado, este meristema é, geralmente, circundado por folhas jovens que se dobram sobre ele, conferindo-lhe proteção. Embora o termo “*ápice do sistema caulinar*” seja, frequentemente, usado como um sinônimo para o meristema apical do sistema caulinar, o meristema apical representa, mais corretamente, apenas a parte do sistema caulinar que se situa distalmente, ou acima, do primórdio foliar mais jovem. O ápice do sistema caulinar inclui o meristema apical juntamente com a região subapical que porta os primórdios foliares jovens.



25.2 Ápice do sistema caulinar de cóleo* (*Plectranthus blumei*). As folhas de cóleo, uma eudicotiledônea, são opostas umas às outras nos nós. Cada par sucessivo está em ângulo reto com o par anterior (filotaxia decussada), e, desse modo, as folhas de um nó marcado estão em ângulo reto ao plano da seção. (Ver adiante a discussão sobre traços foliares, lacunas de traços foliares e filotaxia.)

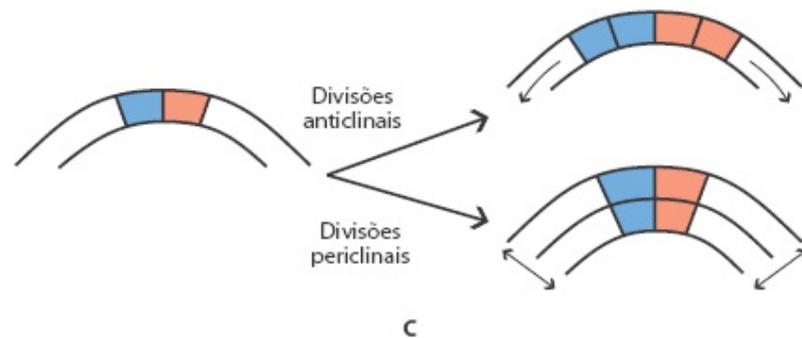
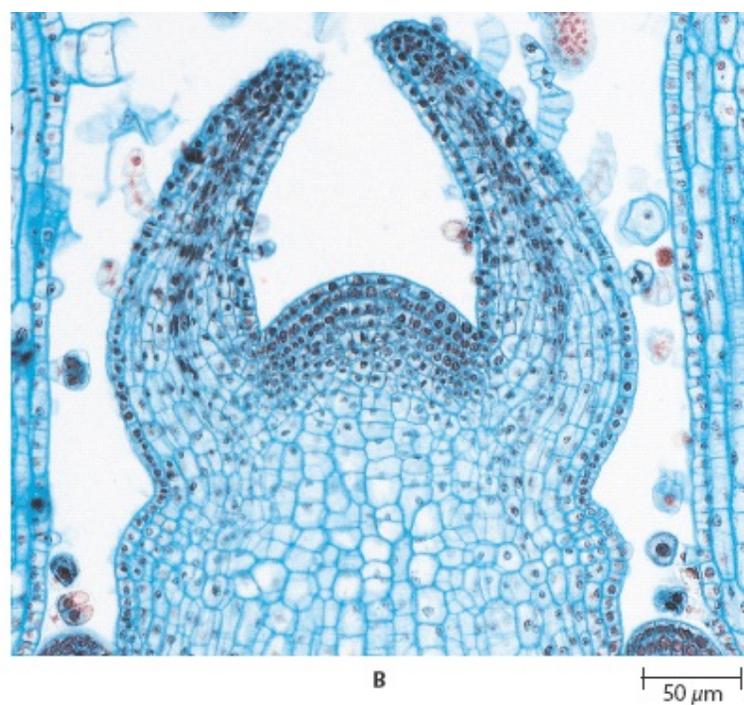
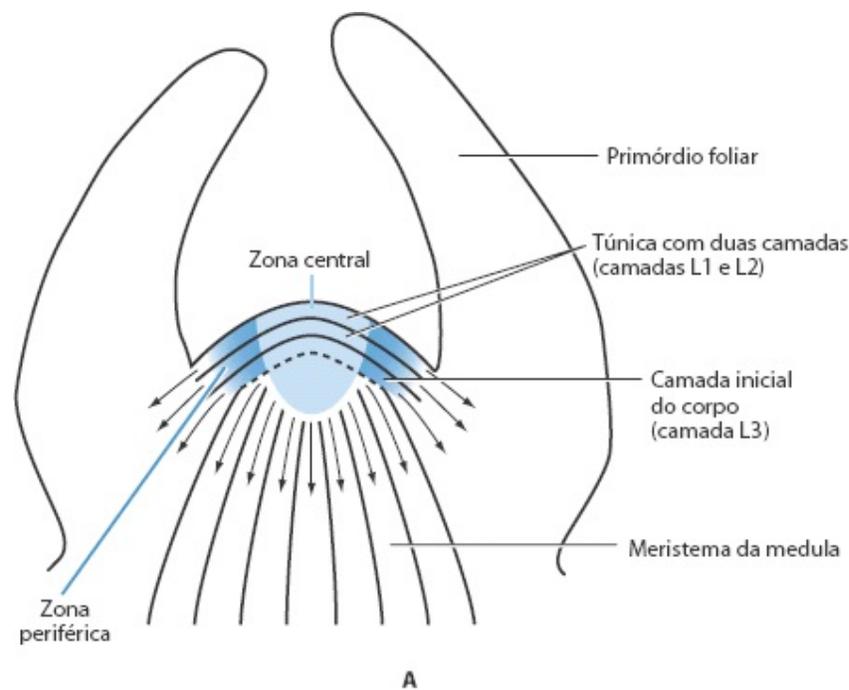
O meristema apical do sistema caulinar vegetativo da maioria das plantas floríferas apresenta uma organização denominada *túnica-corpo* (Figura 25.4). As duas regiões – túnica e corpo – distinguem-se pelos planos de divisão celular nelas presentes. A túnica é constituída pela(s) camada(s) de célula(s) mais externa(s) que se dividem *anticlinalmente*, ou seja, no plano perpendicular à superfície do meristema (Figura 25.4C). Estas divisões contribuem para o crescimento em superfície, sem aumento no número de camadas celulares no meristema. O corpo consiste em um conjunto de células localizado abaixo das camadas da túnica. No corpo, as células dividem-se em vários planos, aumentando o volume do sistema caulinar em desenvolvimento. O corpo e cada camada da túnica têm as suas próprias iniciais. As iniciais do corpo localizam-se abaixo daquelas da túnica e adicionam

células ao corpo, dividindo-se *periclinalmente*, ou seja, no plano paralelo à superfície apical (Figura 25.4C). Assim, o número de camadas de células iniciais em um dado meristema é igual ao número de camadas da túnica mais um.



25.3 Fitômeros. O meristema apical do ápice do sistema caulinar é protegido pelas folhas jovens que se dobram sobre ele, como visto nesta seção longitudinal do sistema caulinar de uma eudicotiledônea. A atividade do meristema apical, que repetitivamente produz primórdios de folhas e gemas axilares, resulta em uma sucessão de unidades repetidas denominadas fitômeros. Cada fitômero é constituído por um nó com sua folha, o entrenó abaixo dessa folha e a gema na base do entrenó. Os limites dos fitômeros estão indicados pelas linhas tracejadas. Observe que os entrenós aumentam de tamanho à medida que se distanciam do meristema apical. O alongamento internodal é responsável pela maior parte do aumento em comprimento do caule.

O número de camadas da túnica varia de espécie para espécie. Muitas eudicotiledôneas têm ápices constituídos por três camadas de células superpostas: duas camadas de túnica e a camada de células iniciais do corpo. Essas três camadas de células são designadas comumente L1 (externa), L2 e L3 (internas) (L, do inglês *layer*, camada) (Figura 25.4A). Embora a camada L1 se divida quase exclusivamente anticlinalmente, suas células podem ocasionalmente se dividir periclinalmente. Quando isto acontece, a célula-filha interna é deslocada para a camada L2, onde se diferencia como se fosse derivada da camada L2.



25.4 Organização túnica-corpo. **A e B.** Detalhe do ápice do sistema caulinar de cóleo (*Plectranthus blumei*). A túnica em cóleo tem duas camadas, representadas pelas camadas L1 e L2 do meristema apical. A camada inicial do corpo é representada pela camada L3. O corpo e as porções das camadas da túnica que o recobrem correspondem à zona central. A porção com maior atividade mitótica do meristema apical corresponde à zona periférica. **C.** Diagrama ilustrando as divisões anticlinais e periclinais. As divisões celulares nas camadas da túnica são quase exclusivamente anticlinais, e aquelas da camada inicial do corpo são tanto anticlinais quanto periclinais. Dividindo-se periclinalmente, as células da camada inicial do corpo adicionam células ao corpo.

Deslocamentos similares podem ocorrer entre as derivadas das camadas L2 e L3, com resultados comparáveis. Aqui, outra vez, fica evidente que a diferenciação celular não depende apenas da linhagem celular, e sim da posição final da célula no órgão em desenvolvimento (ver Quadro “Chegando à raiz do desenvolvimento do órgão”, no Capítulo 24).

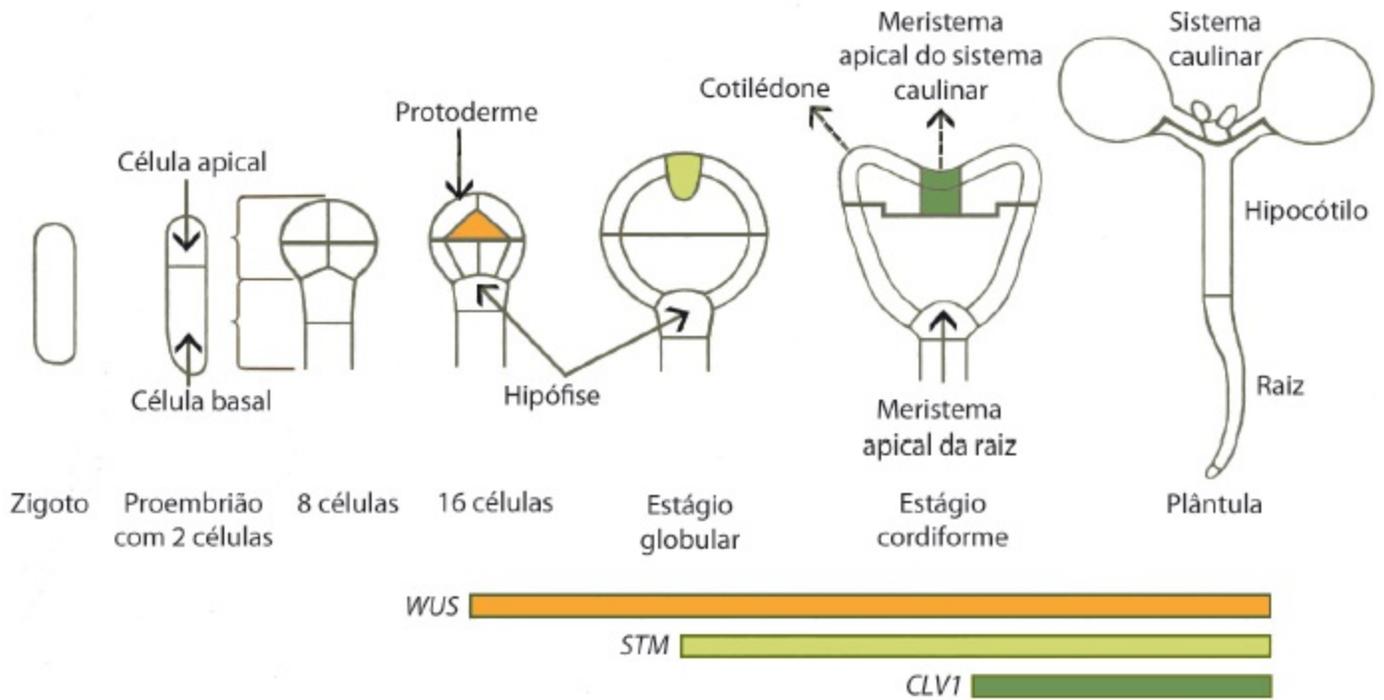
No ápice do sistema caulinar das angiospermas, o corpo e as camadas da túnica que cobrem o corpo constituem a chamada *zona central*, a qual corresponde ao promeristema do meristema apical do sistema caulinar. A zona central é circundada pela *zona periférica* ou meristema periférico, que se origina parcialmente da túnica (camadas L1 e L2) e parcialmente do corpo, cuja origem pode ser traçada a partir da camada L3 (Figura 25.4). Tridimensionalmente, a zona periférica forma um anel ao redor da zona central. Internamente a esse anel e logo abaixo da zona central está o *meristema da medula*. As divisões celulares são relativamente pouco frequentes na zona central; esta é análoga ao centro quiescente do meristema apical da raiz. Contudo, a zona periférica apresenta grande atividade

mitótica.

Estudos genéticos e moleculares têm identificado os genes que são necessários para o estabelecimento e a regulação do tamanho do meristema apical do sistema caulinar vegetativo em *Arabidopsis* (Figura 25.5). Por exemplo, o estabelecimento do meristema apical do sistema caulinar requer a atividade do gene *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*,* o qual se expressa, inicialmente, em uma ou duas células do embrião em estágio globular. Mutações graves no *stm* que geram perda de função resultam em plântulas com raízes, hipocótilos e cotilédones normais, mas sem meristema apical. Um segundo gene, *WUSCHEL (WUS)*, primeiramente expresso no embrião com 16 células – bem antes de o meristema se tornar evidente – é necessário tanto para o estabelecimento do meristema apical como para a manutenção da função da célula inicial. Nos mutantes *wus*, as iniciais se diferenciam. O RNA mensageiro de *STM* está presente nas zonas central e periférica do meristema apical do sistema caulinar, mas está ausente nos primórdios foliares em desenvolvimento. No embrião totalmente desenvolvido, a expressão de *WUS* está restrita a um pequeno grupo de células da zona central abaixo da camada L3 (a camada das iniciais do corpo) e persiste por todo o desenvolvimento do sistema caulinar.

Em adição ao *STM* e ao *WUS*, que promovem o funcionamento da célula inicial, os genes *CLAVATA (CLV1, CLV2, CLV3)* regulam o tamanho do meristema pela repressão da atividade da célula inicial. Mutações nos genes *CLV* causam um acúmulo de células indiferenciadas na zona central, levando ao aumento no tamanho do meristema. A expressão do *CLV3* é primariamente restrita às camadas L1 e L2 e a algumas células da L3, e provavelmente marca as iniciais nestas camadas. As células que expressam os genes *CLV1* e *CLV2* estão abaixo das camadas L1 e L2, e o gene *WUS* é expresso na porção mais interna do meristema. A região de células expressando o *WUS* é denominada *centro organizador*, porque confere a identidade de células iniciais às células vizinhas sobrepostas, enquanto sinais da região de células expressando o *CLV3*, através da região expressando *CLV1* e *CLV2*, agem negativamente reduzindo a atividade de células iniciais. Assim, a interação entre *WUS* e *CLV3* estabelece uma retroalimentação com o potencial para ajustar o tamanho da população de células iniciais.

Qual a relação entre essas zonas e os meristemas primários do sistema caulinar? A protoderme sempre se origina da camada mais externa da túnica (L1), enquanto o procâmbio e parte do meristema fundamental (o córtex e, algumas vezes, parte da medula) são derivados do meristema periférico. O restante do meristema fundamental (toda ou a maior parte da medula) é formado pelo meristema da medula.



25.5 Formação do meristema apical caulinar. As barras horizontais demonstram os estágios nos quais o RNA mensageiro para cada um dos genes é detectado. A primeira indicação da formação do meristema apical do sistema caulinar durante o desenvolvimento de *Arabidopsis* é o início da expressão do gene *WUS* no estágio de embrião com 16 células. Isto ocorre muito antes de o meristema se tornar discernível. Subsequentemente, a expressão do *STM* e do *CLV1* é iniciada. O início da expressão do *STM* é independente da atividade do *WUS*, e a iniciação da expressão do *CLV1* é independente do *STM*. Observe que a divisão assimétrica do zigoto origina uma célula apical pequena e uma célula basal grande. A célula apical é a precursora do embrião propriamente dito, e a célula basal origina o suspensor. Divisões transversais e verticais da célula apical resultam em um proembrião com oito células, com duas camadas de quatro células cada. As quatro células superiores originam o meristema apical do sistema caulinar e os cotilédones, e as quatro inferiores originam o hipocótilo. A célula superior do suspensor filamentososo divide-se transversalmente, e a célula superior (hipófise) origina as células centrais do meristema apical da raiz e a columela da coifa. O restante do meristema apical da raiz e a coifa lateral são derivados do embrião propriamente dito.



25.6 Crescimento das gemas da castanheira-da-índia. Estágios no crescimento da gema terminal e de duas gemas laterais em castanheira-da-índia (*Aesculus hippocastanum*). **A.** Os sistemas caulinares jovens estão compactamente agrupados nas gemas e protegidos por escamas, que são folhas bastante modificadas

formadas tardiamente na estação de crescimento anterior. **B.** As gemas abrem-se para expor as folhas rudimentares mais velhas. **C.** O alongamento internodal separou os nós uns dos outros. A gema terminal da castanheirada-índia é uma gema mista, contendo tanto folhas quanto flores, embora as flores não sejam visíveis aqui. As gemas laterais produzem somente folhas.

Embora os tecidos primários do caule passem por períodos de crescimento similares àqueles da raiz, o caule não pode ser dividido ao longo de seu eixo em regiões de divisão celular, alongamento e maturação, como ocorre com as raízes. Quando em crescimento ativo, o meristema apical do sistema caulinar origina primórdios foliares em uma sucessão tão rápida que os nós e os entrenós não podem, a princípio, ser distinguidos. À medida que o crescimento caulinar começa a ocorrer entre os locais nos quais as folhas estão conectadas, as partes alongadas do caule assumem a aparência de entrenós e as porções do caule nas quais as folhas estão conectadas tornam-se reconhecidas como nós (Figuras 25.1 e 25.6). Assim, o aumento no comprimento do caule ocorre principalmente por alongamento internodal, que pode ocorrer simultaneamente em diversos entrenós.

A atividade meristemática que causa o alongamento do entrenó pode ser bem uniforme através deste. Em algumas espécies, ela ocorre como uma onda que progride da base para o ápice do entrenó, enquanto em outras, tais como as gramíneas, ela é restrita à base do entrenó. Uma região meristemática localizada no entrenó em alongamento é denominada *meristema intercalar* (uma região meristemática entre duas regiões mais diferenciadas). Certos elementos do xilema primário e do floema primário – especificamente do protoxilema e protofloema – diferenciam-se dentro do meristema intercalar e conectam as regiões mais diferenciadas do caule acima e abaixo do meristema.

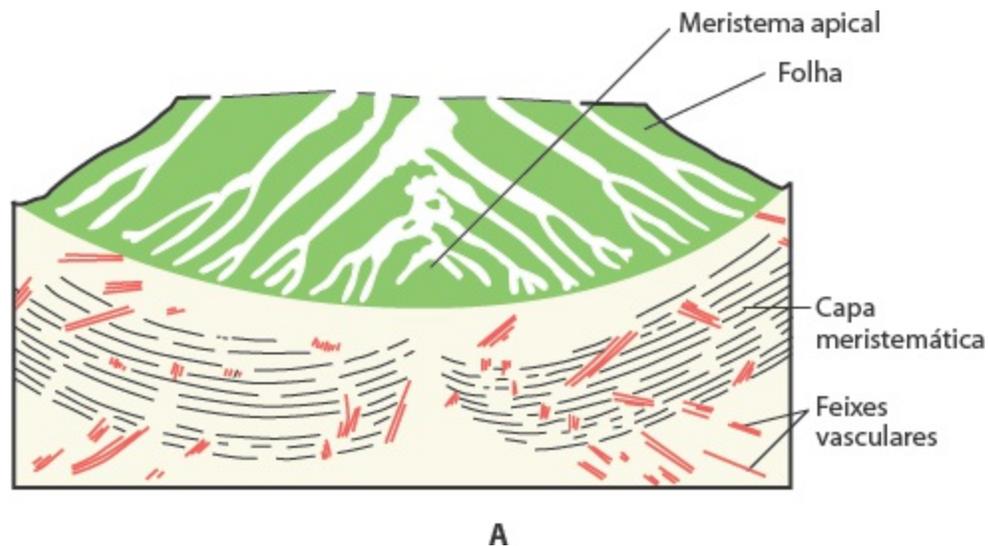
O aumento em espessura do caule durante o crescimento primário envolve tanto divisões longitudinais (periclinais) quanto crescimento celular. Em plantas com crescimento secundário, esse espessamento primário é moderado. As monocotiledôneas geralmente não apresentam crescimento secundário, mas algumas, tais como as palmeiras, têm um crescimento primário substancial. Esse crescimento ocorre tão próximo ao meristema apical que o ápice do sistema caulinar parece inserido em um cone alargado ou mesmo em uma depressão (Figura 25.7). A atividade no ápice propriamente dito não é grande, mas, imediatamente abaixo deste, as divisões celulares são intensas. O meristema responsável pela expansão abrupta da região apical em uma ampla coroa localiza-se abaixo das bases foliares jovens. Dentro dessa região meristemática, divisões celulares localizadas resultam na formação de cordões procambiais. Essa zona de formação de procâmbio é conhecida como *capa meristemática*. A massa do meristema responsável pelo espessamento do caule está localizada abaixo dessa capa, ainda que o tecido fundamental, entre os cordões procambiais da capa, também contribua para o espessamento.

O meristema apical do sistema caulinar origina os mesmos meristemas primários encontrados na raiz: protoderme, procâmbio e meristema fundamental (Figura 25.2). Esses meristemas primários, por sua vez, desenvolvem-se nos tecidos maduros do corpo primário da planta: a protoderme origina a epiderme, o procâmbio origina os tecidos vasculares primários e o meristema fundamental origina o tecido fundamental.

Estrutura primária do caule

Existe uma variação considerável na estrutura primária dos caules das plantas com sementes, mas

três tipos básicos de organização podem ser reconhecidos: (1) Em algumas plantas com semente, à exceção das monocotiledôneas, o sistema vascular do entrenó forma um cilindro mais ou menos contínuo em meio ao tecido fundamental (Figura 25.8A). (2) Em outras, os tecidos vasculares primários se desenvolvem como um cilindro de cordões isolados, ou feixes, separados um do outro pelo tecido fundamental (Figura 25.8B). (3) No caule da maioria das monocotiledôneas e de algumas eudicotiledôneas herbáceas (não lenhosas), o arranjo dos cordões procambiais e dos feixes vasculares é mais complexo. Em seções transversais, os tecidos vasculares dispõem-se em mais de um anel de feixes, ou estão dispersos pelo tecido fundamental. Nesse último exemplo, o tecido fundamental não pode ser diferenciado como córtex e medula (Figura 25.8C).

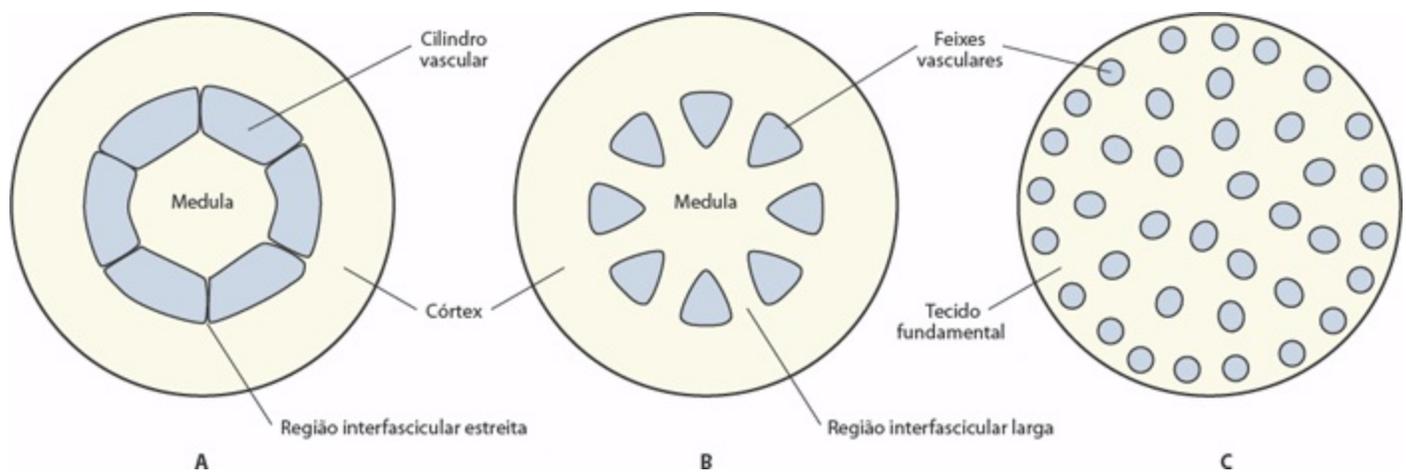




B

25.7 Aumento em espessura do caule em monocotiledôneas. **A.** Representação diagramática da anatomia da extremidade ou coroa de uma monocotiledônea com caule espessado, sem crescimento secundário, tal como uma palmeira. **B.** O aumento na espessura é devido à atividade meristemática abaixo da base das folhas jovens. O meristema apical e os primórdios foliares mais jovens são de tamanho convencional, embora pareçam estar afundados sob os tecidos caulinares amplos. A zona de formação do procâmbio é denominada capa meristemática.

Na discussão que se segue, o caule de tília (*Tilia americana*) é usado para exemplificar o primeiro tipo de organização. O segundo tipo é exemplificado pelos caules de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), alfafa (*Medicago sativa*) e ranúnculo (*Ranunculus*), e o terceiro tipo, pelo caule do milho (*Zea mays*). Os caules da tília e do sabugueiro-do-canadá são também exemplos de caules que apresentam crescimento secundário conspícuo. (Discutiremos sobre eles novamente quando estudarmos o crescimento secundário, no Capítulo 26.) Por sua vez, o caule da alfafa apresenta relativamente pouco crescimento secundário e os caules de ranúnculo (uma eudicotiledônea) e do milho (uma monocotiledônea) não apresentam crescimento secundário.



25.8 Três tipos básicos de organização da estrutura primária dos caules, vistos em seção transversal.

A. O sistema vascular aparece como um cilindro oco e contínuo ao redor da medula. **B.** Feixes vasculares isolados formam um anel único ao redor da medula. **C.** Os feixes vasculares aparecem dispersos no tecido fundamental.

Os tecidos vasculares primários do caule de tília formam um cilindro vascular quase contínuo

A Figura 25.9 mostra o caule de tília (*Tilia americana*), com o que aparece ser um cilindro contínuo de tecidos vasculares primários. De fato, o cilindro vascular é composto de feixes vasculares separados uns dos outros por regiões inconspícuas de parênquima muito estreito. Essas regiões parenquimáticas, denominadas *parênquima interfascicular*, interligam o córtex e a medula. (Interfascicular significa “entre os feixes ou fascículos”.)

Na maioria dos caules, a epiderme é uma única camada de células revestida pela cutícula. A epiderme do caule geralmente contém um número menor de estômatos do que a epiderme foliar.

O córtex é constituído por células de parênquima e colênquima. As diversas camadas de células do colênquima, que fornecem suporte ao caule jovem, formam um cilindro contínuo abaixo da epiderme. O restante do córtex consiste em células de parênquima que possuem cloroplastos quando maduras. A camada mais interna de células corticais, que apresentam conteúdo densamente corado, delimita nitidamente o córtex do cilindro de tecidos vasculares primários.

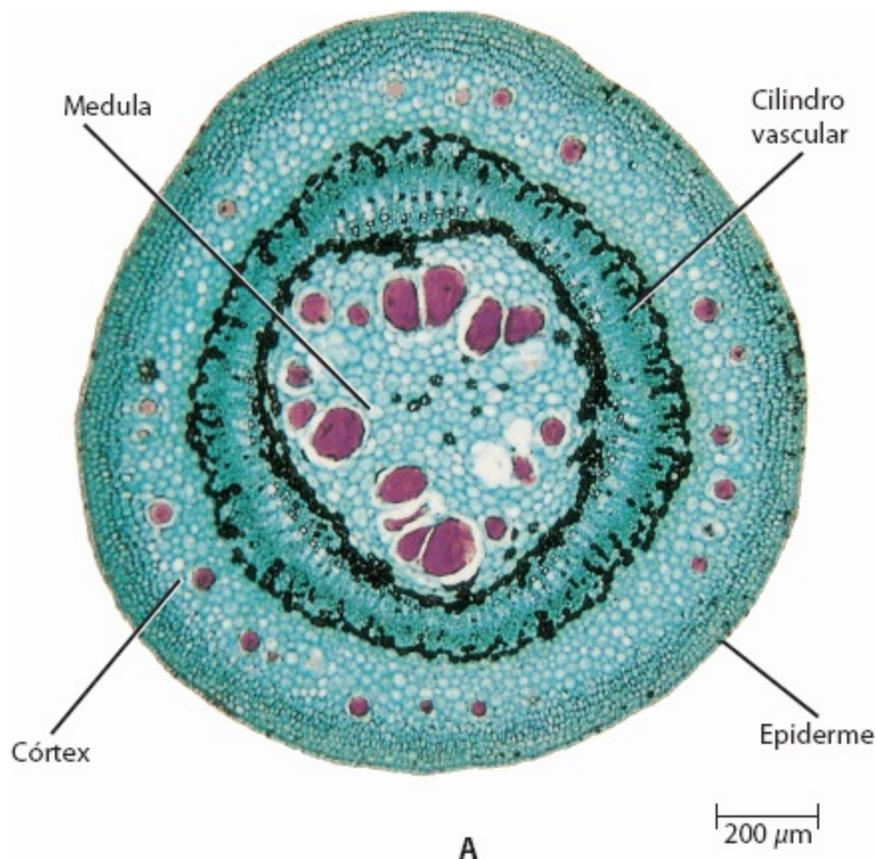
Na grande maioria dos caules, incluindo aqueles de *Tilia*, o floema primário desenvolve-se a partir das células externas do procâmbio, e o xilema primário, das células internas. Entretanto, nem todas as células procambiais amadurecem como tecidos primários. Uma única camada de células entre o xilema primário e o floema primário permanece meristemática e torna-se o câmbio vascular. A *Tilia* é também um exemplo de caule lenhoso – um caule que produz muito xilema secundário durante o crescimento. No caule de *Tilia*, após o término do alongamento internodal, as fibras desenvolvem-se no floema primário e são denominadas *fibras do floema primário* (ver Figura 26.9).

O limite interno do xilema primário em *Tilia* é nitidamente delimitado por uma ou duas camadas de células da medula, com conteúdo densamente corado. A medula é composta principalmente por células parenquimáticas e contém numerosos ductos grandes, ou canais, contendo mucilagem (um carboidrato viscoso). Ductos similares são formados no córtex (Figura 25.9). À medida que as células do córtex e da medula aumentam em tamanho, numerosos espaços intercelulares desenvolvem-se entre elas; estes espaços aeríferos são essenciais para a troca de gases com a atmosfera. As células dos parênquimas cortical e medular armazenam várias substâncias.

Os tecidos vasculares primários do caule de sabugueiro-do-canadá formam um sistema de cordões isolados

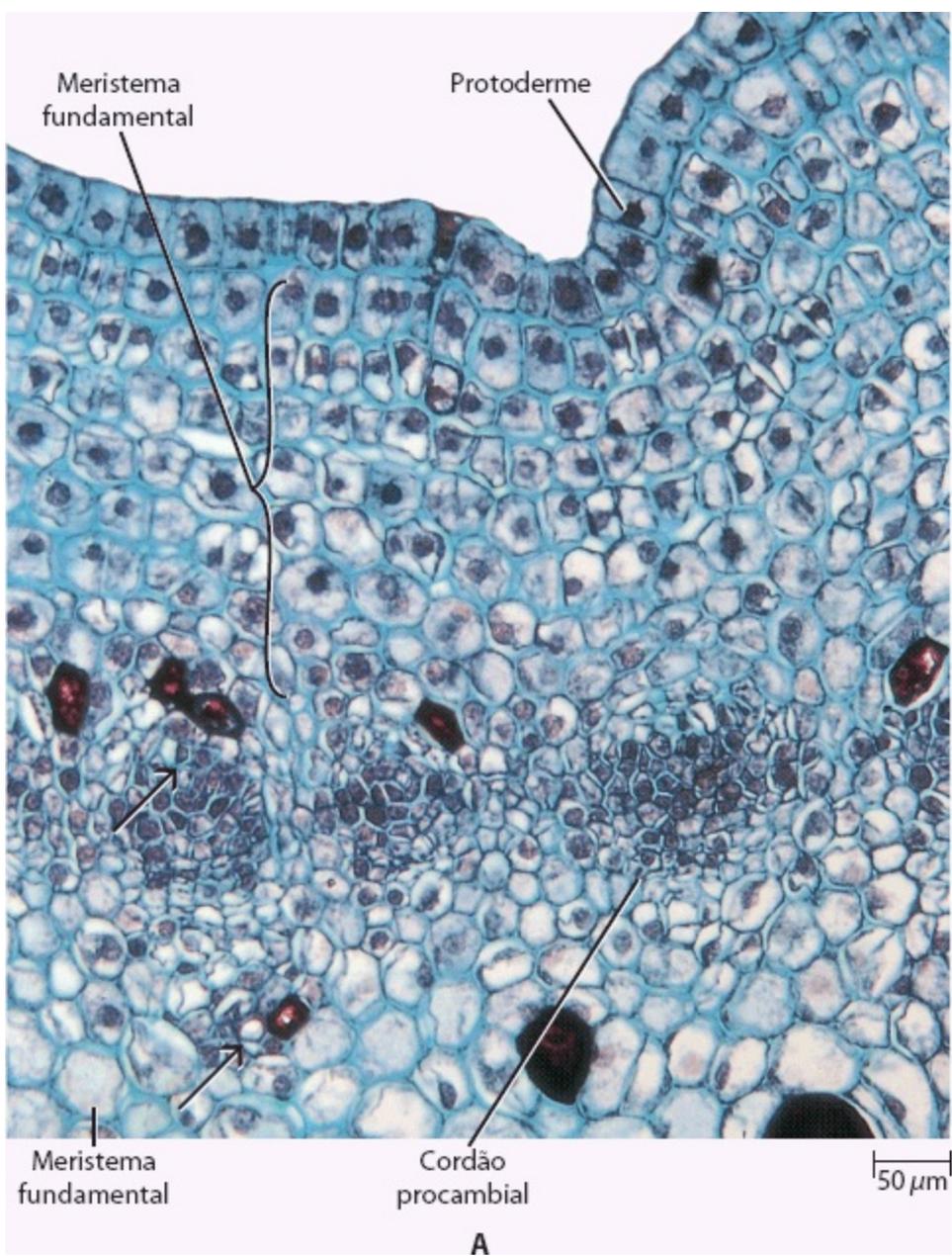
No caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), as regiões interfasciculares – também denominadas *raios medulares* – são relativamente amplas, e desse modo, os cordões procambiais e os feixes vasculares primários formam um sistema de cordões isolados ao redor da medula. A epiderme, o córtex e a medula são similares, em organização, àqueles de *Tilia*. Por esta razão, a discussão que se segue sobre o caule de *Sambucus* será usada para explicar, em maiores detalhes, o desenvolvimento dos tecidos vasculares primários do caule.

A Figura 25.10A mostra três cordões procambiais, nos quais os tecidos vasculares primários apenas começaram a se diferenciar. O cordão da esquerda é um pouco mais velho do que os dois da direita e contém, pelo menos, um elemento crivado maduro e um elemento traqueal maduro. Observe que o primeiro elemento crivado maduro aparece na parte externa do cordão procambial (próximo ao córtex) e que o primeiro elemento traqueal maduro aparece na parte mais interna (próximo à medula). Comparando as Figuras 25.10A e 25.10C, pode-se ver que os elementos crivados, recentemente formados, aparecem mais próximo ao centro do caule, e que o xilema se diferencia na direção oposta.

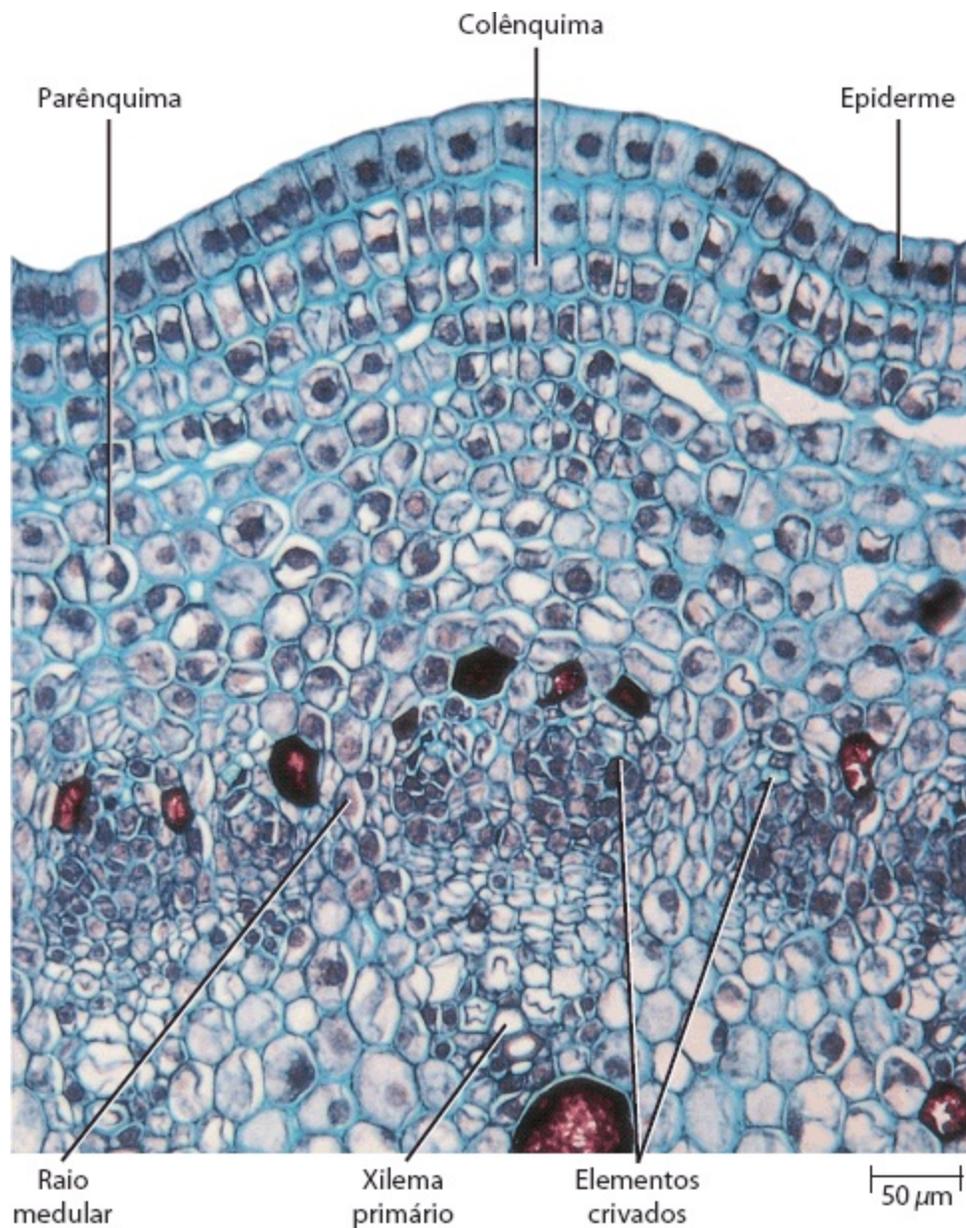




25.9 Crescimento primário no caule de tília. **A.** Seção transversal do caule de tília (*Tilia americana*) em estágio primário de crescimento. Os tecidos vasculares formam um cilindro oco e contínuo que divide o tecido fundamental em medula e córtex. **B.** Detalhe de uma região do mesmo caule de tília.



A



B

25.10 Crescimento primário no caule de sabugueiro-do-canadá. Seções transversais do caule do sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*) em estágio primário de crescimento. **A.** Caule muito jovem, mostrando a protoderme, o meristema fundamental e três cordões procambiais isolados. O cordão procambial da esquerda apresenta um elemento crivado maduro (seta superior) e um elemento traqueal maduro (seta inferior). **B.** Tecidos primários mais desenvolvidos. **C.** Caule próximo ao final do crescimento primário. Os câmbios fascicular e interfascicular ainda não estão formados. (Ver estágios posteriores do crescimento do caule do sabugueiro-do-canadá nas Figuras 26.7, 26.8 e 26.10.)

Os primeiros elementos formados do xilema primário e do floema primário (protoxilema e protofloema, respectivamente) são distendidos durante o alongamento do entrenó e são, frequentemente, destruídos. Assim como no caule de *Tilia*, as fibras desenvolvem-se no floema primário, após o fim do alongamento internodal (ver Figura 26.8).

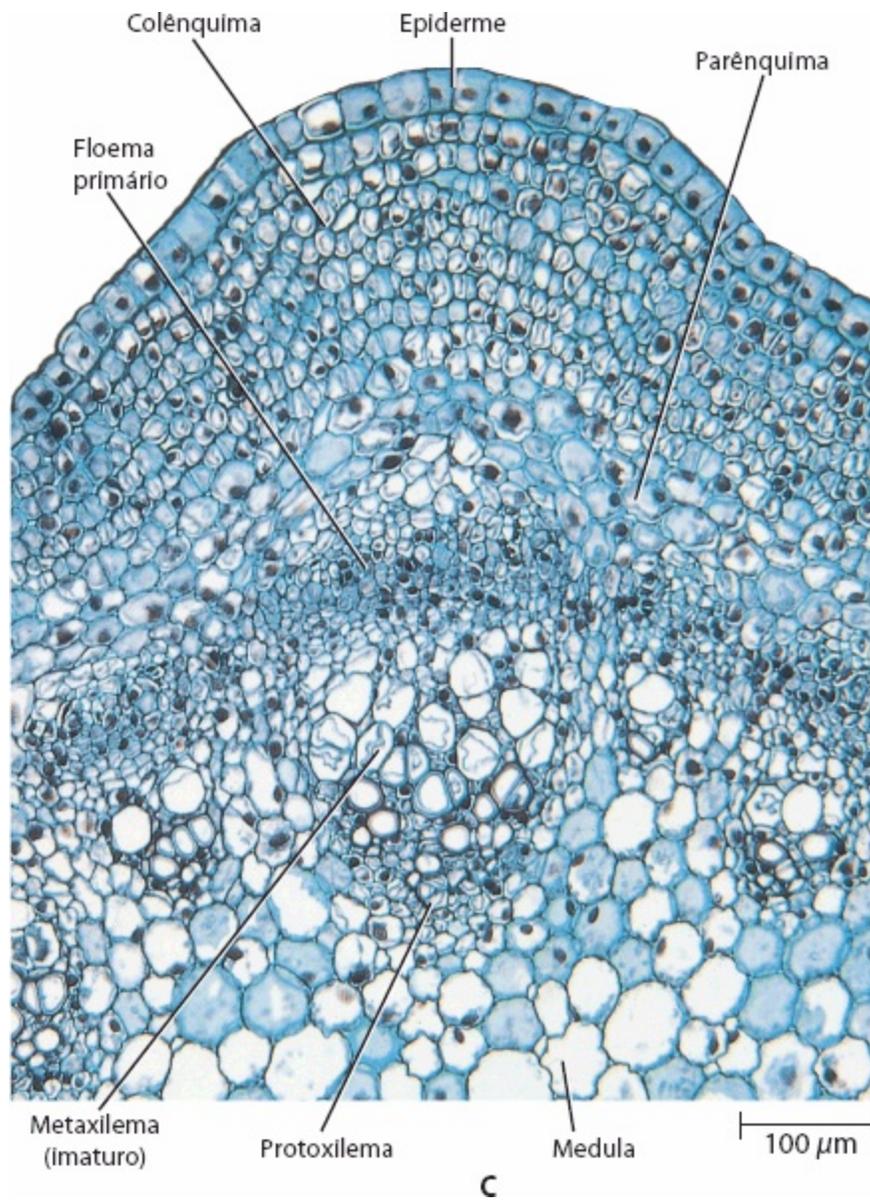
Assim como os caules de *Tilia*, aqueles de *Sambucus* tornam-se lenhosos. Em *Tilia*, como as regiões interfasciculares são estreitas, quase todo o câmbio vascular se origina das células procambiais entre o xilema primário e o floema primário. Em *Sambucus*, com suas regiões interfasciculares relativamente amplas, uma porção substancial do câmbio vascular se desenvolve a partir do parênquima interfascicular.

Os caules de alfafa e ranúnculo são herbáceos

O caule de muitas eudicotiledôneas apresenta pouco ou nenhum crescimento secundário e, portanto, são *herbáceos*, ou não lenhosos (ver Capítulo 26). Exemplos de caules herbáceos de eudicotiledôneas são encontrados na alfafa (*Medicago sativa*) e no ranúnculo (*Ranunculus*).

A alfafa é um exemplo de uma eudicotiledônea herbácea que apresenta algum crescimento secundário (Figura 25.11). A estrutura e o desenvolvimento dos tecidos primários do caule de *Medicago* são similares àqueles de *Sambucus* e de outras angiospermas lenhosas. Os feixes vasculares são separados por regiões interfasciculares amplas e circundam uma grande medula. O câmbio vascular é, em parte, fascicular (procambial) e, em parte, interfascicular (parênquima interfascicular), quanto a sua origem. Durante o crescimento secundário, os tecidos vasculares secundários são formados principalmente, a partir das células cambiais derivadas do procâmbio. O câmbio interfascicular, geralmente, produz apenas parênquima esclerificado (parênquima com paredes secundárias) para o lado do xilema.

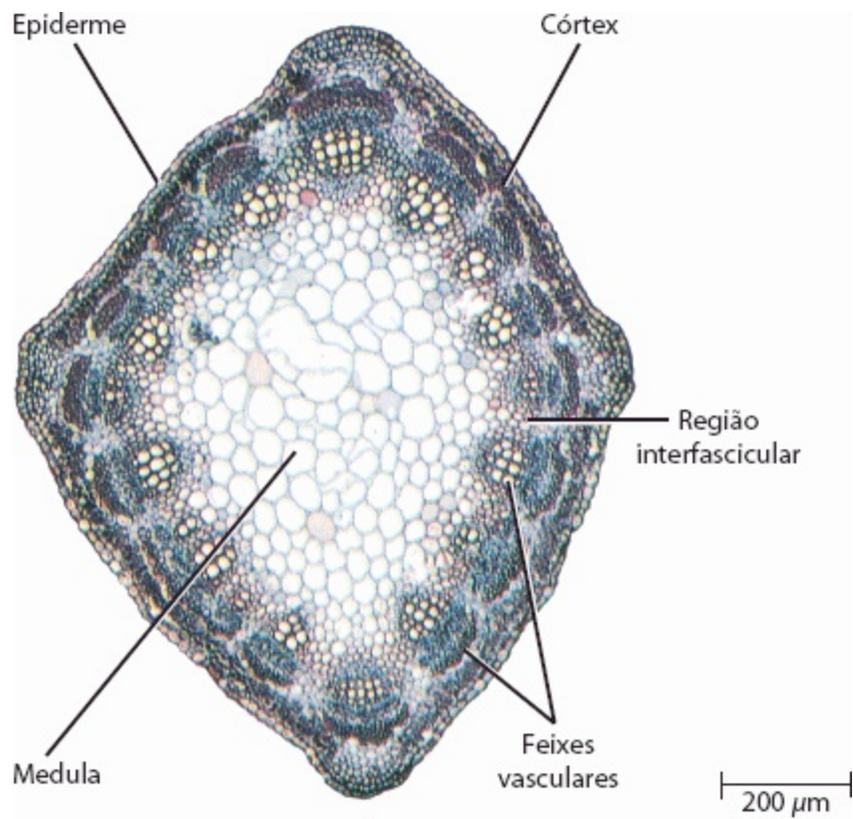
O caule de *Ranunculus* é um exemplo extremo de hábito herbáceo, e seus feixes vasculares lembram aqueles de muitas monocotiledôneas. Os feixes vasculares não retêm células procambiais após a maturação dos tecidos vasculares primários; assim, os feixes nunca desenvolvem um câmbio vascular e perdem seu potencial para crescimento posterior. Feixes vasculares tais como aqueles de *Ranunculus* (Figura 25.12) e de monocotiledôneas, nos quais todas as células procambiais maturam e o potencial para crescimento posterior dentro do feixe é perdido, são do tipo *fechado*. Os feixes vasculares fechados são, geralmente, circundados completamente por uma bainha constituída por células de esclerênquima. Feixes vasculares que dão origem a um câmbio são do tipo *aberto*. Em muitas eudicotiledôneas, os feixes vasculares são do tipo aberto; produzem uma certa quantidade de tecidos vasculares secundários.



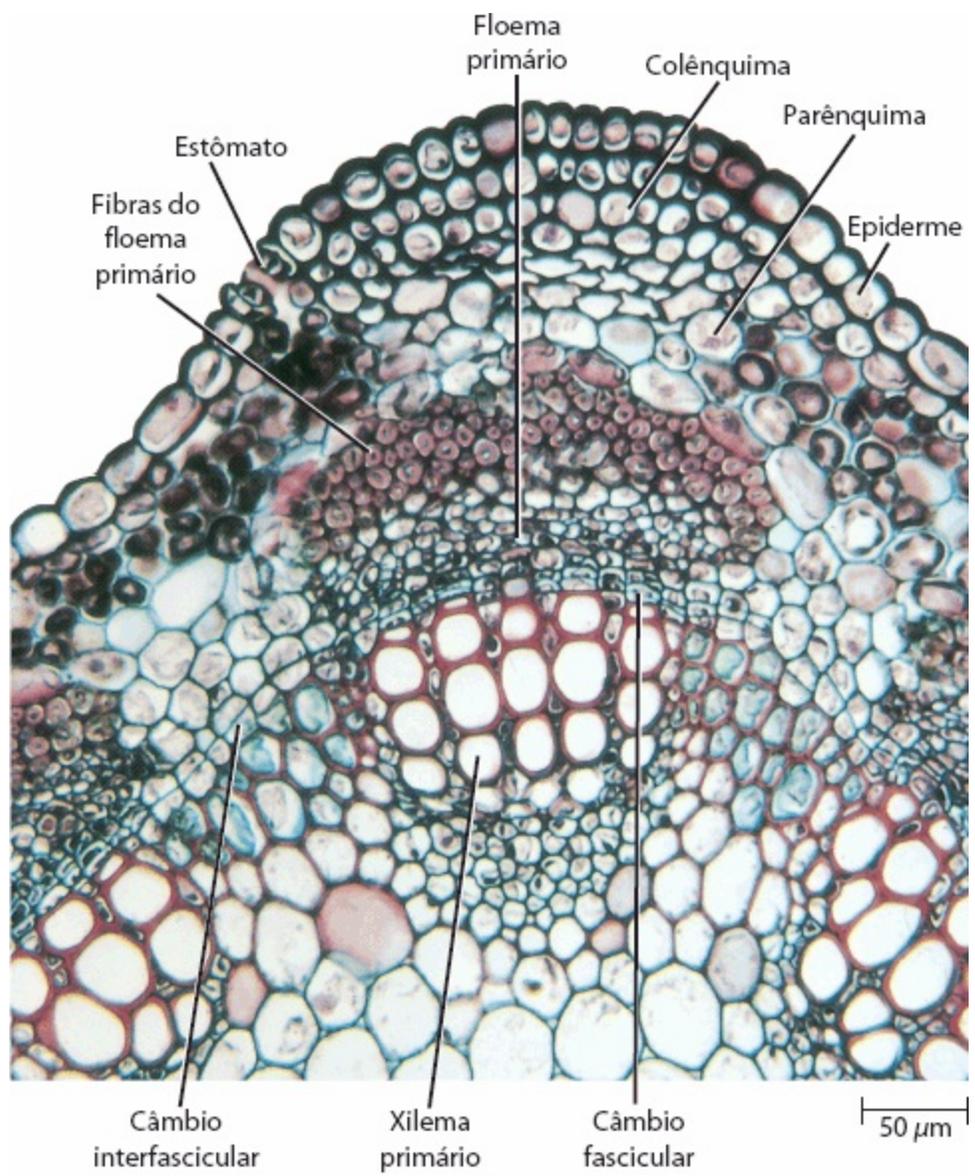
No caule de milho os feixes vasculares aparecem dispersos, em seção transversal

O caule herbáceo do milho (*Zea mays*) exemplifica os caules de monocotiledôneas nos quais os feixes vasculares aparecem dispersos em meio ao tecido fundamental em seção transversal (Figura 25.13). Assim como em outras monocotiledôneas, os feixes vasculares do milho são do tipo fechado.

A Figura 25.14 mostra três estágios no desenvolvimento de um feixe vascular de milho. Assim como nos feixes dos caules das eudicotiledôneas, o floema desenvolve-se a partir das células externas do cordão procambial e o xilema desenvolve-se das células internas. Também, como descrito anteriormente, o floema e o xilema diferenciam-se em direções opostas. Os elementos do xilema e do floema primeiramente formados (protoxilema e protofloema) são distendidos e destruídos durante o alongamento do entrenó. Isso resulta na formação de um grande espaço, denominado lacuna do protoxilema, no lado do feixe ocupado pelo xilema (Figura 25.14C). O feixe vascular maduro contém dois grandes vasos de metaxilema, e o floema (metafloema) é constituído por um grupo grande, claramente definido de elementos de tubo crivado e células companheiras. Todo o feixe é envolvido por uma bainha de células de esclerênquima.

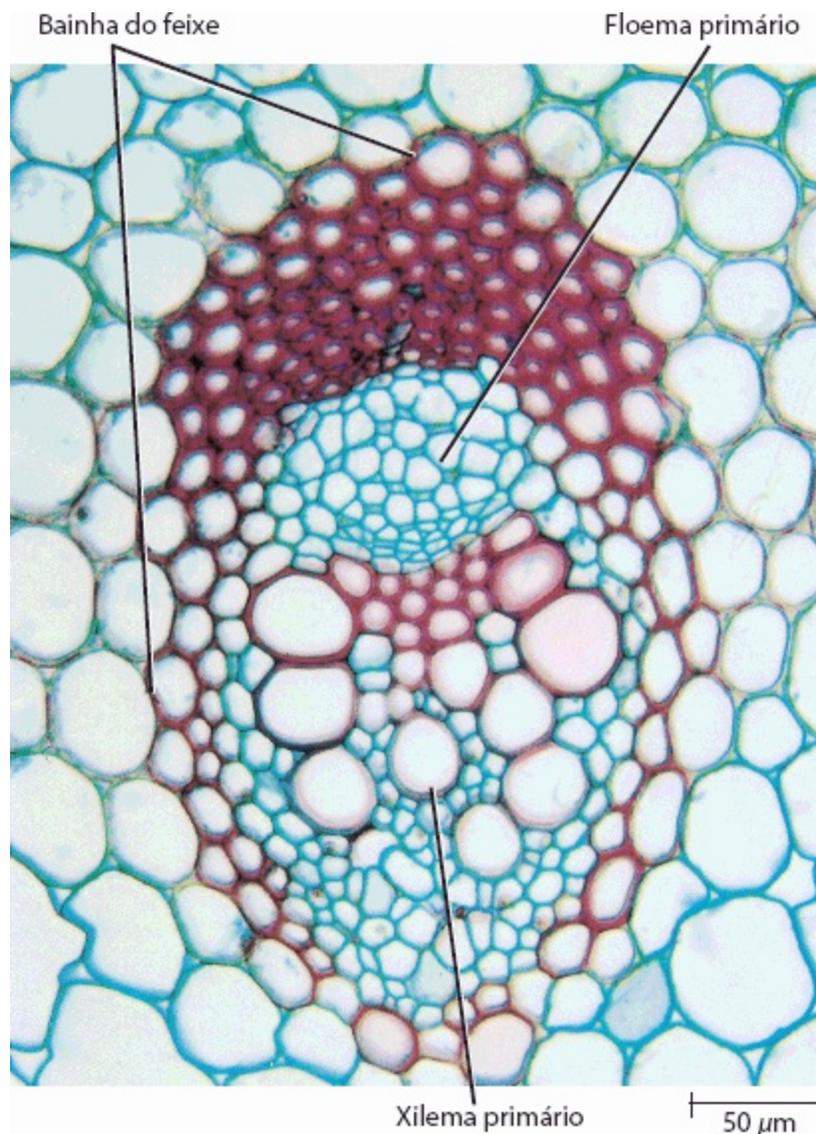


A



B

25.11 Caule de alfafa. A. Seção transversal do caule de alfafa (*Medicago sativa*), uma eudicotiledônea com feixes vasculares isolados. B. Detalhe de uma porção do mesmo caule de alfafa.



25.12 Feixe vascular do caule de ranúnculo. Seção transversal do feixe vascular de ranúnculo (*Ranunculus*), uma eudicotiledônea herbácea. Os feixes vasculares do ranúnculo são fechados, ou seja, todas as células do procâmbio se diferenciam, impossibilitando o crescimento secundário. O floema e o xilema primários estão circundados pela bainha do feixe, constituída de células esclerenquimáticas de paredes espessadas. Compare o feixe vascular mostrado aqui com o feixe vascular maduro do milho, exibido na Figura 25.14C.

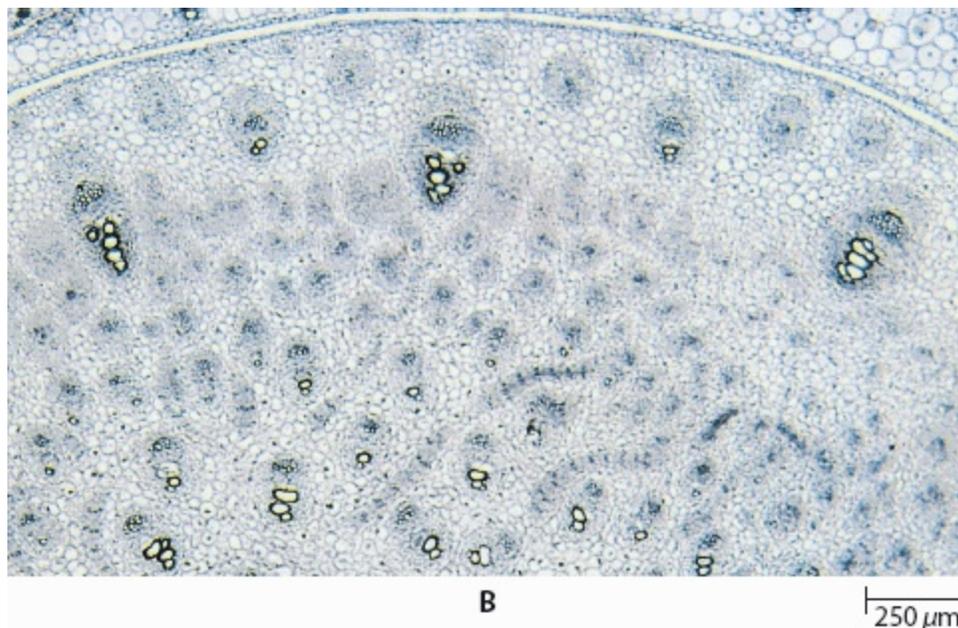
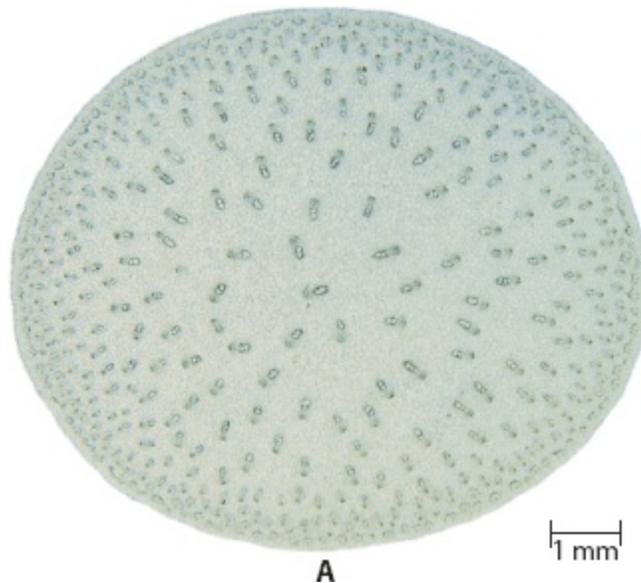
Relação entre os tecidos vasculares do caule e da folha

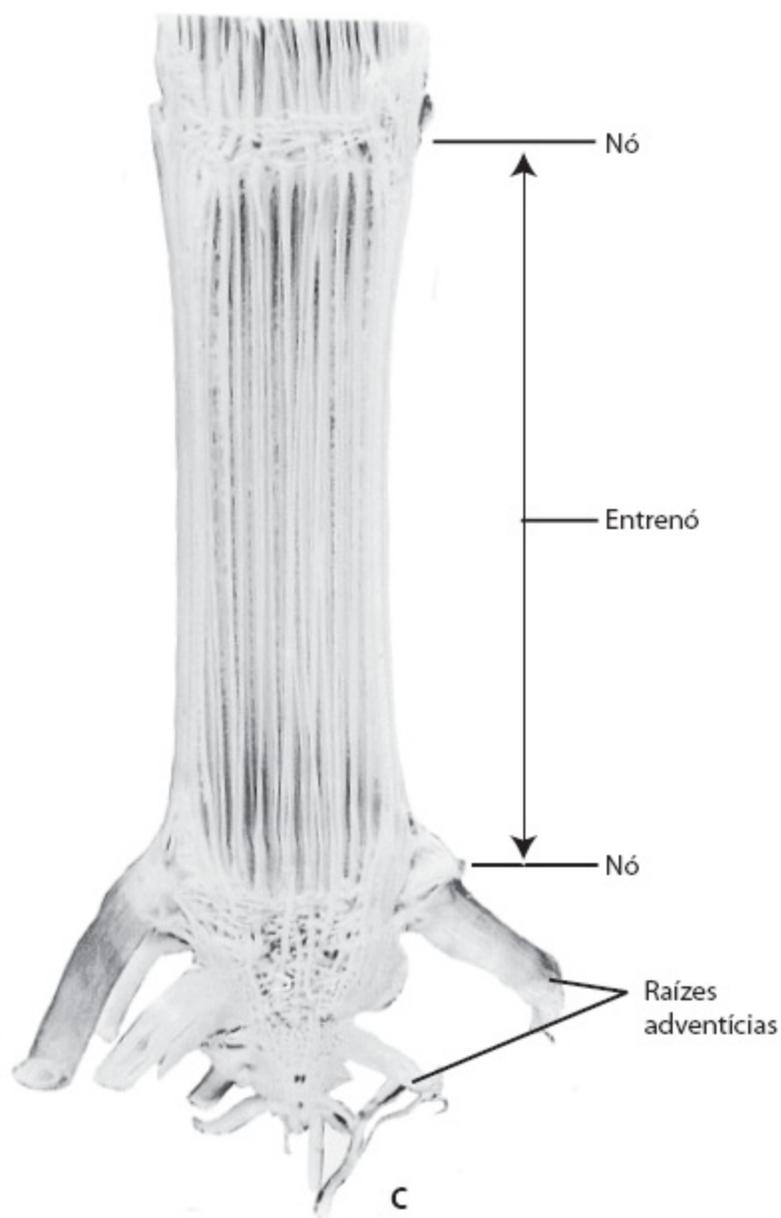
O padrão formado pelos feixes vasculares no caule reflete a estreita relação estrutural e de desenvolvimento entre o caule e suas folhas. O termo “sistema caulinar” serve não somente como um termo coletivo para estes dois órgãos vegetativos, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e de desenvolvimento.

Os cordões procambiais do caule surgem logo abaixo dos primórdios foliares em desenvolvimento e, algumas vezes, estão presentes abaixo dos sítios dos futuros primórdios foliares, mesmo antes de esses primórdios se tornarem evidentes. À medida que os primórdios foliares aumentam em comprimento, os cordões procambiais diferenciam-se acropetamente em seu interior. A partir de sua

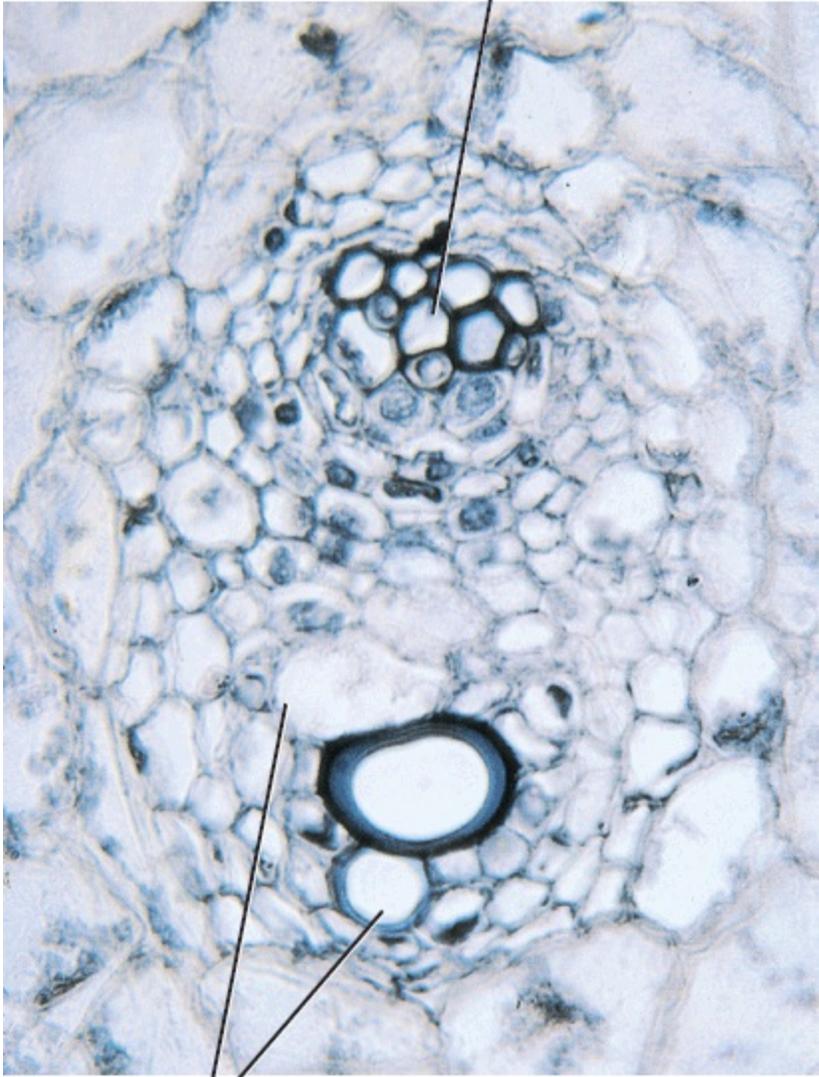
inserção, o sistema procambial da folha é contínuo àquele do caule.

A cada nó, um ou mais feixes vasculares divergem do cilindro de feixes no caule, atravessam o córtex e entram na folha ou folhas conectadas àquele nó (Figura 25.15). As extensões do sistema vascular do caule direcionadas às folhas são denominadas *traços foliares*, e as amplas regiões interfasciculares ou lacunas de tecido fundamental localizadas no cilindro vascular, acima do nível de divergência dos traços foliares em direção às folhas, são chamadas de *lacunas do traço foliar*. Um traço foliar estende-se desde sua conexão com um feixe no caule – *feixe caulinar* – até o nível no qual ele entra na folha. Uma única folha pode ter um ou mais traços foliares conectando seu sistema vascular àquele do caule. O número de entrenós que os traços foliares atravessam antes de entrar em uma folha difere e, deste modo, os traços variam em comprimento.





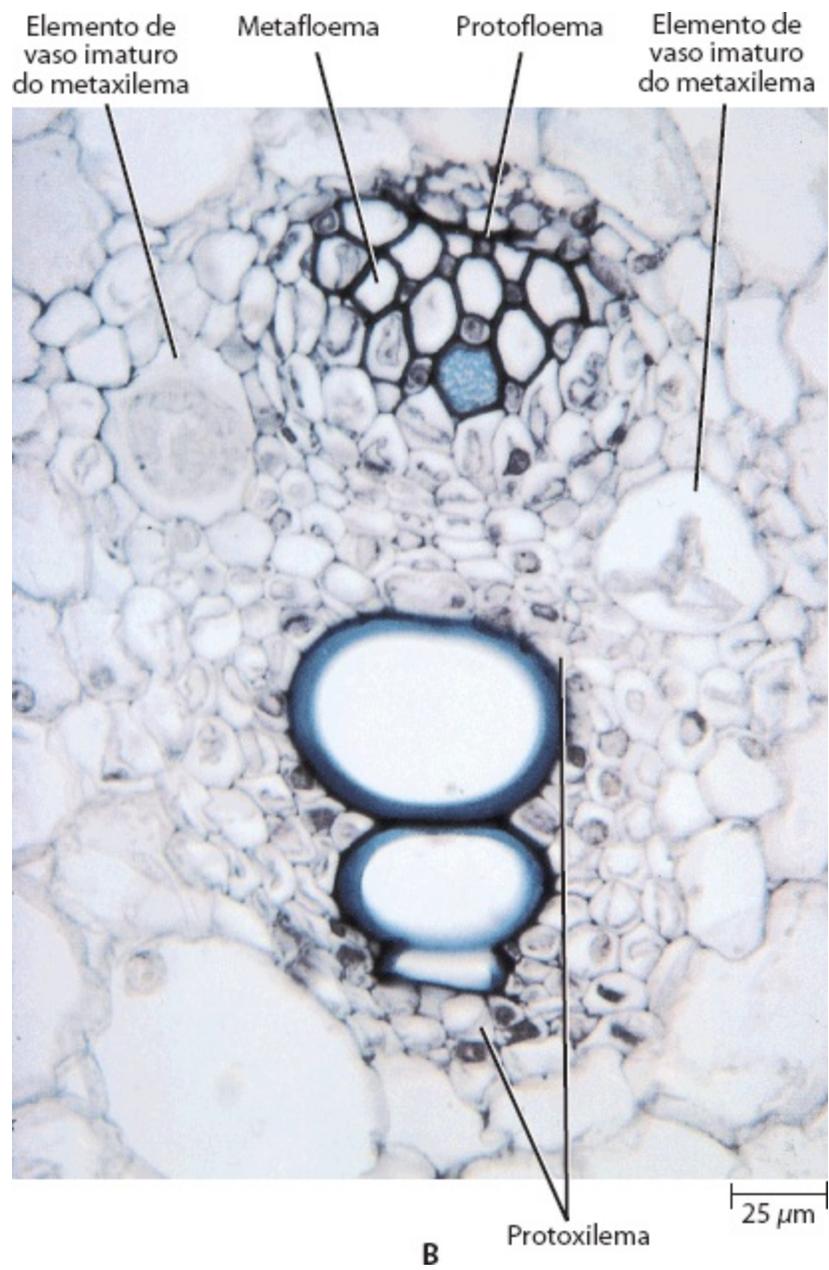
25.13 Caule do milho. **A.** Seção transversal da região do entrenó do caule do milho (*Zea mays*), mostrando numerosos feixes vasculares dispersos no tecido fundamental. **B.** Seção transversal da região nodal de um caule jovem de milho, mostrando cordões procambiais horizontais que interligam os feixes verticais. **C.** Um caule maduro dissecado longitudinalmente; o tecido fundamental foi removido para expor o sistema vascular.

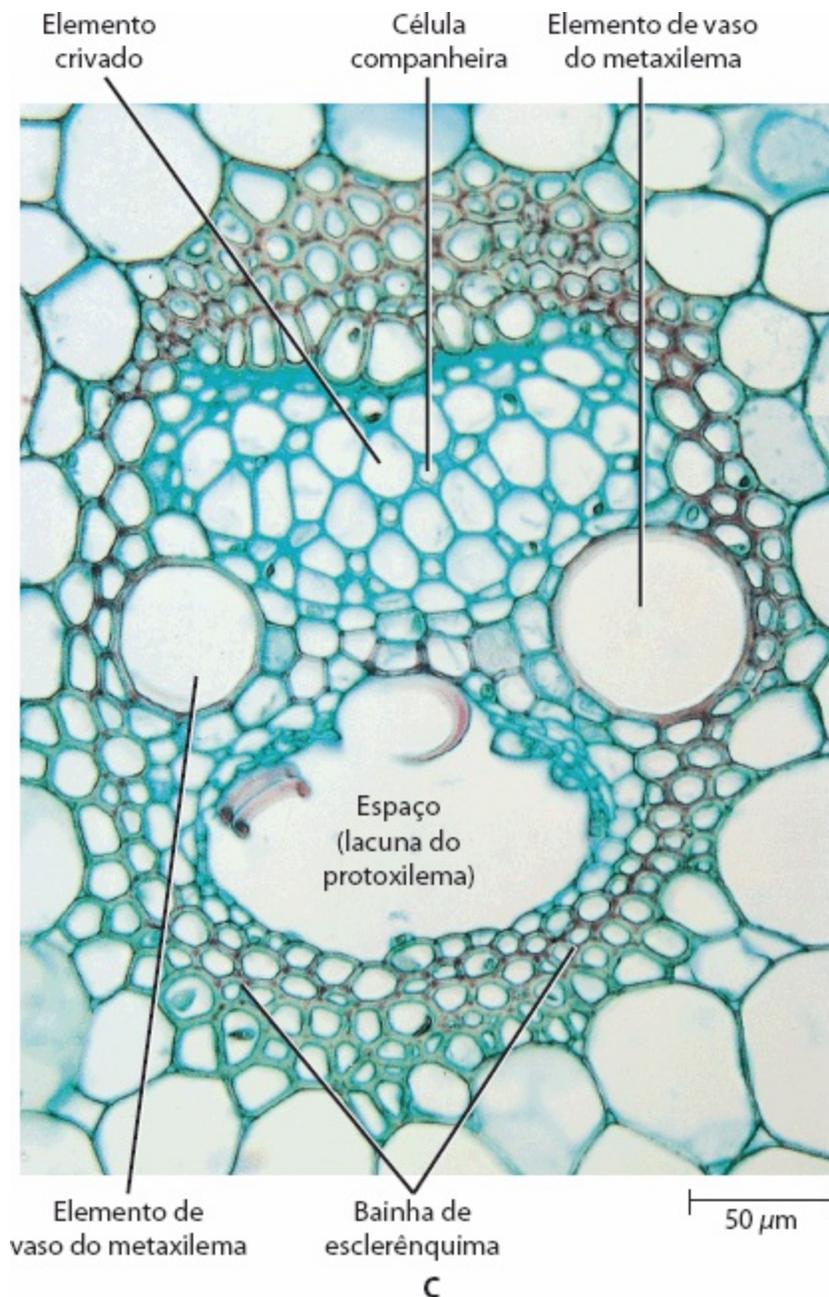


Protoxilema

A

20 μm





C

25.14 Diferenciação dos feixes vasculares do milho. Três estágios na diferenciação dos feixes vasculares do caule milho (*Zea mays*), vistos em seção transversal. **A.** Os elementos do protofloema e dois elementos de protoxilema estão maduros. **B.** Os elementos crivados do protofloema já estão colapsados e grande parte do metafloema está madura. Três elementos do protoxilema estão maduros e dois elementos de vaso do metaxilema estão quase completamente expandidos. **C.** Feixe vascular maduro circundado por uma bainha de células de esclerênquima com paredes espessadas. O metafloema é constituído inteiramente por elementos de tubo crivado e células companheiras. A porção do feixe vascular antes ocupada pelos elementos de protoxilema é agora um grande espaço conhecido como lacuna do protoxilema. Observe os espessamentos de parede secundária dos elementos de protoxilema destruídos circundando a lacuna do protoxilema.

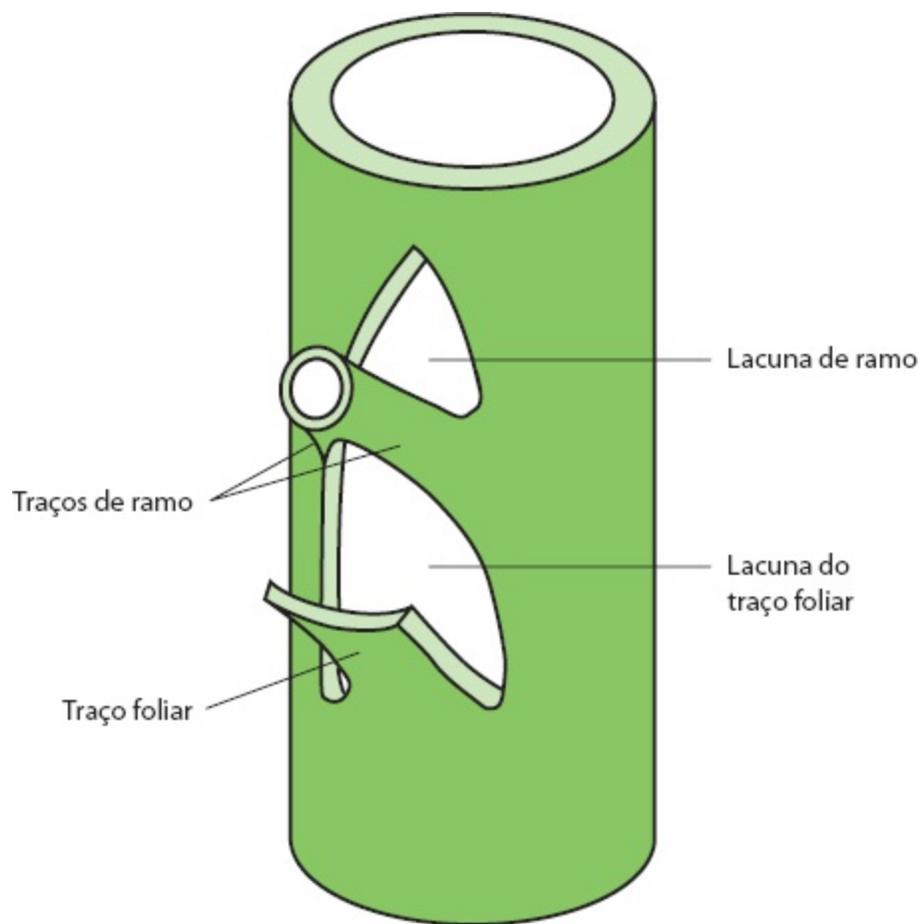
Se os feixes vasculares do caule forem seguidos tanto para cima quanto para baixo no caule, eles serão vistos em associação com diversos traços foliares. Um feixe caulinar e seus traços foliares associados são denominados *simpódio* (Figura 25.15). Em alguns caules, alguns ou todos os simpódios são interconectados, enquanto, em outros, todos os simpódios são unidades independentes do sistema vascular. Deste modo, o padrão do sistema vascular no caule é um reflexo da disposição das folhas no caule. As gemas geralmente se desenvolvem nas axilas de folhas, e seus sistemas vasculares são conectados àquele do caule principal pelos *traços de ramos*. Assim, tanto os traços

mostrando o cilindro vascular como se fosse cortado na altura do traço foliar 5 em (A) e aberto em um plano. A seção transversal em (A) corresponde à vista de cima de (B). Os números, em ambas as vistas, indicam os traços foliares. Três traços foliares – um traço em posição mediana e dois traços laterais – conectam o sistema vascular do caule àquele da folha. O feixe de caule e seus traços foliares associados são denominados simpódio.

As folhas são dispostas em padrões ordenados no caule

A disposição das folhas em um caule é denominada *filotaxia*. O tipo mais comum é a filotaxia *espiralada*, ou helicoidal, com uma folha em cada nó e as folhas formando um padrão espiralado em torno do caule. Por exemplo, o carvalho (*Quercus*), o cróton (*Croton*) (Figura 25.1) e a amoreira-branca (*Morus alba*) (Figura 25.17A) têm folhas dispostas espiraladamente. Em outras plantas com uma única folha em cada nó, as folhas estão dispostas em duas séries opostas, como nas gramíneas. Esse tipo de filotaxia é denominado *distico*. Em algumas plantas, as folhas são formadas aos pares em cada nó e a filotaxia é dita *oposta*, como no bordo (*Acer*) e na lonícera (*Lonicera*). Se cada par sucessivo está em um ângulo reto com o par anterior, a disposição é denominada *decussada*. A filotaxia decussada é exemplificada em membros da família da hortelã (Lamiaceae), incluindo o cóleo (*Plectranthus blumei*) (Figura 25.2). Plantas com filotaxia *verticilada*, tais como *Veronicastrum virginicum*, têm três ou mais folhas em cada nó (Figura 25.17B).

O mecanismo que determina o padrão de disposição da folha ao redor da circunferência do meristema apical caulinar tem atraído o interesse dos botânicos por um longo tempo. Uma visão inicial – baseada nos resultados de manipulações cirúrgicas – era a de que um novo primórdio surgia no *primeiro espaço disponível*, ou seja, quando a largura e a distância suficientes em relação ao ápice fossem atingidas. Outra explicação para o arranjo das folhas no caule é a *hipótese de campo inibitório*. De acordo com essa hipótese, os primórdios preexistentes inibem a formação de novos primórdios na sua vizinhança imediata. É também suposto que *forças biofísicas* no ápice em crescimento determinam os sítios de iniciação foliar. Nesta hipótese, um primórdio foliar é iniciado quando uma porção da superfície da túnica intumescce ou se dobra, condição conseguida, em parte, pela redução na capacidade da camada superficial de resistir à pressão dos tecidos localizados internamente.



25.16 Traços de ramo e traço foliar. A relação entre os traços de ramo e um traço foliar com o sistema vascular no caule principal. Na realidade, os traços de ramos são traços foliares – os traços foliares das primeiras folhas da gema ou do ramo lateral. Exceto nas mono-cotiledôneas, há geralmente dois traços de ramos por gema.



25.17 Exemplos de folhas simples. **A.** Amoreira-branca (*Morus alba*). **B.** *Veronicastrum virginicum*. **C.** Bordo-doce (*Acer saccharum*). **D.** Ácer-prateado (*Acer saccharinum*). **E.** Carvalho-vermelho (*Quercus rubra*). Observe a disposição helicoidal das folhas da amoreira-branca e a disposição verticilada daquelas de *Veronicastrum*. A disposição das folhas em *Acer* é oposta e no carvalho é helicoidal, embora apenas folhas isoladas destas árvores sejam mostradas aqui.

Tornou-se bastante evidente que o hormônio vegetal auxina, que está relacionado com o sítio da iniciação do primórdio foliar pelo carreador do efluxo da auxina PIN1 (ver Capítulo 27), é o primeiro sinal envolvido na formação do primórdio foliar. De acordo com esse *modelo de filotaxia com base em auxina*, altas concentrações de auxina são necessárias para a iniciação de um novo primórdio e carreadores PIN1 expressos nas células da camada L1 são necessários para gerar tais níveis altos de auxina. O primórdio jovem atua como dreno e reduz a auxina nas células vizinhas, inibindo, assim, a iniciação de um primórdio adicional na sua vizinhança. Por fim, um novo primórdio cresce no sítio com alto teor de auxina e então começa a produzir sua própria auxina. Observe que esta hipótese se assemelha muito à hipótese de campo inibitório, mencionada anteriormente.

Embora alguns pesquisadores argumentem que a divisão celular é o alvo primário da auxina, outros dizem ser a parede celular o alvo principal. O suporte a esta segunda visão vem parcialmente

de estudos nos quais a aplicação localizada de expansina, uma proteína de parede celular, no meristema apical caulinar de tomate induziu a formação de protuberâncias semelhantes a folhas. Aparentemente, a expansina promoveu a expansão da parede celular (ver Capítulo 3) na camada externa da túnica, resultando no intumescimento do tecido. Estudos adicionais têm evidenciado que genes para a expansina são especificamente expressos no sítio de iniciação do primórdio, tanto em tomate como em arroz. Além disso, a expansina expressa em plantas transformadas induziu primórdios capazes de se desenvolver em folhas normais e modificações na composição pécica e nas ligações cruzadas das microfibrilas de celulose (ver Capítulo 3) estão associadas ao crescimento rápido do primórdio jovem. Esses estudos dão suporte à visão apresentada no Capítulo 22, na qual o evento primário da morfogênese é a expansão dos tecidos que se tornam compartimentalizados em unidades menores por meio de divisões celulares, assim como uma casa é dividida em unidades menores, os cômodos.



25.18 Folha composta pinada de ervilha (*Pisum sativum*). Observar as estípulas na base da folha e as gavinhas delgadas no ápice dela. Na folha de ervilha, as estípulas são frequentemente maiores do que os folíolos.

Morfologia e estrutura da folha

As folhas variam muito em forma e em estrutura interna. Nas Magnoliidae e nas eudicotiledôneas, a folha geralmente consiste em uma porção expandida, o *limbo* ou *lâmina* e uma porção pedunculada, o *pecíolo* (Figura 25.17). Apêndices escamiformes, ou semelhantes a folhas, denominados *estípulas*, desenvolvem-se na base de algumas folhas (Figura 25.18). Muitas folhas não têm pecíolos e são ditas *sésseis* (Figura 25.19). Em muitas monocotiledôneas e algumas eudicotiledôneas, a base da folha é expandida em uma *bainha*, que circunda o caule (Figura 25.19B). Em algumas gramíneas, a bainha estende-se por todo o comprimento de um entrenó.

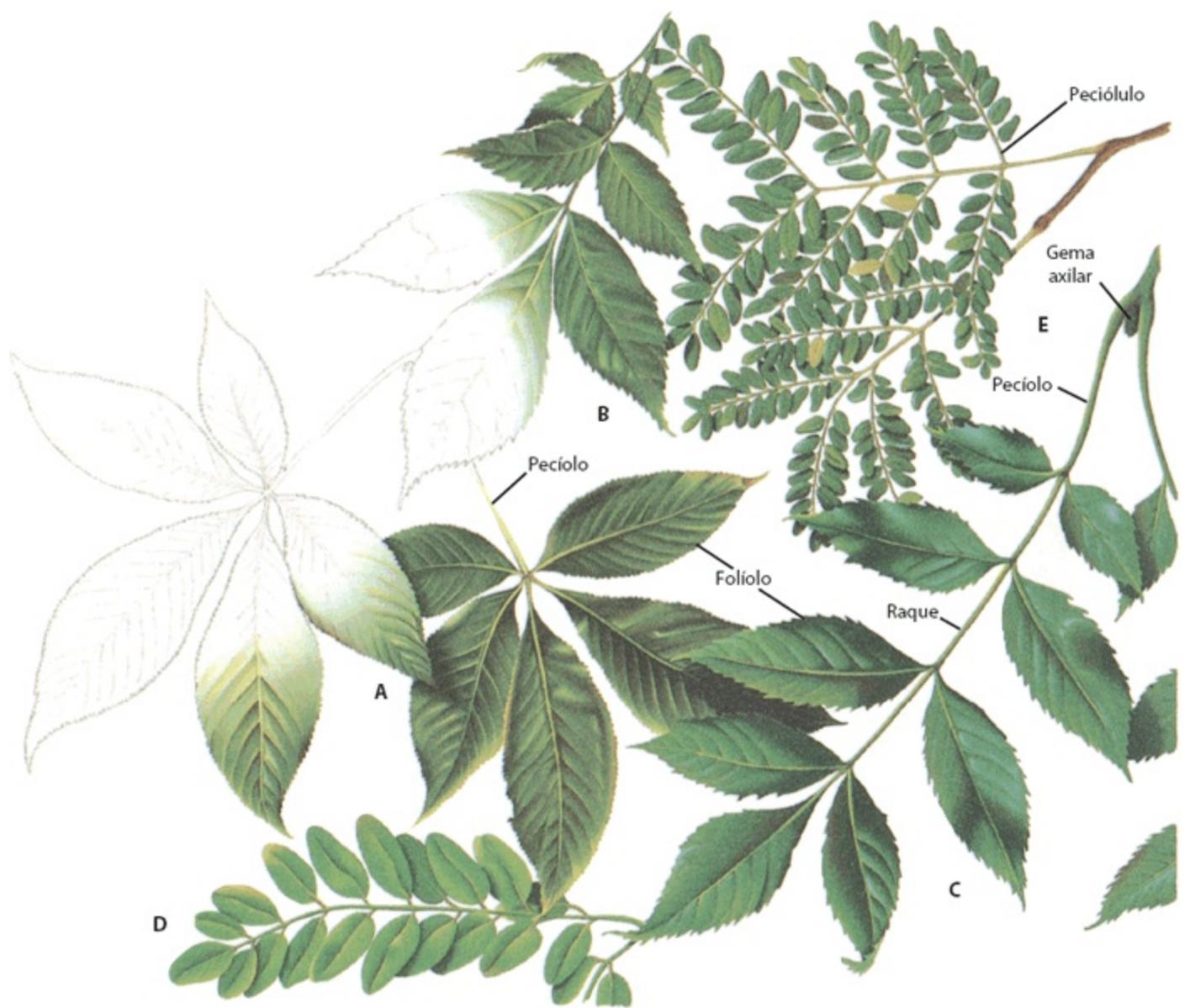


A



B

25.19 Folhas sésseis. **A.** As folhas sem pecíolo, conhecidas como folhas sésseis, são frequentemente encontradas em eudicotiledôneas, tais como a *Moricandia*, um membro da família da mostarda. **B.** Folhas sésseis são particularmente características das gramíneas e de outras monocotiledôneas. No milho (*Zea mays*), uma monocotiledônea, a base da folha forma uma bainha ao redor do caule. A lígula, uma pequena aba de tecido que se estende acima da bainha, é visível. O arranjo paralelo das nervuras longitudinais de grande porte é claramente visível na porção do limbo ilustrada.



25.20 Exemplos de folhas compostas. Uma folha composta palmada é mostrada em (A); todas as outras são compostas pinadas. **A.** *Aesculus pavia*. **B.** Cãria (*Carya ovata*). **C.** Freixo (*Fraxinus pennsylvanica* var. *subintegerrima*). **D.** Robinia-comum (*Robinia pseudoacacia*). **E.** *Gleditsia triacanthos*. Na *Gleditsia*, cada folíolo é subdividido em folíolos menores e, desse modo, a folha é duas vezes composta ou bipinada. Duas folhas de *Gleditsia* estão ilustradas aqui.

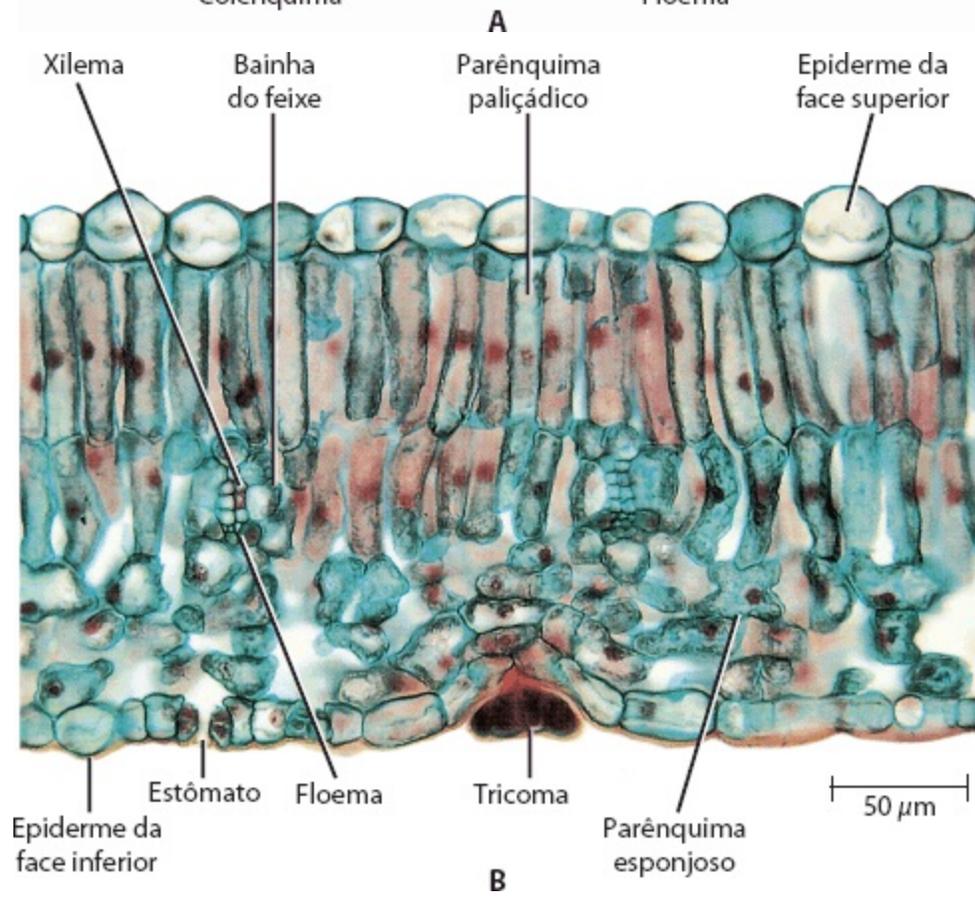
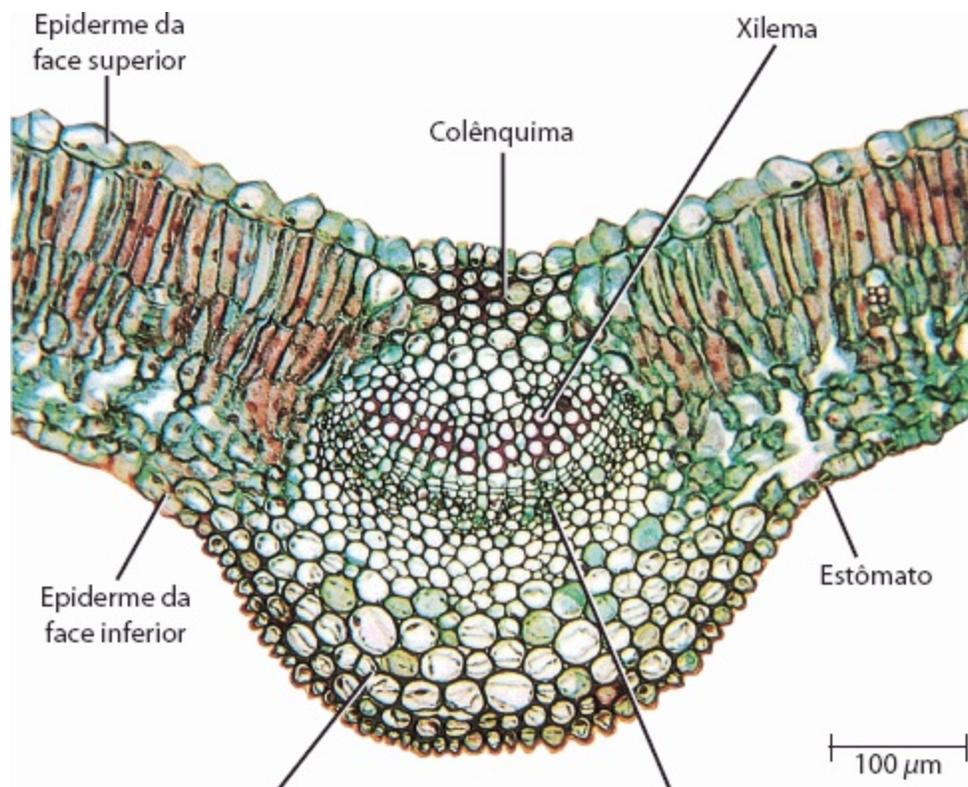
As folhas das Magnoliidae e das eudicotiledôneas são simples ou compostas. Nas *folhas simples*, o limbo não é dividido em partes distintas, embora possa ser profundamente lobado (Figura 25.17). O limbo das *folhas compostas* é dividido em folíolos, cada qual geralmente com seu próprio pecíolo (que é denominado pecíólulo). Dois tipos de folhas compostas podem ser evidenciados: folhas compostas pinadas e folhas compostas palmadas (Figura 25.20). Nas folhas compostas pinadas, os folíolos originam-se de ambos os lados de um eixo, a *raque*, como as pinas de uma pena. (A raque é uma extensão do pecíolo.) Os folíolos de uma folha composta palmada divergem da extremidade do pecíolo, e a raque está ausente.

Uma vez que os folíolos são similares em aparência às folhas simples, algumas vezes é difícil determinar se a estrutura é um folíolo ou uma folha. Dois critérios podem ser usados para distinguir folíolos de folhas: (1) as gemas são encontradas nas axilas de folhas – tanto simples quanto compostas – mas não na axila de folíolos, e (2) as folhas se projetam do caule em vários planos, enquanto os folíolos de uma dada folha estão todos no mesmo plano.

As variações na estrutura das folhas de angiospermas são, em grande parte, relacionadas com o *habitat*, e a disponibilidade de água é um fator especialmente importante que afeta sua forma e estrutura. Com base em suas adaptações ou necessidades de água, as plantas são comumente caracterizadas como *mesófitas* (plantas que requerem um ambiente que não seja nem seco demais, nem úmido demais), *hidrófitas* (plantas que requerem um grande suprimento de água ou que crescem parcial ou completamente submersas em água) e *xerófitas* (plantas que são adaptadas a *habitats* áridos). Entretanto, tais distinções não são restritas e as folhas frequentemente exibem uma combinação de características de tipos ecológicos diferentes. Independentemente de suas formas variáveis, as folhas das angiospermas são especializadas como órgãos fotossintetizantes, e são formadas pelos sistemas de tecidos de revestimento, fundamental e vascular, assim como as raízes e os caules (ver Figura 23.4).

A epiderme, com sua estrutura compacta, fornece sustentação à folha

O conjunto de células epidérmicas da folha, assim como aquelas do caule, estão compactamente dispostas e cobertas por uma cutícula que reduz a perda de água (ver Capítulo 2). Os estômatos podem estar presentes em ambos os lados da folha ou somente em um lado, que pode ser o superior ou, mais comumente, o inferior (Figura 25.21). Nas folhas das hidrófitas que flutuam na superfície da água, pode haver estômatos somente na epiderme da face superior* (Figura 25.22); as folhas submersas das hidrófitas geralmente não apresentam estômatos. As folhas das xerófitas geralmente contêm maior número de estômatos do que aquelas de outras plantas. Provavelmente, esses estômatos numerosos permitem uma taxa mais elevada de trocas gasosas durante os períodos, relativamente raros, de suprimento favorável de água. Em muitas xerófitas, os estômatos estão afundados em depressões na superfície inferior da folha (Figura 25.23). As depressões também podem conter muitos pelos epidérmicos ou tricomas. Juntas, estas duas características podem auxiliar na redução da perda de água pela folha. Os tricomas podem estar presentes em uma ou em ambas as superfícies da folha. Coberturas espessas de pelos epidérmicos e as resinas secretadas por alguns pelos também podem retardar a perda de água pelas folhas.

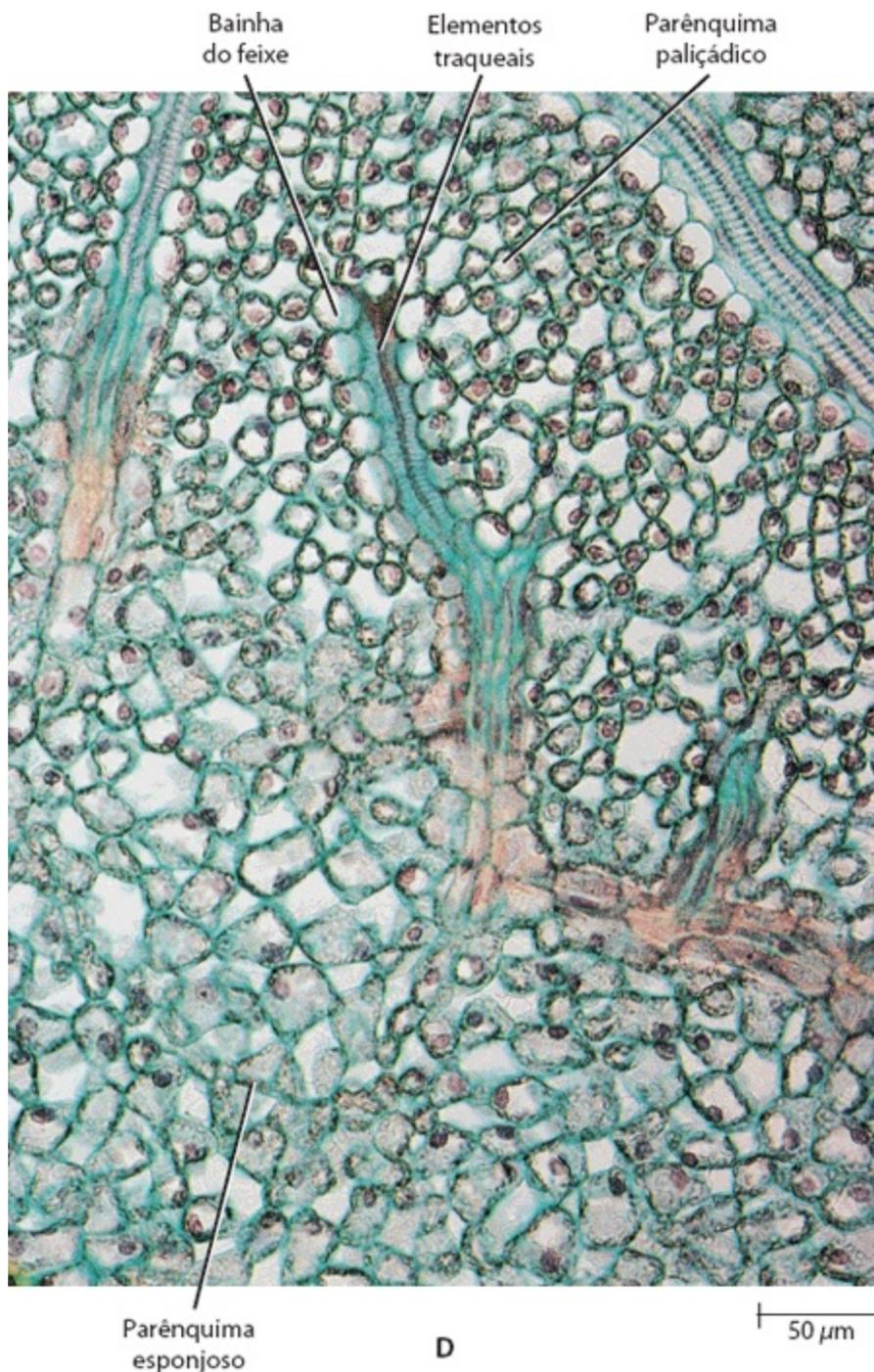


Epiderme da face superior



c

500 μ m

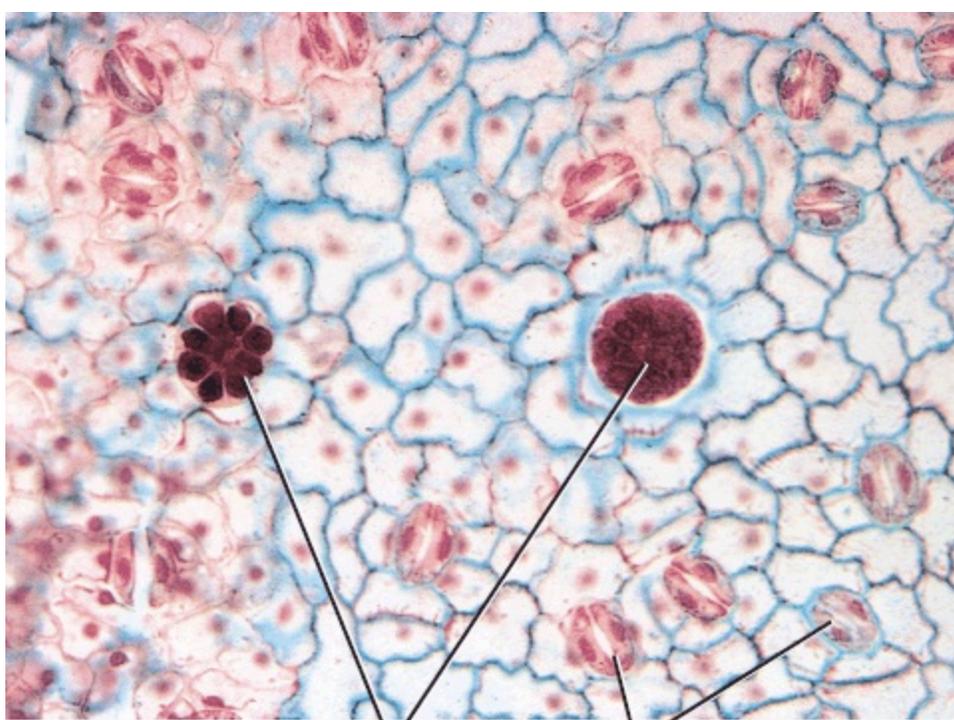


Parênquima esponjoso

D

50 μm

25.21 Seções da folha de lilás (*Syringa vulgaris*). **A.** Seção transversal através da costela mediana mostrando a nervura mediana. **B.** Seção transversal através de uma região do limbo. Duas nervuras pequenas (nervuras de menor calibre) podem ser vistas. **C.** Seção paradérmica. No sentido estrito, uma seção paradérmica é um corte paralelo à epiderme. Na prática, tais seções são mais ou menos oblíquas e vão da epiderme da face superior até a da face inferior. Assim, parte da epiderme da face superior pode ser vista na área clara na região de cima da micrografia e parte da epiderme inferior, na base da mesma micrografia. Observe o maior número de estômatos na epiderme da face inferior, evidenciado pelo número de células-guarda coradas em vermelho. (As poucas áreas escuras são os tricomas ou pelos epidérmicos.) A venação na *Syringa* é reticulada. **D.** Ampliação de uma porção da seção em (C), evidenciando o parênquima paliçádico e o parênquima esponjoso com uma terminação de nervura, com alguns elementos traqueais seccionados e circundados pela bainha do feixe. **E.** Esta ampliação (no topo da folha) mostra uma porção da epiderme da face inferior com dois tricomas (pelos epidérmicos) e vários estômatos.

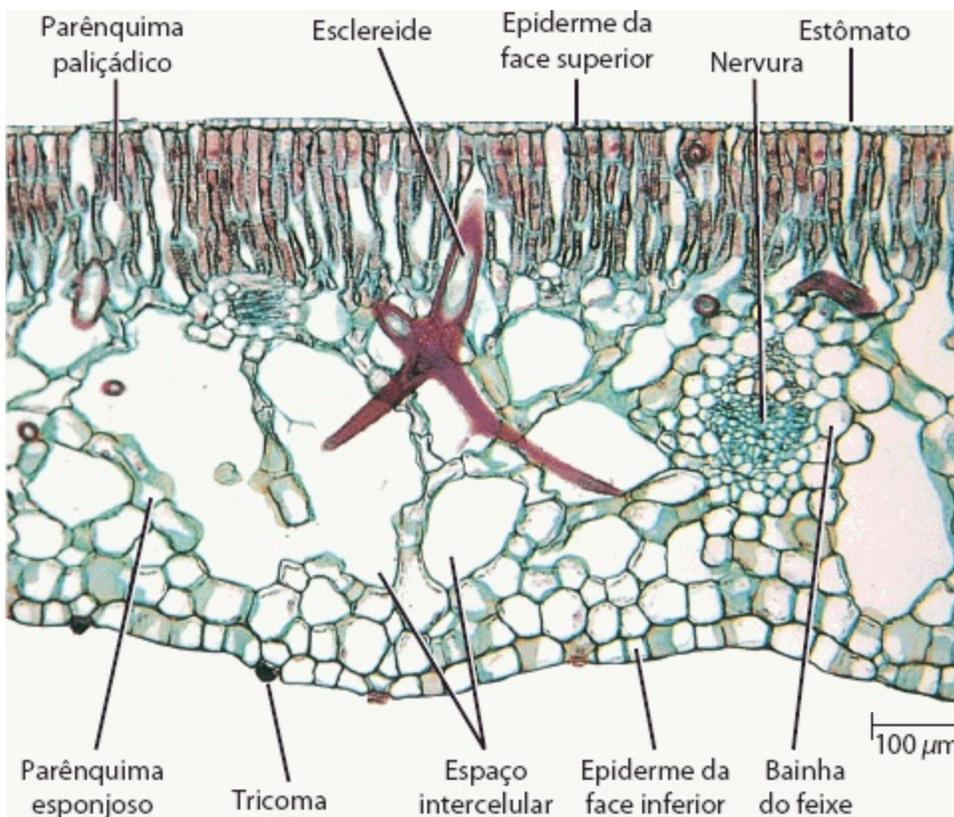


Tricomas

Estômatos

50 μm

E



Parênquima
paliçádico

Esclereide

Epiderme da
face superior

Nervura

Estômato

Parênquima
esponjoso

Tricoma

Espaço
intercelular

Epiderme da
face inferior

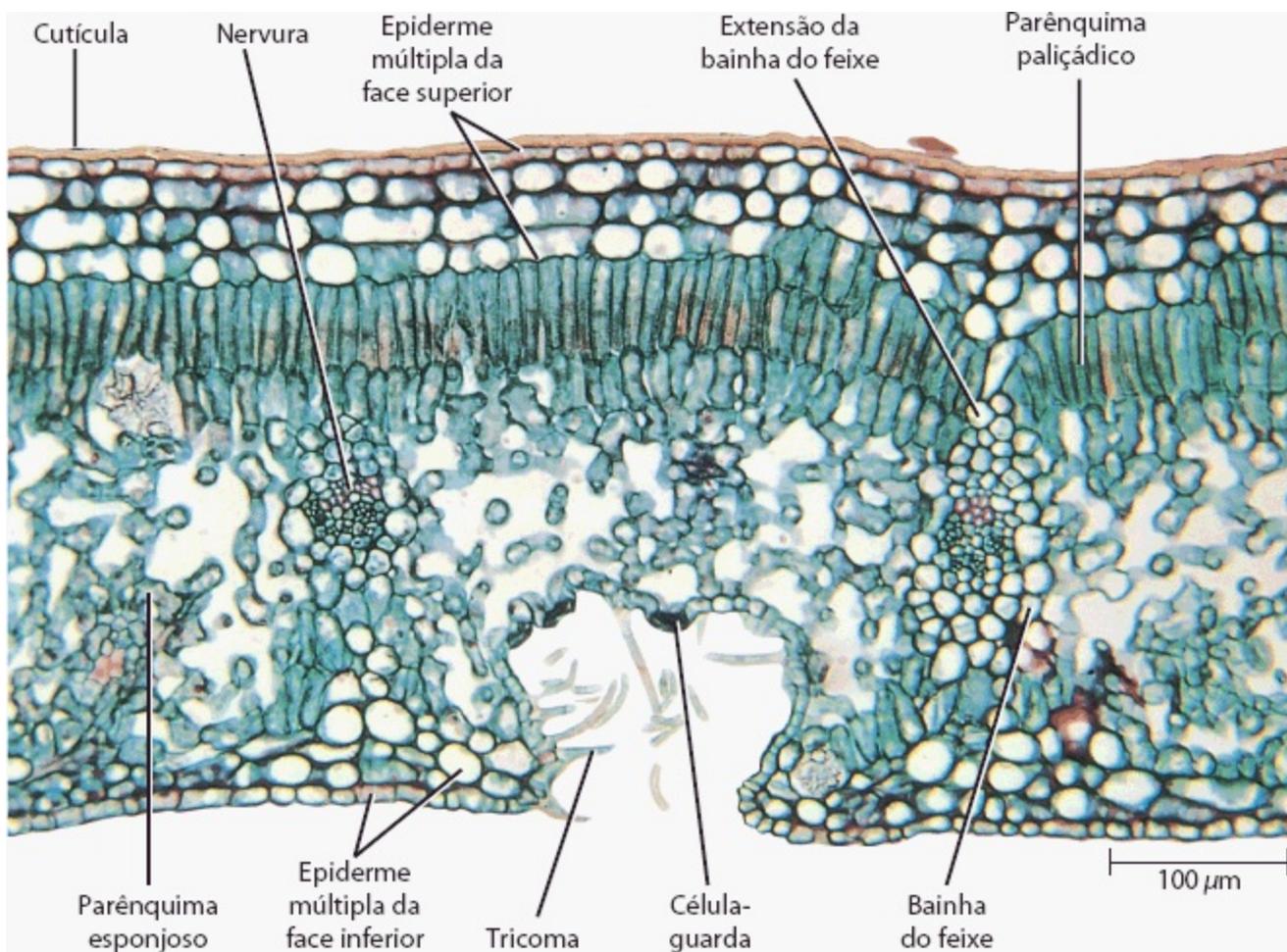
Bainha
do feixe

100 μm

25.22 Folha de ninfeia (*Nymphaea odorata*). A folha de ninfeia, aqui mostrada em seção transversal, flutua na superfície da água e tem estômatos apenas na epiderme da face superior. Como é típico das hidrófitas, o tecido vascular na folha de ninfeia é muito reduzido, especialmente o xilema. O parênquima paliçádico é constituído de diversas camadas de células acima do parênquima esponjoso. Observe os grandes espaços intercelulares (aeríferos), que garantem flutuação a essa folha.

Nas folhas da maioria das angiospermas, à exceção das monocotiledôneas, os estômatos estão em geral espalhados sobre a superfície (Figura 25.24A); seu desenvolvimento é misto – ou seja, estômatos maduros e imaturos ocorrem lado a lado em folhas parcialmente desenvolvidas. Na

maioria das monocotiledôneas, os estômatos estão dispostos em fileiras paralelas ao maior eixo da folha (Figura 25.24B). O desenvolvimento desses estômatos começa no ápice da folha e progride em direção à base.



25.23 Folha da espiroleira (*Nerium oleander*). *Nerium oleander* é uma xeromorfa, e isto está refletido na estrutura da folha, mostrada aqui em seção transversal. Observe a cutícula muito espessa cobrindo a epiderme múltipla (com várias camadas) nas superfícies superior e inferior da folha. Os estômatos e os tricomas estão restritos às porções invaginadas da epiderme da face inferior, denominadas criptas estomáticas.

DIMORFISMO FOLIAR EM PLANTAS AQUÁTICAS

Na natureza, as folhas de plantas aquáticas floríferas podem desenvolver duas formas distintas (ver Figura 8.22). Sob a água, elas se desenvolvem em estruturas estreitas e, frequentemente, muito divididas (formas aquáticas), enquanto aquelas acima da superfície se desenvolvem em folhas de aparência comum (formas terrestres). É possível induzir folhas imaturas a desenvolverem a forma atípica, para um dado ambiente, pela aplicação de uma ampla gama de tratamentos.

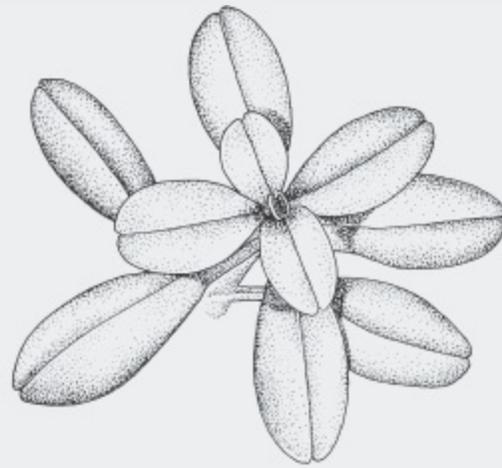
Durante um estudo da planta aquática *Callitriche heterophylla*, descobriu-se que o hormônio vegetal ácido giberélico induzia a produção de folhas com formas aquáticas em sistemas caulinares aéreos (sistemas caulinares emergentes). O ácido abscísico, outro hormônio vegetal (ver Capítulo 27), levou à formação de folhas de forma terrestre em sistemas caulinares submersos. Temperaturas mais altas ou a adição de manitol, um álcool derivado de açúcar, à água também ocasionaram a produção de folhas da forma terrestre, em sistemas caulinares submersos.

Na natureza, a pressão de turgescência das células das folhas submersas (formas aquáticas) é relativamente alta, enquanto

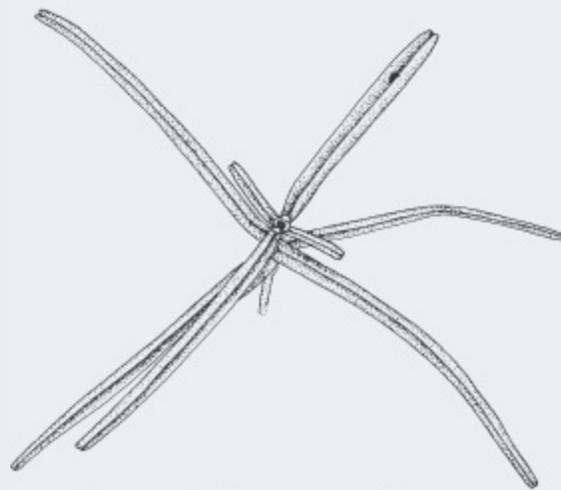
aquela das folhas emergentes (formas terrestres) é relativamente baixa. Os valores mais baixos nas folhas emergentes podem ser devidos, em parte, à perda de vapor de água pela transpiração, através dos numerosos estômatos na superfície foliar. A presença de células epidérmicas longas, nas folhas maduras, está associada à pressão de turgescência mais alta nas folhas de formas aquáticas em desenvolvimento.

Nos experimentos, o ácido giberélico causou o alongamento das células das folhas emergentes, aparentemente pelo aumento da plasticidade da parede celular, levando a um aumento na entrada de água e, assim, aumentando a pressão de turgescência. Na maturidade, essas folhas apresentavam todas as características das formas aquáticas típicas, incluindo as células epidérmicas longas. A expansão celular limitada nos sistemas caulinares submersos expostos ao ácido abscísico ou a altas temperaturas aparentemente não resultou da baixa turgescência; ao contrário, as paredes das células tratadas tornaram-se menos plásticas, de modo que a alta turgescência não promoveu a expansão celular. Sistemas caulinares submersos crescendo em uma solução de manitol apresentaram pressão de turgescência similar àquelas dos controles emergentes e a produção de folhas com células epidérmicas curtas.

Os resultados destes experimentos sugerem que a magnitude relativa da pressão de turgescência determina o tamanho e a forma final da folha em *Callitriche heterophylla*. Assim, a simples presença ou ausência de água circundando a folha em desenvolvimento garante que a folha estará devidamente adaptada à vida sobre ou sob a água.



Folhas da forma terrestre



Folhas da forma aquática

O mesofilo é especializado para a fotossíntese

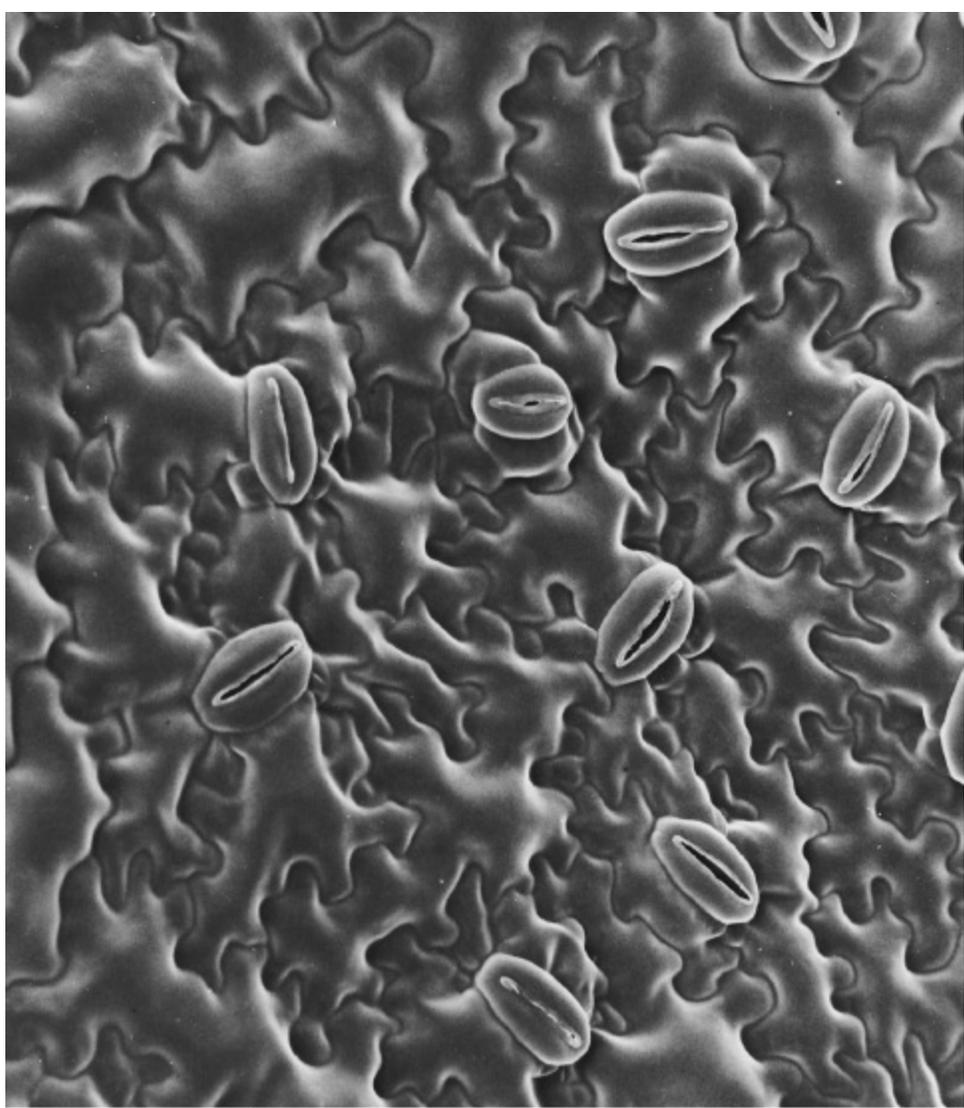
O *mesofilo*, região da folha com tecido fundamental, com seu grande volume de espaços intercelulares e numerosos cloroplastos, é particularmente especializado para a fotossíntese. Os

espaços intercelulares estão conectados com a atmosfera externa através dos estômatos, e estes facilitam a rápida troca gasosa, um importante fator para a eficiência da fotossíntese. Nas mesófitas, o mesofilo é comumente diferenciado em *pa-rênquima paliçádico* e *parênquima esponjoso ou lacunoso*. As células do parênquima paliçádico são colunares, com seu maior eixo orientado em ângulo reto com a epiderme, enquanto as células do parênquima esponjoso têm formas irregulares (Figura 25.21B, D). Embora o parênquima paliçádico pareça mais compacto do que o parênquima esponjoso, a maior parte das paredes verticais das células em paliçada está exposta aos espaços intercelulares, e, em algumas folhas, a superfície interna do parênquima paliçádico pode ser de duas ou quatro vezes maior do que a superfície interna do parênquima esponjoso. Os cloroplastos são também mais numerosos nas células do parênquima paliçádico do que nas células do parênquima esponjoso; conseqüentemente, a maior parte da fotossíntese na folha, portanto, parece ocorrer no parênquima paliçádico.

O parênquima paliçádico geralmente está localizado no lado superior da folha, e o parênquima esponjoso, no lado inferior (Figura 25.21). Em certas plantas, incluindo muitas xerófitas, o parênquima paliçádico frequentemente está presente em ambos os lados da folha. Em algumas plantas, por exemplo, no milho (ver Figura 7.23) e outras gramíneas (Figuras 25.26 a 25.28), todas as células do mesofilo são, mais ou menos, similares quanto à forma, não existindo distinção entre os parênquimas paliçádico e lacunoso.

Feixes vasculares estão distribuídos pelo mesofilo

O mesofilo da folha é totalmente permeado por numerosos feixes vasculares, ou *nervuras*, que são contínuos com o sistema vascular do caule. Em muitas angiospermas, à exceção das monocotiledôneas, as nervuras estão dispostas em um padrão ramificado, com nervuras sucessivamente menores ramificando-se de outras um pouco maiores. Este tipo de arranjo das nervuras é conhecido como *nervação reticulada* ou em rede (Figura 25.25). A nervura maior se dispõe ao longo do maior eixo da folha como uma nervura mediana. A nervura mediana ocorre em uma porção alargada da lâmina que parece com uma costela – a chamada costela mediana – na superfície inferior da lâmina (Figura 25.21A). A nervura mediana está conectada lateralmente com nervuras menores as quais também estão associadas a costelas. Cada uma das nervuras laterais está conectada com nervuras ainda menores, das quais outras nervuras menores divergem. Ao contrário, muitas monocotiledôneas têm muitas nervuras que se estendem ao longo do maior eixo da folha. Estas nervuras podem ser de tamanhos similares ou variados e as nervuras maiores se alternam com outras menores. Esta disposição das nervuras é denominada *nervação paralela*, ou estriada (Figura 25.19B), embora as nervuras orientadas longitudinalmente convirjam e se conectem no ápice da folha. As nervuras longitudinais estão interligadas por nervuras menores, formando uma complexa rede.



A

50 μm



B

25 μm

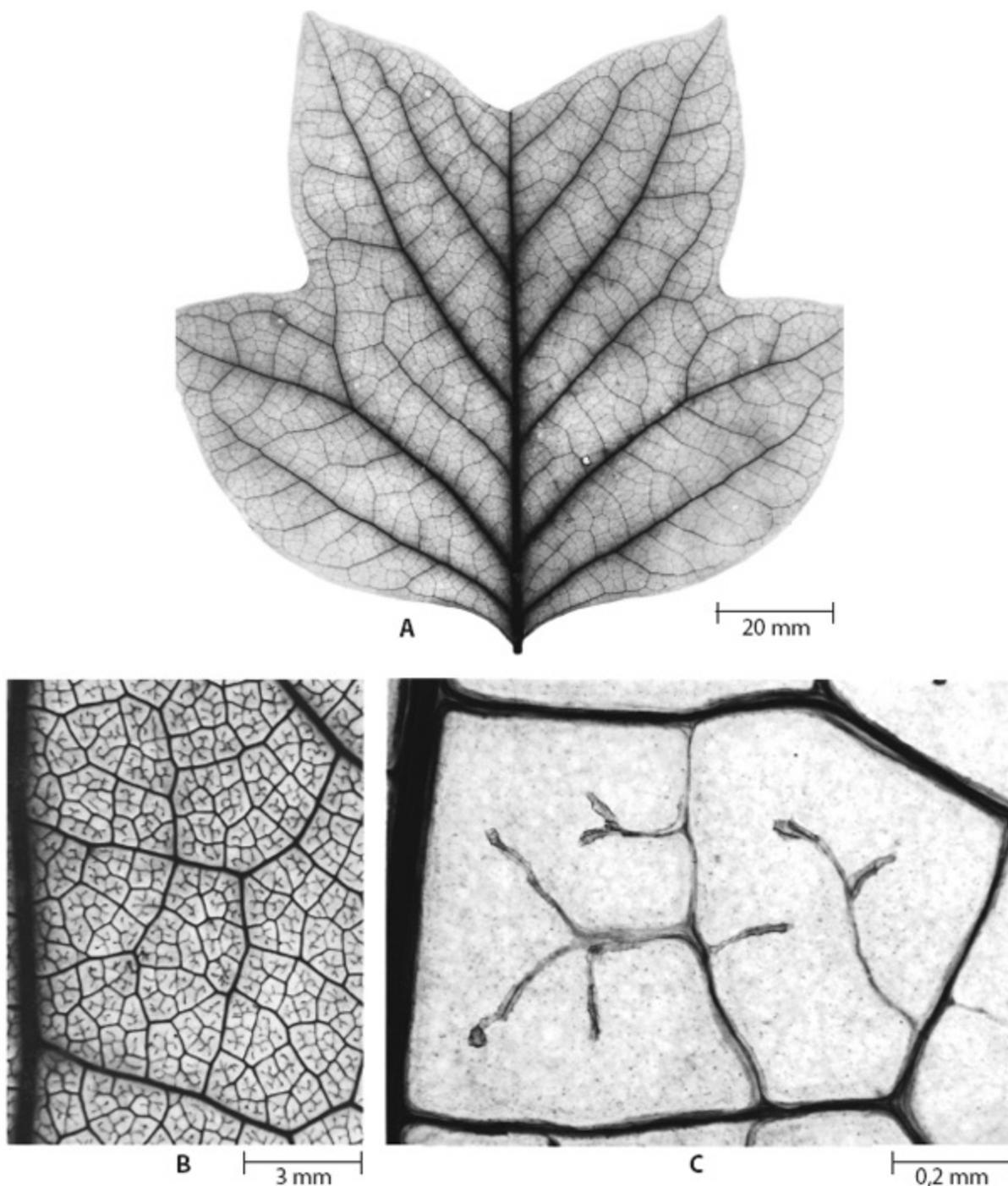
25.24 Estômatos de uma eudicotiledônea e de uma monocotiledônea. **A.** Folha de batata (*Solanum tuberosum*) mostrando a disposição aleatória dos estômatos, característica das folhas de eudicotiledôneas. Na micrografia eletrônica de varredura da superfície da folha de batata, as células-guarda têm forma semicircular e não estão associadas às células subsidiárias. **B.** Na micrografia eletrônica de varredura da superfície folha de milho (*Zea mays*) é mostrada a disposição paralela dos estômatos, típica das folhas de monocotiledôneas. No milho, cada par de células-guarda estreitas está associado a duas células subsidiárias, cada uma delas posicionada de um dos lados do estômato (ver Figura 23.26).

As nervuras são constituídas por xilema e floema, os quais, geralmente, são de origem inteiramente primária. A nervura mediana e algumas vezes as nervuras de maior calibre, contudo, podem apresentar crescimento secundário limitado, nas folhas de algumas angiospermas, excetuando as monocotiledôneas. Nas terminações vasculares de algumas folhas, os elementos de xilema em geral se estendem além dos elementos de floema, mas, em algumas plantas, tanto os elementos de xilema quanto os de floema chegam juntos até as terminações vasculares. Comumente, o xilema ocorre no lado superior da nervura, e o floema, no lado inferior (Figura 25.21A,B).

As nervuras menores das folhas que estão, quase sempre, totalmente imersas no tecido do mesofilo, são denominadas *nervuras menores* (ou *de menor calibre*), enquanto as nervuras maiores, associadas às costelas, são denominadas *nervuras maiores* (ou *de maior calibre*). As nervuras menores têm a função principal de captar os fotoassimilados (compostos orgânicos produzidos pela fotossíntese) das células do mesofilo. Com o aumento em tamanho, as nervuras se tornam intimamente

associadas espacialmente com o mesofilo e estão cada vez mais imersas nos tecidos não fotossintetizantes da costela. Assim, à medida que as nervuras aumentam em tamanho, sua função primária muda da captação de fotoassimilados para o transporte destes para fora da folha.

Os tecidos vasculares das nervuras estão raramente expostos aos espaços intercelulares do mesofilo. As nervuras maiores são circundadas por células parenquimáticas que contêm poucos cloroplastos, enquanto as nervuras menores, geralmente, estão envolvidas por uma ou mais camadas de células compactamente dispostas que formam a *bainha do feixe* (Figuras 25.21B, D e 25.22). Em algumas plantas, as células da bainha do feixe lembram as células do mesofilo no qual as nervuras menores estão localizadas. As bainhas dos feixes estendem-se até as terminações vasculares, assegurando que nenhuma parte do tecido vascular esteja exposta ao ar dos espaços intercelulares e que todas as substâncias que entram e saem dos tecidos vasculares passem necessariamente pela bainha (Figura 25.21D). A bainha do feixe está em posição similar à endoderme da raiz e, assim como a endoderme da raiz, tem estrias de Caspary em suas paredes anticlinais. Deste modo, a bainha do feixe pode ser considerada como uma endoderme, a qual pode, de modo similar, controlar o movimento de substâncias para dentro e para fora dos tecidos vasculares. Na maioria das preparações, a estria de Caspary não está visível.



25.25 Venação reticulada. Folha clarificada (na qual a clorofila foi removida) de um tulipeiro (*Liriodendron tulipifera*), mostrando a venação em três aumentos. A folha tem uma hierarquia de tamanho das nervuras, as maiores são denominadas nervuras de maior porte. As nervuras sucessivamente menores, que são completamente embebidas no mesofilo, são denominadas nervuras de menor porte. **A.** As nervuras de maior porte: nervuras mediana e laterais. **B.** A nervura de maior porte (à esquerda) é parte de uma nervura lateral; todas as outras nervuras vistas aqui são nervuras de menor porte. **C.** As áreas menores de mesofilo delimitadas pelas nervuras são denominadas aréolas. Aqui são vistas duas aréolas, com traqueídes terminais.

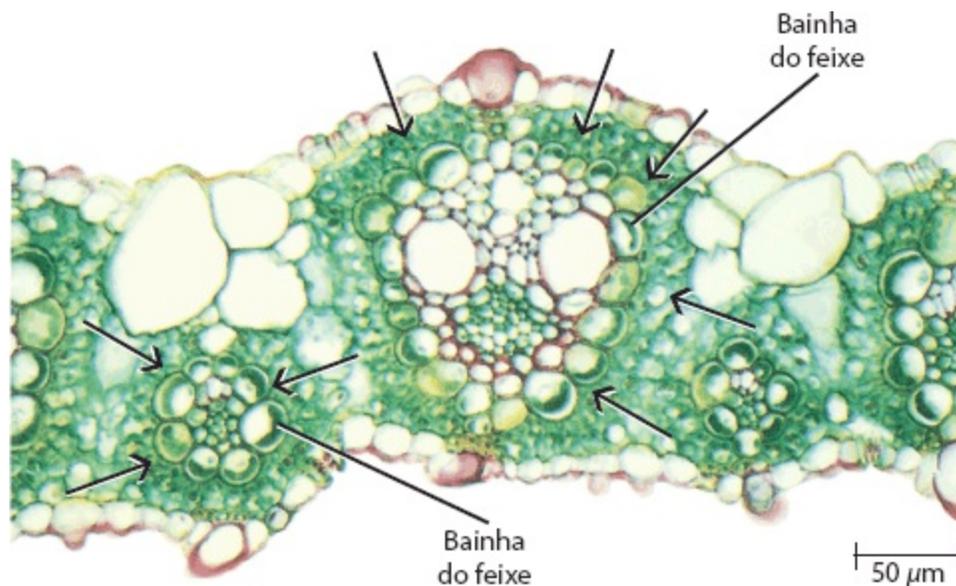
Em muitas folhas, as bainhas dos feixes estão ligadas tanto com a epiderme superior quanto com a inferior, ou com ambas, por um grupo de células similares àquelas da bainha do feixe (Figura 25.23). Estas conexões são denominadas *extensões da bainha do feixe*. Além de oferecerem suporte mecânico, em algumas folhas, elas aparentemente conduzem água do xilema para a epiderme.

A epiderme garante considerável sustentação à folha devido a sua estrutura compacta e sua cutícula. Além disso, colênquima ou esclerênquima podem estar presentes sob a epiderme das costelas nas nervuras de maior porte nas folhas de muitas angiospermas, garantindo suporte

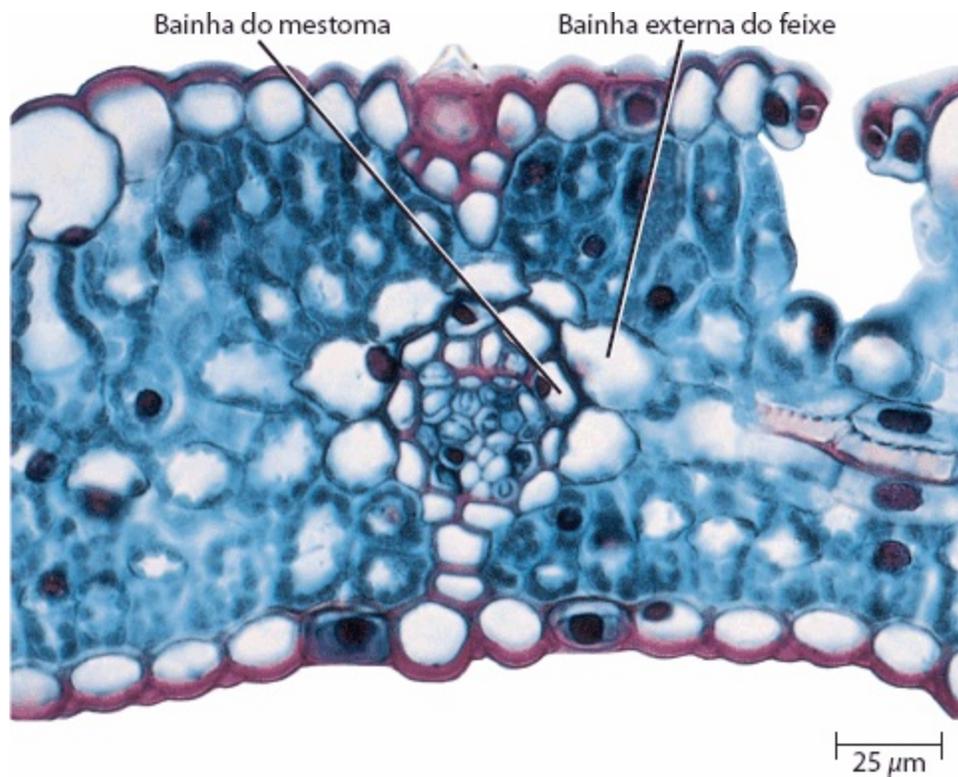
adicional. Nas folhas de monocotiledôneas, as nervuras e a margem foliar podem ser delimitadas por fibras. Em folhas de outras angiospermas, células de colênquima podem também ser encontradas ao longo das margens de folhas.

Folhas de gramíneas

Depois da descoberta da via de fotossíntese C_4 na cana-de-açúcar (ver Capítulo 7), muitos estudos foram dedicados à anatomia comparada de folhas de gramíneas em relação às vias da fotossíntese. Foi descoberto que as folhas de gramíneas C_3 e C_4 apresentam diferenças anatômicas consideráveis. Por exemplo, nas folhas de gramíneas C_4 , as células do mesofilo e as células da bainha do feixe formam duas camadas concêntricas típicas ao redor dos feixes vasculares, como visto em seções transversais (Figura 25.26). As células compactamente dispostas da bainha do feixe das gramíneas C_4 são células parenquimáticas muito grandes que contêm numerosos cloroplastos grandes e conspícuos. Esse arranjo concêntrico do mesofilo e das camadas da bainha do feixe em plantas C_4 é referido como *anatomia Kranz* (em alemão, “coroa”). O significado da anatomia *Kranz* em relação à fotossíntese C_4 é discutido no Capítulo 7.



25.26 Folha de cana-de-açúcar, uma gramínea C_4 . Seção transversal da folha de cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*). Como é típico nas gramíneas C_4 , as células do mesofilo (setas) estão radialmente dispostas ao redor da bainha dos feixes vasculares, a qual é formada de células grandes, com muitos cloroplastos grandes.



25.27 Folha de trigo, uma gramínea C₃. Seção transversal da folha de trigo (*Triticum aestivum*). Como uma típica gramínea C₃, as células do mesofilo não estão radialmente dispostas ao redor da bainha dos feixes vasculares. Os feixes vasculares, na folha do trigo, estão circundados por duas bainhas: a bainha externa tem células parenquimáticas de paredes relativamente finas e a bainha interna, a bainha do mestoma, tem células de paredes espessadas.

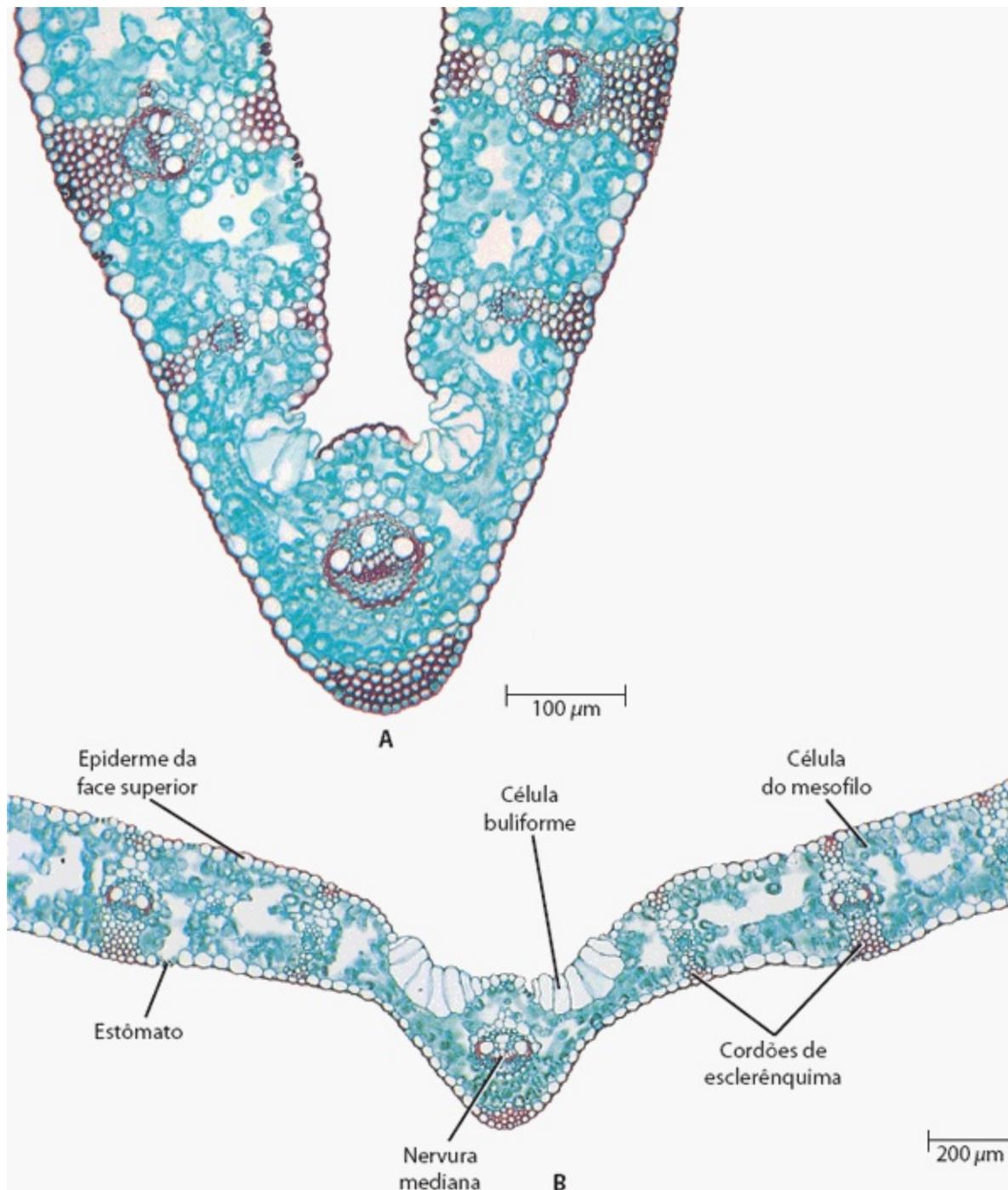
Nas folhas de gramíneas C₃, ao contrário, as células do mesofilo e da bainha do feixe não apresentam disposição concêntrica. Além disso, as células parenquimáticas das bainhas dos feixes são relativamente pequenas, com cloroplastos pequenos, e, quando observadas ao microscópio, com menor aumento, estas células parecem claras e vazias. Comumente, uma bainha interna, com células de paredes mais ou menos espessadas (denominada bainha do mestoma) também está presente nas gramíneas C₃ (Figura 25.27).

Outra diferença estrutural consistente entre as folhas de gramíneas C₃ e C₄ é a distância intervenal, ou seja, a distância entre as bainhas de feixes lateralmente adjacentes. Nas gramíneas C₄, apenas 2 a 4 células do mesofilo estão presentes entre as bainhas de feixes vasculares adjacentes, enquanto nas gramíneas C₃ mais de quatro (uma média de 12, para as espécies C₃, foram encontradas em um estudo) células do mesofilo estão localizadas entre as bainhas de feixes vasculares adjacentes.

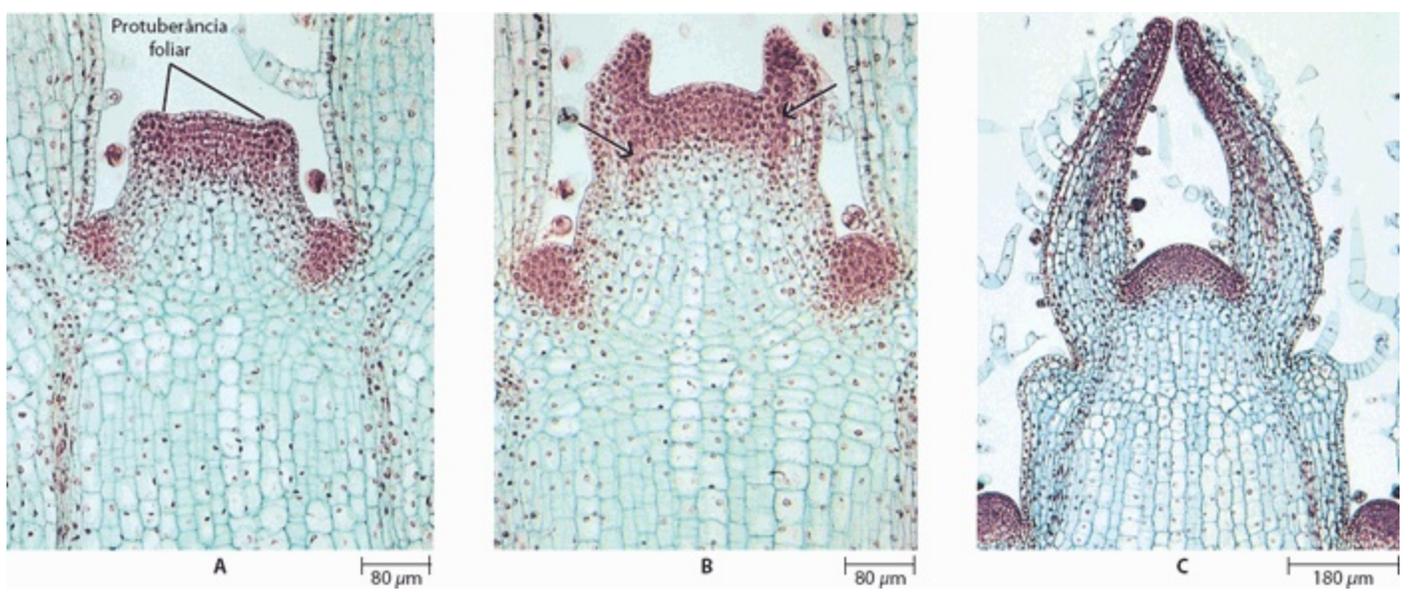
As folhas de plantas C₄ geralmente exportam fotoassimilados tanto mais rapidamente quanto mais eficientemente do que as folhas de plantas C₃. As razões para estas diferenças são desconhecidas, mas tem sido sugerido que as diferenças na distância física entre as células do mesofilo e o floema dos feixes vasculares podem influenciar a taxa e a eficiência do transporte de fotoassimilados para os tubos crivados.

A epiderme das gramíneas é constituída por vários tipos de células. A maioria das células epidérmicas é estreita e alongada. Algumas células, especialmente grandes, denominadas *células buliformes* ou células motoras, ocorrem em fileiras longitudinais e são tidas por alguns botânicos como responsáveis pelo dobramento e desdobraimento, enrolamento e desenrolamento, das folhas, respostas resultantes de mudanças no potencial hídrico (Figura 25.28). Durante a perda excessiva de água, as células buliformes tornam-se flácidas e a folha se dobra ou enrola. A epiderme também

contém células-guarda estreitas e com paredes espessadas, que estão associadas às células subsidiárias (Figura 25.24B; ver também Figura 23.26).



25.28 Folha da gramínea anual C_3 , *Poa annua*. Porções de folhas (**A**) dobradas e (**B**) expandidas, incluindo a nervura mediana da folha da gramínea anual *Poa annua*. Na folha da gramínea, o mesofilo não está diferenciado como parênquima paliçádico e lacunoso. Cordões de células de esclerênquima comumente ocorrem acima e abaixo das nervuras. A epiderme contém células buliformes – grandes células epidérmicas que parecem atuar no dobramento e desdobraimento (enrolamento e desenrolamento) das folhas de gramíneas. Na folha de *Poa* mostrada em (**A**), as células buliformes localizadas na epiderme da face superior estão parcialmente colapsadas e a folha está dobrada. Um aumento de turgor das células buliformes, presumivelmente, causa o desdobraimento da folha (**B**).



25.29 Estágios iniciais do desenvolvimento da folha em *Plectranthus*. Como visto nestas seções longitudinais do ápice do sistema caular, as folhas de *Plectranthus blumei* ocorrem aos pares, opostas umas às outras nos nós (Figura 25.2). **A.** Duas pequenas saliências ou protuberâncias foliares podem ser vistas opostas umas às outras nos flancos do meristema apical. Além disso, o primórdio da gema axilar pode ser visto surgindo na axila de cada uma das duas folhas jovens abaixo. **B.** Dois primórdios foliares eretos desenvolveram-se a partir das protuberâncias. Observe os cordões de procâmbio (setas) estendendo-se para cima no primórdio foliar. Os primórdios das gemas axilares, abaixo, estão em estágio de desenvolvimento mais adiantado do que aqueles em (A). **C.** À medida que os primórdios foliares se alongam, os cordões de procâmbio, que são contínuos com o procâmbio do traço foliar no caule, continuam a se desenvolver nas folhas. Tricomas ou pelos epidérmicos, vistos aqui no primórdio foliar, desenvolvem-se a partir de certas células protodérmicas muito precocemente, antes que a protoderme mature e se transforme na epiderme.

Desenvolvimento da folha

A análise clonal – análise das linhagens, ou clones, de células geneticamente diferentes – tem revelado que os primórdios foliares são iniciados pelos grupos de células da zona periférica do meristema apical. Estes grupos de células se estendem pelas três camadas do meristema – L1, L2 e L3 (Figura 25.4A) – e variam de cerca de 5 a 10 células por camada em *Arabidopsis* até algo em torno de 50 a 100 células por camada no tabaco, algodão e milho. Estas células são denominadas *células fundadoras* das folhas.

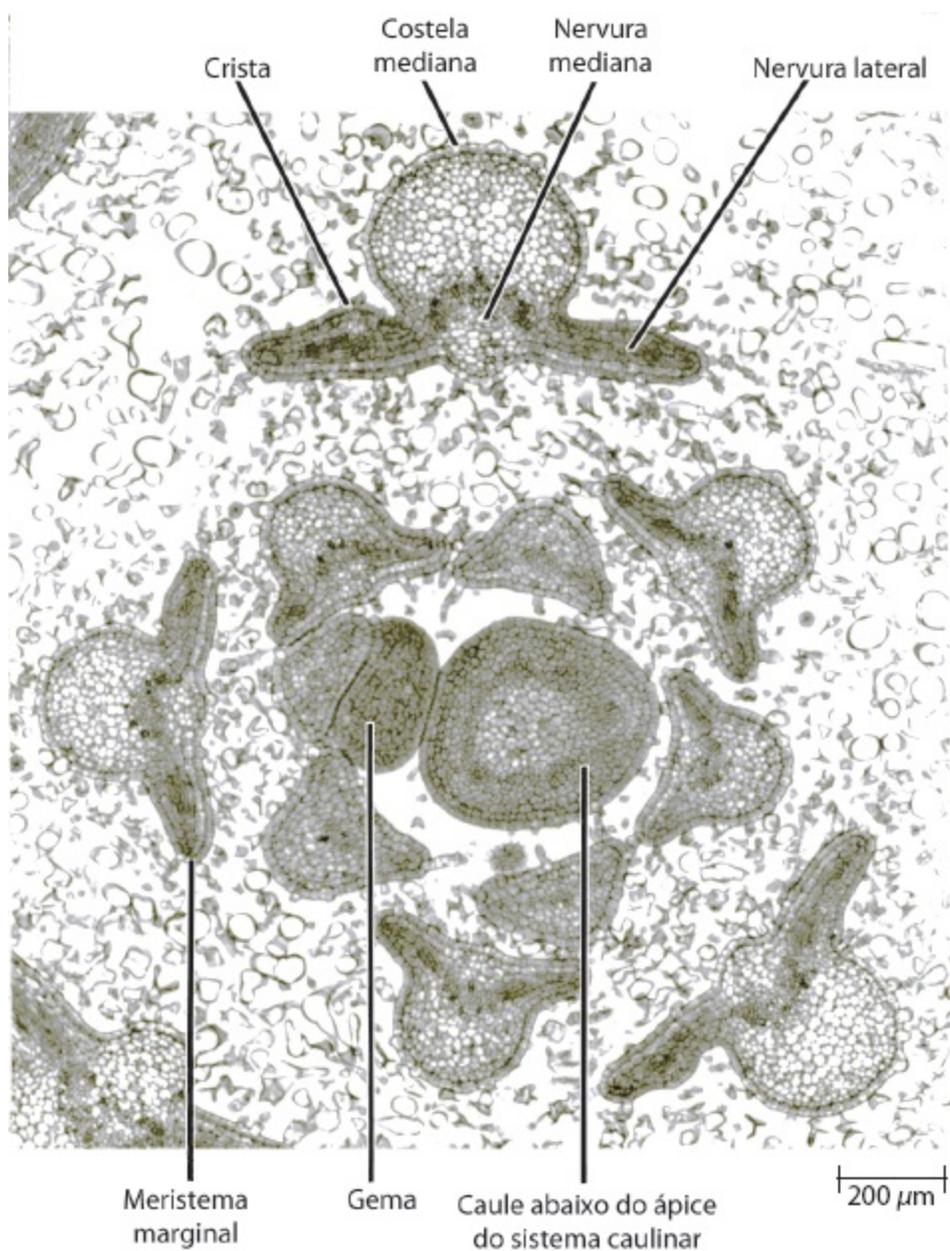
A primeira evidência estrutural da iniciação foliar é uma mudança na orientação da divisão e da expansão das células fundadoras. Isso resulta na formação de uma protuberância, também chamada de “protuberância foliar” (Figura 25.29A). Com a continuação do crescimento, cada protuberância desenvolve-se em um primórdio foliar, o qual é geralmente mais achatado na superfície voltada para o meristema apical (a futura superfície superior da folha) do que na superfície oposta (a futura superfície inferior) (Figura 25.29B).

Imediatamente após a emergência do primórdio foliar a partir da protuberância, uma fileira de células densas se forma em lados opostos (ao longo das margens) do primórdio. A formação do limbo é iniciada nestas fileiras marginais estreitas – denominadas “*meristemas marginais*” ou “*blastozonas marginais*” – enquanto a região central do primórdio se diferencia em uma costela mediana ou raque (Figura 25.30). Em folhas simples com margens inteiras (margens não lobadas ou denteadas em nenhum grau), a atividade do meristema marginal é de curta duração. Por outro lado,

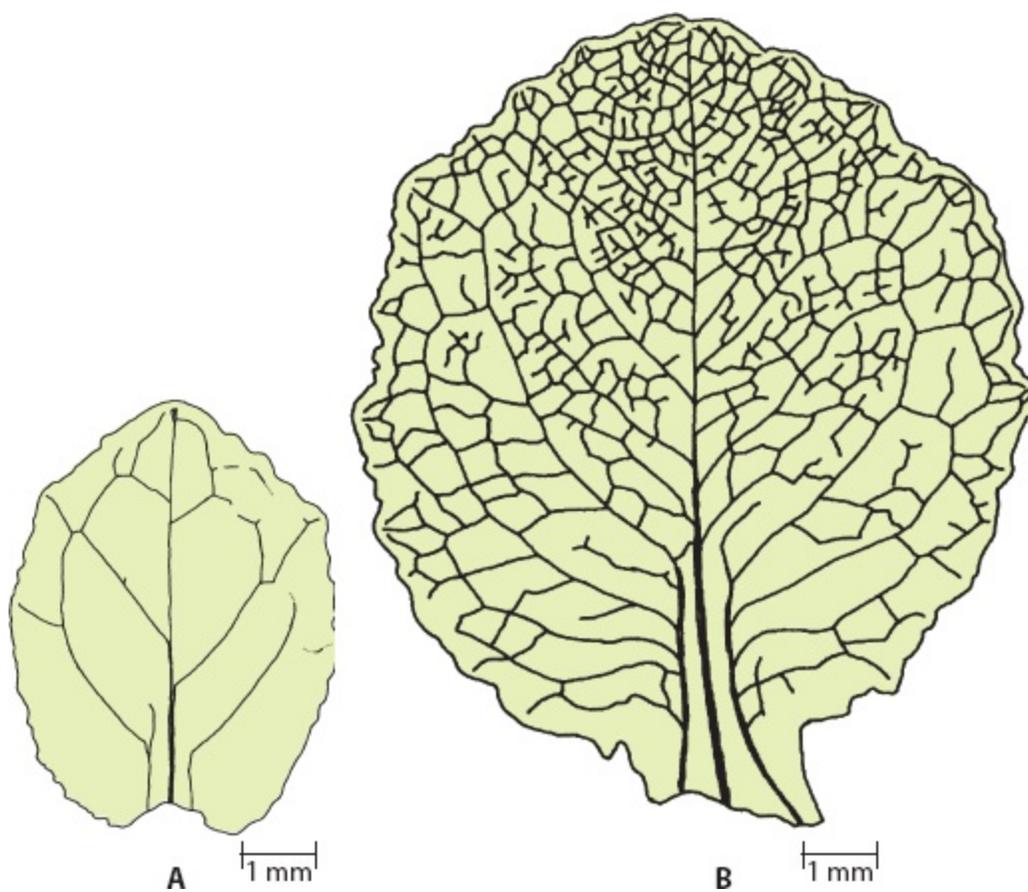
em folhas simples com formas mais complexas, a subdivisão do meristema marginal em regiões com aumento de crescimento e regiões com supressão de crescimento resulta na formação de lobos ou serras marginais. Regiões de crescimento prolongado e aumentado também estão envolvidas na formação dos folíolos das folhas compostas. Diferenças na duração da atividade do meristema e na quantidade de expansão em um plano da lâmina são responsáveis pela diversidade de formas foliares.

Nas folhas derivadas de meristemas apicais com duas camadas de túnica, a camada L1 origina a epiderme, e as camadas L2 e L3 contribuem para os tecidos internos. A expansão e o alongamento da folha ocorrem, em sua maior parte, pelo *crescimento intercalar*, ou seja, pela divisão e expansão das células por todo o limbo, com maior contribuição da expansão celular. As diferenças nas taxas de divisão e crescimento das células, nas várias camadas do limbo, resultam na formação de numerosos espaços intercelulares e produzem a forma do mesofilo característico da folha. Tipicamente, a folha para de crescer primeiro no ápice e por último na base. Comparado com o crescimento do caule, o crescimento da maioria das folhas é de curta duração. O tipo de crescimento limitado exibido pela folha e pelos ápices florais é chamado de *determinado*, em contraste com o tipo de crescimento ilimitado ou *indeterminado* dos meristemas apicais vegetativos.

O desenvolvimento vascular nas folhas de angiospermas, à exceção das monocotiledôneas, começa com a diferenciação do procâmbio da futura nervura mediana. Esse procâmbio se diferencia para cima no primórdio como uma extensão do procâmbio do traço foliar (Figura 25.29C). Todas as nervuras de maior porte se desenvolvem para cima e/ou para o fora em direção às margens foliares, em continuidade com o procâmbio da nervura mediana (Figura 25.31A). As nervuras foliares de menor porte iniciam-se no ápice da folha (Figura 25.31B), e se desenvolvem do ápice para a base, em continuidade com as nervuras de maior porte. Assim, o ápice da folha é a primeira parte a ter um sistema de nervuras completo. Esse padrão de desenvolvimento reflete a maturação geral da folha, a qual é do ápice para a base.



25.30 Desenvolvimento das folhas de tabaco. Seção transversal de folhas de tabaco (*Nicotiana tabacum*) agrupadas ao redor do ápice do sistema caulinar. A seção foi feita abaixo do meristema apical. As folhas mais jovens estão mais próximas do eixo. O primórdio foliar, no princípio, não apresenta diferenciação em nervura mediana e lâmina. Alguns estágios iniciais do desenvolvimento da lâmina e da nervura mediana podem ser vistos. Numerosos fragmentos de tricomas circundam as folhas em desenvolvimento.



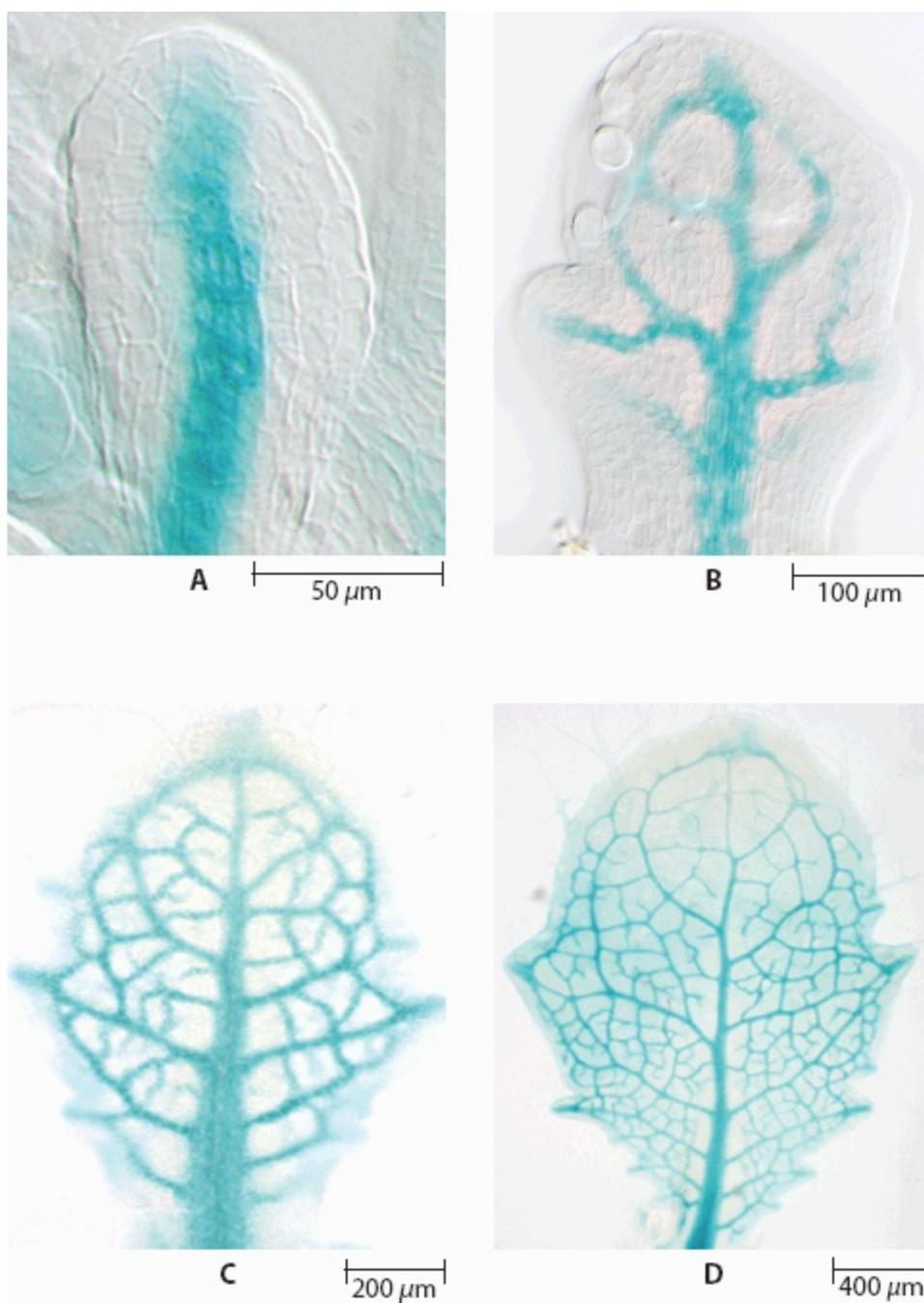
A

1 mm

B

1 mm

25.31 Dois estágios de desenvolvimento do sistema vascular em folha de alface (*Lactuca sativa*). **A.** As nervuras de maior porte desenvolvem-se em direção ao ápice da lâmina, enquanto (**B**) as nervuras de menor porte se desenvolvem do ápice para a base. Assim, o ápice da folha é a primeira região a ter um sistema completo de nervuras.



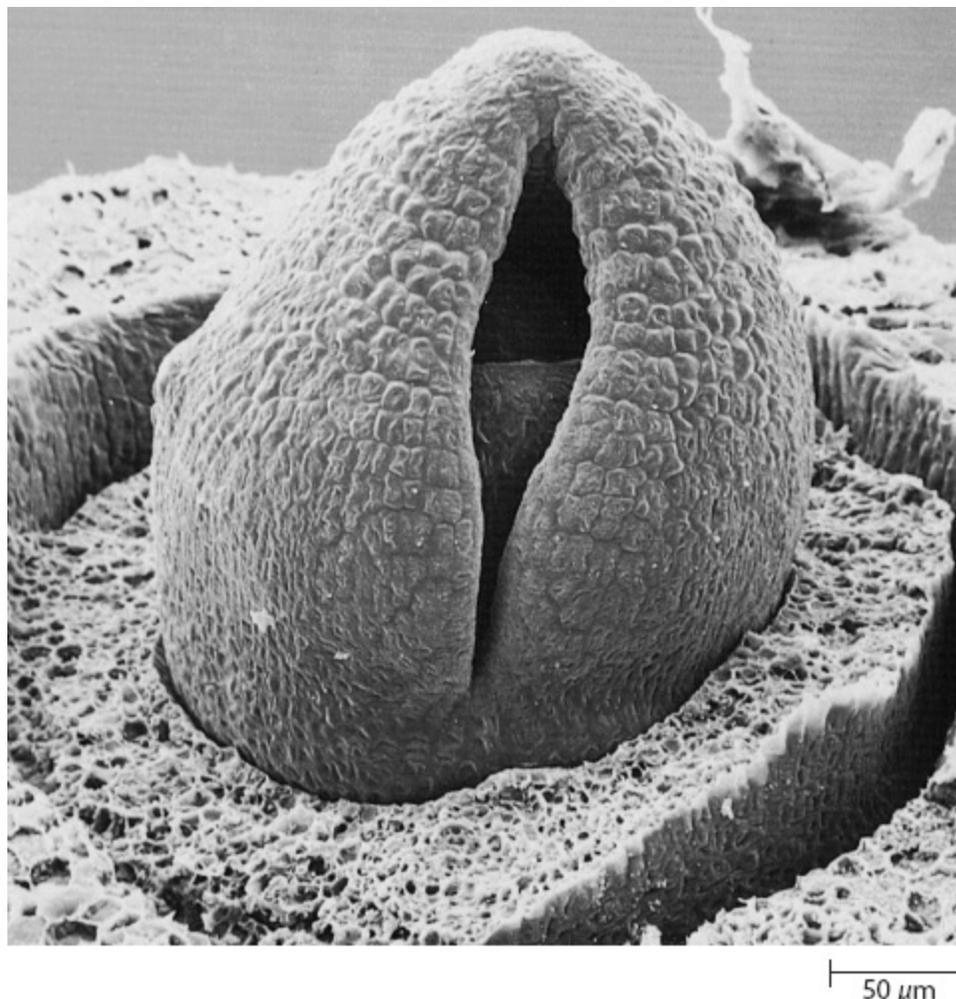
25.32 Desenvolvimento da nervura em *Arabidopsis*. Expressão do marcador *AtHB8::GUS* para a identidade do procâmbio em folhas de vários estágios indica que as nervuras são contínuas em seu desenvolvimento e que as nervuras de maior porte se formam antes das nervuras de menor porte. **A** e **B** mostram o padrão de desenvolvimento da nervura em folhas inteiras clarificadas após 6 e 24 h, respectivamente; **C** e **D** nos dias 2 e 3, respectivamente.

O padrão de desenvolvimento da nervação foliar descrito acima tem sido corroborado em *Arabidopsis* com o uso de marcadores moleculares para a identidade procambial, *AtHB8::GUS*. A Figura 25.32 mostra que as nervuras parecem ser contínuas em seu desenvolvimento e que a expressão do *AtHB8* segue um padrão progressivo, com as nervuras menores se estendendo unidirecionalmente das nervuras maiores e precocemente formadas.

O desenvolvimento da folha de monocotiledôneas difere daquele das folhas de outras angiospermas em diversos aspectos. Por exemplo, em gramíneas, tais como o milho e a cevada, a atividade de crescimento rapidamente se espalha lateralmente, a partir dos flancos do primórdio foliar em desenvolvimento, e circunda completamente o ápice do sistema caulinar. À medida que o primórdio aumenta em comprimento, ele gradualmente adquire a forma de capuz (Figura 25.33). O

desenvolvimento posterior do limbo prossegue de forma linear, com novas células sendo adicionadas pela atividade do meristema intercalar basal. O alongamento do limbo é restrito a uma pequena zona acima da região de divisão celular, e as porções superiores do limbo mostram-se, sucessivamente, mais avançadas em desenvolvimento. O crescimento da bainha começa relativamente tarde e segue após o desenvolvimento do limbo. O limite entre o limbo e a bainha não se torna distinto até que a lígula, uma fina projeção da parte superior da bainha, começa a se desenvolver (Figura 25.19B). Além disso, em folhas de gramíneas, todos os cordões procambiais são inicialmente descontínuos com o procâmbio do traço foliar ou do caule. A nervura mediana ou outros cordões longitudinais grandes originam-se no segmento caulinar na base do primórdio e se desenvolvem para cima entrando no primórdio e para baixo entrando no caule. Os cordões longitudinais menores, que surgem no primórdio e se formam equidistantemente entre cordões adjacentes previamente formados, não se estendem para baixo na bainha. Ao contrário, eles se fundem com outros cordões acima da bainha. Como mencionado previamente, todos os feixes longitudinais estão interconectados pelas nervuras transversais.

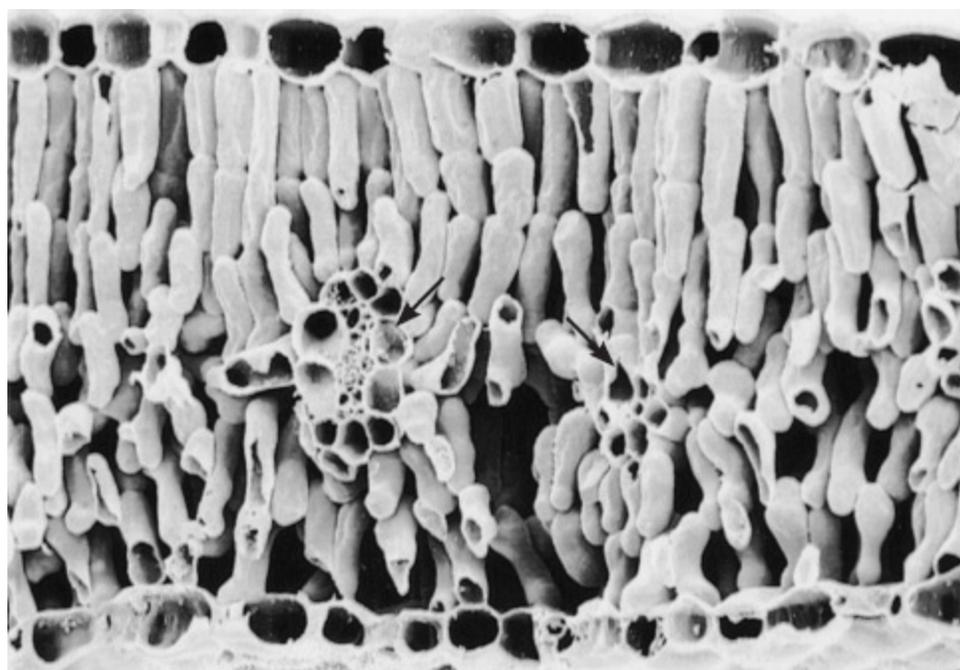
O padrão vascular é estabelecido precocemente no desenvolvimento de folhas de angiospermas, frequentemente quando a folha em desenvolvimento tem apenas 2 mm de comprimento, e em cevada, quando o primórdio tem apenas 3 a 4 mm de comprimento. (Ver no Capítulo 27 a discussão do papel da auxina no desenvolvimento da vascularização foliar.)



25.33 Desenvolvimento da folha de cevada (*Hordeum vulgare*), uma monocotiledônea. No estágio inicial de desenvolvimento, a lâmina tem a forma de um capuz. O ápice do sistema caulinar pode ser visto através da abertura no capuz.

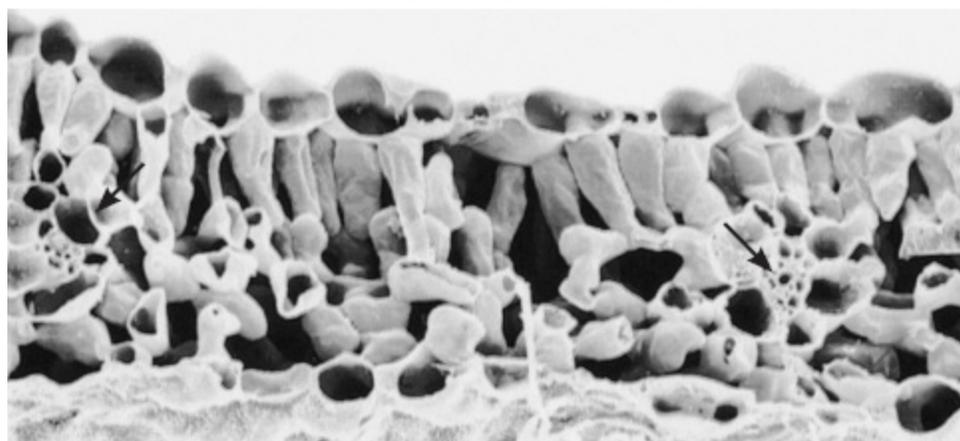
Folhas de sol e de sombra

Fatores ambientais, especialmente a luz, podem ter efeitos substanciais no desenvolvimento do tamanho e da espessura das folhas. Em muitas espécies, as folhas que crescem sob altas intensidades luminosas – as chamadas *folhas de sol* – são menores e mais espessas do que as *folhas de sombra*, que se desenvolvem sob baixas intensidades luminosas (Figura 25.34). A maior espessura das folhas de sol deve-se, principalmente, ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico. O sistema vascular das folhas de sol é mais desenvolvido e as paredes das células epidérmicas são mais espessadas do que aquelas das folhas de sombra. Além disso, a razão entre a área da superfície interna do mesofilo e a área da lâmina foliar é muito maior nas folhas de sol. Um efeito dessas diferenças é que, embora os dois tipos foliares tenham taxas fotossintéticas similares a baixas intensidades luminosas, as folhas de sombra não são adaptadas a altas intensidades luminosas e, conseqüentemente, têm taxas de fotossíntese máximas consideravelmente menores sob estas condições.



A

50 μm



B

50 μm

25.34 Folhas de sol e de sombra. Micrografias eletrônicas de varredura mostrando seções transversais de nervuras (setas) de (A) folha de sol e (B) folha de sombra de *Thermopsis montana*, uma espécie da família da ervilha (Fabaceae). Observe que a folha de sol é consideravelmente mais espessa do que a folha de

sombra, uma condição devida, principalmente, ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico na folha de sol.



BAMBU, FORTE, VERSÁTIL E SUSTENTÁVEL

Existem poucas gramíneas fortes o bastante para suportar pessoas à medida que elas sobem uma centena de metros (aproximadamente 300 pés) acima do chão. De fato, existe apenas uma – o bambu. Esta gramínea versátil pode ser transformada em utensílios, fragmentada e utilizada para tecer tapetes, dobrada e moldada de todas as formas em objetos graciosos e úteis, e laminada em pisos mais duros do que o carvalho. Hastes de bambu podem ser unidas para formar postes e utilizadas em armações de casas ou em cabos de uma ponte suspensa. Quando amarrado em ângulos retos em uma trama tridimensional, o bambu forma um andaime forte de pouco peso para acessar arranha-céus. Em algumas partes da Ásia, o bambu, e não o aço, é o principal material usado para construir andaimes.

O bambu, na verdade, não é apenas uma espécie – existem mais de 1.000 espécies, todas da família das gramíneas (Poaceae) – e cada espécie tem propriedades um pouco diferentes. Delas, a mais importante economicamente é *Phyllostachys edulis*, ou bambu Mao Zhu, que pode alcançar mais de 20 m e é a principal fonte tanto dos ramos comestíveis do bambu quanto de postes estruturais. As florestas de bambu Mao Zhu cobrem mais do que 3 milhões de hectares (7 milhões de acres) na China.

Assim como muitas outras gramíneas, o bambu se espalha emitindo caules subterrâneos denominados rizomas. Os bambus podem ser classificados como “touceiras” ou “solitários”, dependendo de quão longe e rápido seus rizomas se espalham. *Phyllostachys edulis* é um bambu solitário, que forma rapidamente grandes agrupamentos. Bambus solitários tendem a ser difíceis de controlar, mas seus rizomas densos os tornam excelentes para estabilizar o solo e prevenir a erosão. Os bambus em touceira não são invasores e são bons para paisagismo.

Em todas as espécies, o rizoma subterrâneo forma uma gema, que se desenvolve em um sistema caulinar macio e carnoso que emerge do solo. Ele é colhido neste estágio e cortado nos brotos comestíveis, um ingrediente familiar à cozinha asiática. À medida que o sistema caulinar cresce, ele endurece e as folhas brotam ao longo de seu eixo; neste estágio, o sistema caulinar é denominado colmo. Mesmo os colmos de bambus mais altos atingem seu tamanho final em poucos meses, e no pico de seu crescimento, algumas espécies crescem 1 m por dia. O colmo permanece flexível e maleável quando jovem, sendo adequado para ser dividido e tecido. Nos anos subsequentes, o colmo endurece totalmente, e neste estágio pode ser colhido e usado para aplicações estruturais.

Com sua superfície forte e centro oco, os postes de bambu totalmente endurecidos têm uma razão força-peso similar à do aço (os arquitetos chamam o bambu de “aço vegetal”). Sua força e seu peso leve garantem vantagens como material de construção, complementado por benefícios ambientais – ele sequestra carbono, requer pouco combustível fóssil em sua produção, e pode ser transformado em adubo ao final de sua vida útil.

O bambu também oferece um material de construção nativo, de baixo custo, e versátil para comunidades rurais de baixo poder aquisitivo com algumas aplicações surpreendentes. O Instituto da Terra da Universidade de Columbia está trabalhando para criar uma bicicleta de bambu em pequena escala na África, com o objetivo de desenvolver uma atividade comercial local – baseada em recursos sustentáveis – que pode fornecer transporte adaptável e acessível economicamente a grande parte da população.

Como todas as gramíneas, o bambu floresce, e em muitas espécies, a planta morre em seguida. *Phyllostachys edulis* floresce esporadicamente, de modo que em um determinado período, algumas porções de uma floresta ficam em floração enquanto outras não. Mas muitas espécies de bambu têm floração “gregária”, na qual todas as plantas da espécie, mesmo quando separadas por centenas de quilômetros, florescem em conjunto. Os intervalos entre os eventos de floração diferem entre as espécies e variam de alguns anos a mais de um século.

A massa de bambu que morre após a floração gregária pode ser catastrófica para as populações humanas locais, e não apenas pela perda de alimento e sustento. A rápida abundância de sementes de bambu leva a explosões populacionais de criaturas que se alimentam delas, especialmente ratos. À medida que aumentam em número, e as sementes são consumidas ou apodrecem, os ratos podem se mudar para plantações locais e alimentos armazenados, induzindo à fome. Embora seja impossível alterar o ciclo de floração do bambu para evitar a floração gregária, respostas governamentais coordenadas podem mitigar seus efeitos pelo provimento de alimento, proteção aos suprimentos de grãos e prevenção ou tratamento de doenças causadas por roedores.



Trabalhadores montam andaime com bambu na construção de um arranha-céu em Hong Kong (China).

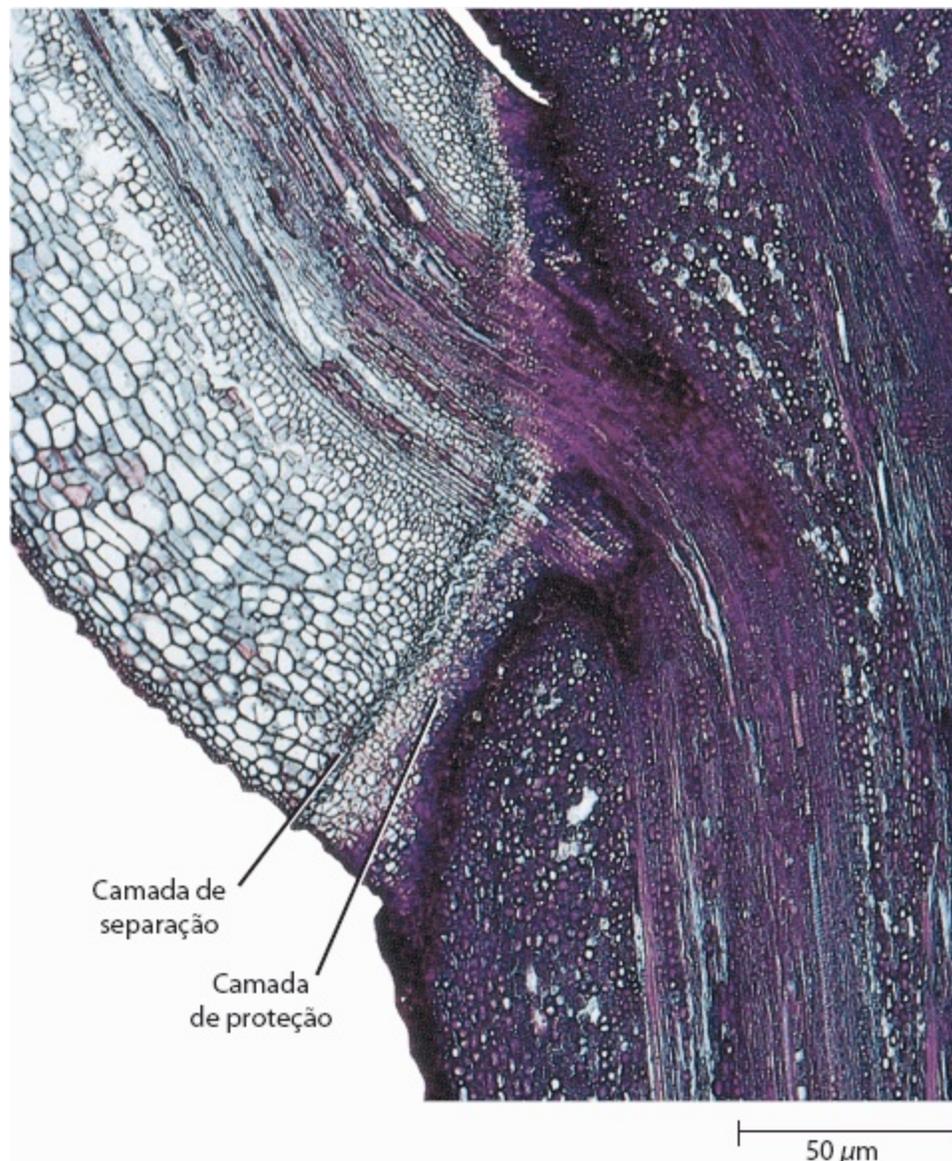
Devido à grande variação da intensidade luminosa nas diferentes partes da copa das árvores, formas extremas de folhas de sol e sombra podem ser aí encontradas. Folhas de sol e de sombra também estão presentes em plantas arbustivas e herbáceas. A formação desse tipo de folhas pode ser induzida pelo cultivo de plantas sob intensidades luminosas altas ou baixas.

Abscisão foliar

Em muitas plantas, a folha se separa normalmente do caule em um processo de *abscisão*. Este processo é precedido por certas mudanças químicas e estruturais próximas à base do pecíolo. Essas mudanças resultam na formação de uma *zona de abscisão* (Figura 25.35). Nas angiospermas lenhosas, duas camadas podem ser reconhecidas na zona de abscisão: a camada de separação

(abscisão) e a camada de proteção. A *camada de separação* é constituída por células relativamente curtas, com espessamentos de parede pouco desenvolvidos que as tornam estruturalmente fracas. Antes da abscisão, certos íons e moléculas reutilizáveis retornam ao caule, entre eles os íons magnésio, aminoácidos (derivados de proteínas) e açúcares (alguns derivados do amido). Em seguida, as enzimas quebram as paredes celulares na camada de separação. As mudanças na parede celular podem incluir o enfraquecimento da lamela mediana e a hidrólise das próprias paredes celulósicas. Divisões celulares podem preceder a separação real. Se ocorrem divisões celulares, as paredes celulares recém-formadas são as mais afetadas pelo fenômeno de degradação. Abaixo da camada de separação, uma *camada de proteção* formada por células fortemente suberizadas se forma, isolando a folha do corpo principal da planta antes que ela caia. Tiloses podem se formar nos elementos traqueais antes da abscisão (ver Capítulo 26).

Finalmente, a folha encontra-se presa à planta apenas por alguns cordões de tecido vascular, os quais podem ser quebrados pela expansão das células de parênquima na camada de separação. Após a queda da folha, a camada protetora é reconhecida como uma *cicatriz foliar* no caule (ver Figura 26.16). Fatores hormonais associados à abscisão são discutidos no Capítulo 27.



25.35 Zona de abscisão na folha de bordo (*Acer*). Seção longitudinal da base do pecíolo mostrando as células da camada de separação e da camada de proteção, que constituem a zona de abscisão.

Transição entre o sistema vascular da raiz e do sistema caulinar

Como discutido nos capítulos anteriores, a distinção entre os órgãos vegetais se baseia primariamente na distribuição relativa dos tecidos vasculares em meio aos tecidos fundamentais. Por exemplo, nas raízes de eudicotiledôneas, os tecidos vasculares geralmente formam um cilindro sólido circundado pelo córtex e os cordões de floema primário se alternam com os polos radiais de xilema primário. Por outro lado, no caule, os tecidos vasculares geralmente formam um cilindro de cordões isolados ao redor da medula, com o floema no lado externo dos feixes vasculares e o xilema no lado interno destes. Obviamente, em algum lugar do corpo primário da planta, precisa ocorrer uma mudança do tipo de estrutura encontrada na raiz para aquela encontrada no sistema caulinar. Essa mudança é gradual e a região do eixo da planta na qual ela ocorre é denominada *região de transição*.

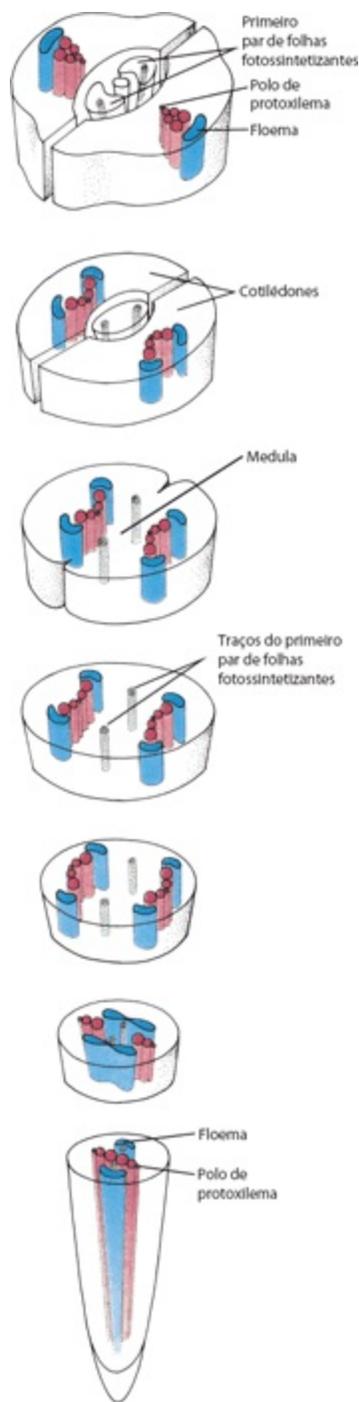
Como descrito no Capítulo 22, o sistema caulinar e a raiz têm origem como uma estrutura única e contínua durante o desenvolvimento do embrião. Consequentemente, a transição vascular ocorre no eixo do embrião ou da plântula jovem. Essa transição se inicia durante o aparecimento do sistema procambial no embrião, e se completa com a diferenciação dos tecidos procambiais, distribuídos de modo variado na plântula. A continuidade vascular entre os sistemas radicular e caulinar é mantida durante toda a vida do vegetal.

A estrutura da região de transição pode ser muito complexa, com muitas variações nas regiões de transição dos diferentes tipos de plantas. Na maioria das plantas com sementes, excetuando-se as monocotiledôneas, a transição ocorre no sistema vascular que conecta a raiz e os cotilédones. A Figura 25.36 ilustra um tipo de região de transição comumente encontrado nas eudicotiledôneas. Observe a estrutura diarca da raiz (com dois polos de protoxilema), a ramificação e a reorientação do xilema primário e do floema primário que, na porção superior do eixo hipocótilo-radicular, resulta na formação de uma medula, e dos traços das primeiras folhas do epicótilo.

Desenvolvimento da flor

O desenvolvimento da flor, ou inflorescência, finaliza a atividade meristemática do ápice vegetativo do sistema caulinar. Durante a transição para a floração, o ápice do sistema caulinar vegetativo passa por uma sequência de mudanças estruturais e fisiológicas e se transforma em um ápice reprodutivo. Consequentemente, a floração pode ser considerada um estágio no desenvolvimento do ápice do sistema caulinar e da planta como um todo. Além disso, como o ápice reprodutivo exibe um padrão de crescimento determinado, a floração em plantas anuais indica que estas estão alcançando o final de seu ciclo de vida. A floração em plantas perenes, por sua vez, pode ser repetida anualmente ou com maior frequência. Vários fatores ambientais, incluindo o comprimento do dia e a temperatura, estão envolvidos na indução da floração (ver Capítulo 28).

A transição do ápice vegetativo para o ápice floral é frequentemente precedida pelo alongamento dos entrenós e o desenvolvimento precoce das gemas laterais abaixo do ápice do sistema caulinar. O ápice, propriamente dito, apresenta um aumento marcante na atividade mitótica, acompanhado por mudanças em suas dimensões e na organização: o ápice relativamente pequeno e com um tipo de organização túnica-corpo torna-se alargado e com forma semelhante a um domo.



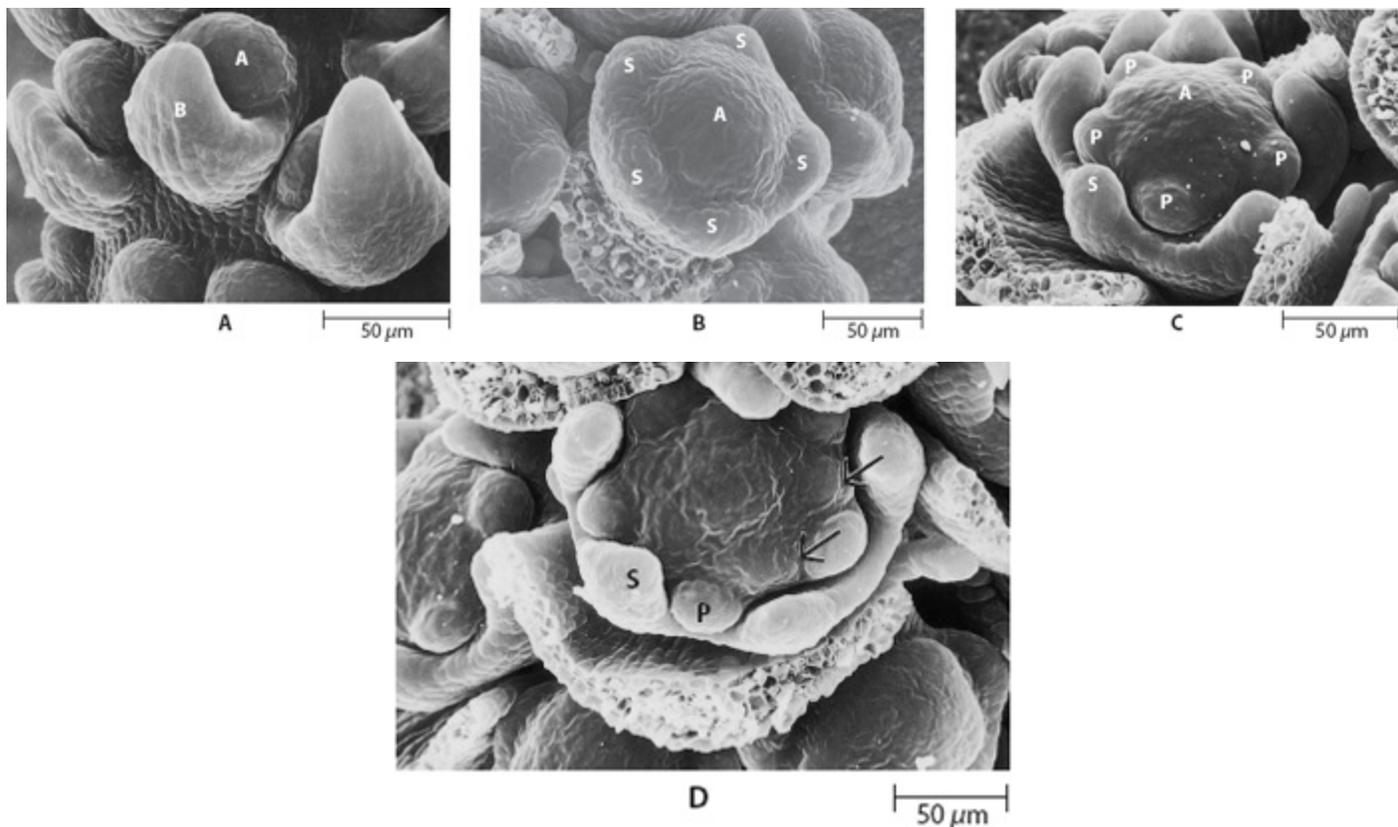
25.36 Região de transição. É mostrada a região de transição – conexão entre a raiz e os cotilédones – na plântula de uma eudicotiledônea com raiz diarca, ou seja, uma raiz com dois polos de protoxilema. Na raiz, o sistema vascular primário é representado por um único cilindro de tecido vascular, constituído por xilema (vermelho) e floema (azul). No eixo hipocótilo-radicular (a parte da plântula abaixo dos cotilédones), o xilema e o floema reorientam-se e o sistema vascular se ramifica e diverge para dentro dos cotilédones. Os traços foliares das primeiras folhas estão em estágio procambial de desenvolvimento.

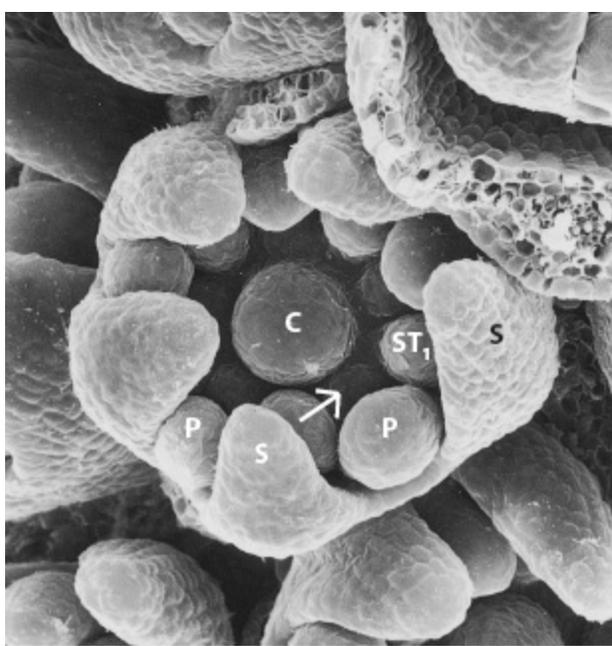
O início e os primeiros estágios de desenvolvimento de sépalas, pétalas, estames e carpelos são muito similares àqueles das folhas, seus precursores evolutivos. Frequentemente, a formação das peças florais começa com as sépalas, seguida pelas pétalas, então os estames e, finalmente, os carpelos (Figura 25.37). Esta ordem usual de iniciação das peças florais pode ser modificada em certas flores, mas as peças florais sempre têm a mesma relação espacial entre si. As peças florais podem permanecer separadas durante seu desenvolvimento ou podem se fundir entre peças de um mesmo verticilo (conação) ou entre peças de verticilos diferentes (adnação). Algumas variações na estrutura floral são discutidas no Capítulo 20.

Um pequeno grupo de genes reguladores determina a identidade do órgão em flores

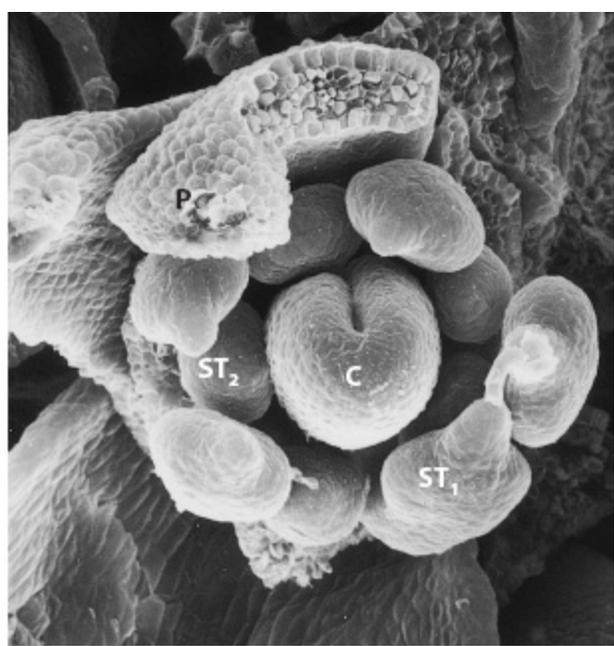
O conhecimento sobre o controle genético do desenvolvimento floral tem aumentado bastante graças aos estudos de mutações que alteram a identidade das peças ou órgãos florais. Tais mutações, que resultam na formação do órgão errado no local errado, são denominadas *mutações homeóticas*. Os horticultores, desde longa data, têm selecionado e propagado as mutações que causam “flores duplas”, como as variedades de rosa cultivadas atualmente em muitos jardins. Enquanto as rosas selvagens têm apenas cinco pétalas, as rosas duplas têm 20 ou mais, como resultado de mutações homeóticas que transformam os estames da rosa selvagem em pétalas. Mutações dos genes *homeóticos* do órgão floral – genes que afetam a identidade do órgão floral – têm sido estudadas mais intensivamente em *Arabidopsis thaliana* e *Antirrhinum majus* (boca-de-leão). A maioria dos genes homeóticos de plantas pertence a uma classe de sequências relacionadas, conhecidas como genes *MADS box*,* muitos dos quais controlam aspectos do desenvolvimento.

Na flor de *Arabidopsis* do tipo normal ou selvagem, as peças florais se dispõem em quatro verticilos (ver adiante Figura 25.38A, B). O primeiro verticilo (externo) é constituído por quatro sépalas verdes; o segundo, por quatro pétalas brancas; o terceiro contém seis estames, dois dos quais são menores que os demais; e o quarto verticilo é representado por um único pistilo, formado pela fusão de dois carpelos (gineceu sincárpico) que formam um ovário alongado, bilocular, com numerosos óvulos, um estilete curto e um estigma.

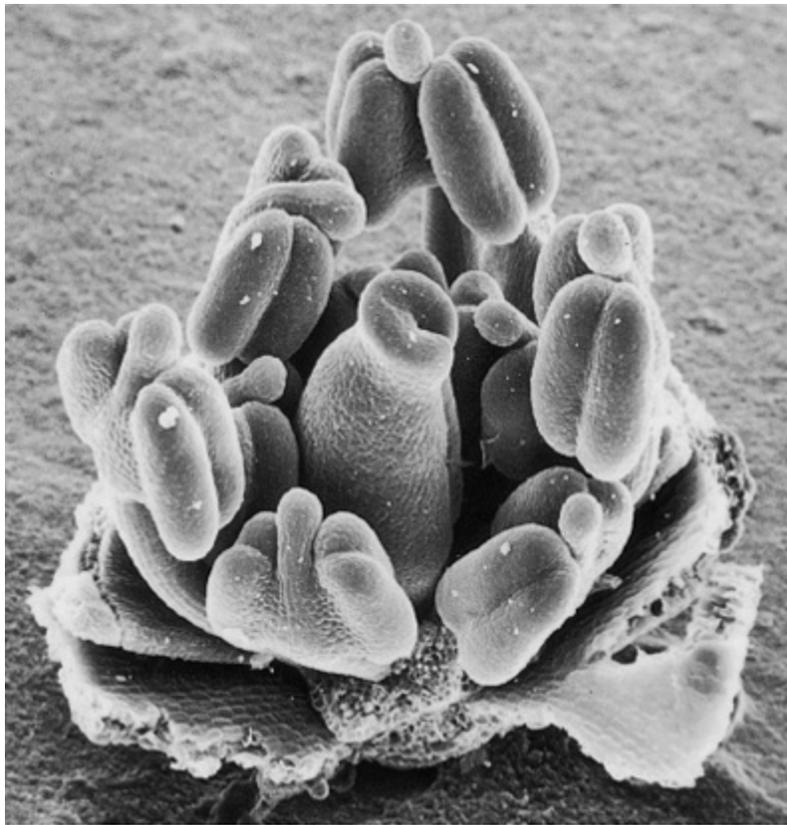




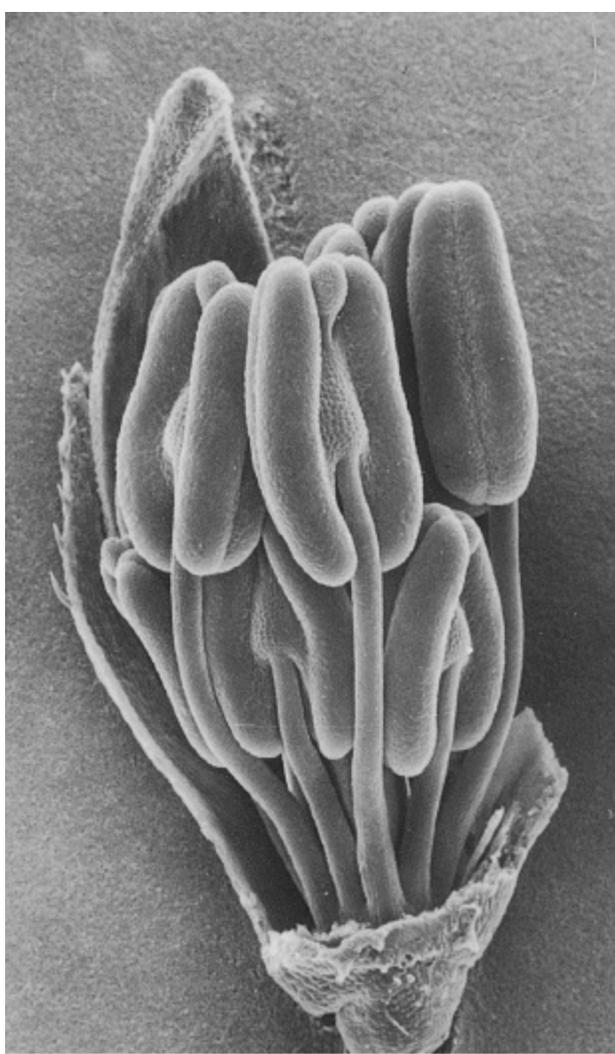
E | 50 μm



F | 50 μm

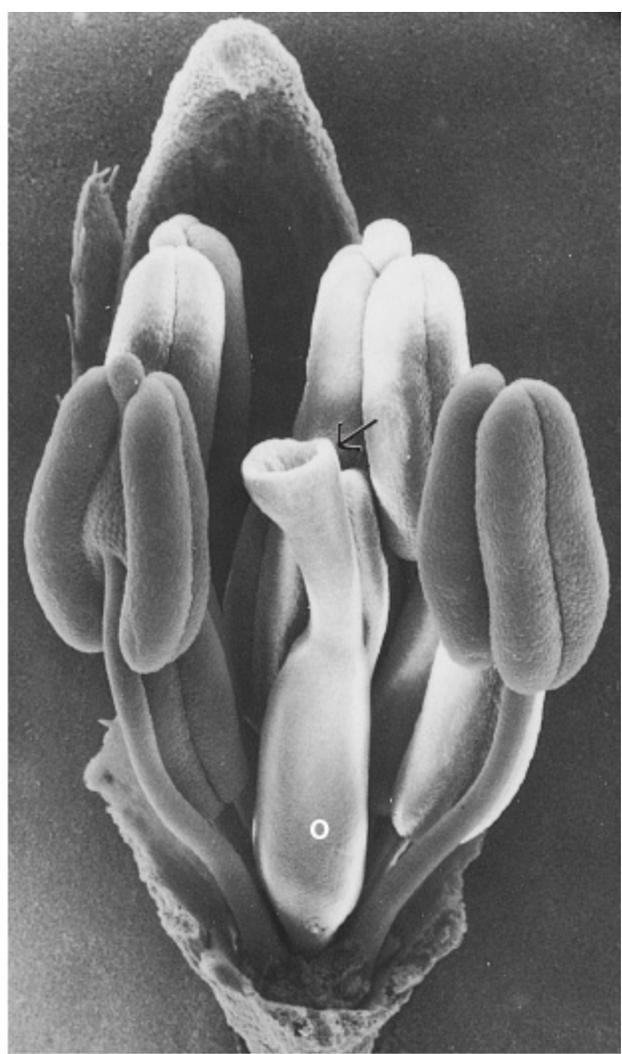


G | 100 μm



H

250 μ m



I

250 μ m

25.37 Desenvolvimento da flor em uma leguminosa. Micrografias eletrônicas de varredura mostrando alguns estágios do desenvolvimento da flor perfeita de *Neptunia pubescens*, uma leguminosa com simetria radial e peças florais espiraladas. **A.** Ápice floral (A) na axila de uma bráctea (B). **B.** Cinco primórdios de sépalos (S) formaram-se ao redor do ápice floral. **C.** Cinco primórdios de pétalas (P) formaram-se ao redor do ápice floral, alternando-se com as sépalos (S). Durante seu desenvolvimento, as sépalos formarão um cálice tubuloso. **D.** Cinco primórdios de estames (dois são indicados pelas setas) formaram-se ao redor do ápice floral, alternando-se com as pétalas (P). **E.** Um segundo verticilo de estames (seta) formou-se e seus elementos se alternam com os elementos do primeiro verticilo de estames (ST₁). O carpelo (C) formou-se no centro do ápice floral. Todas as peças florais estão presentes agora. **F.** O carpelo desenvolveu agora uma fissura, a qual formará o lóculo do ovário. O primeiro verticilo de estames ou verticilo externo (ST₁) está começando a diferenciar-se em anteras e filetes. (ST₂ designa o segundo verticilo de estames ou verticilo interno.) **G.** O carpelo está agora começando a se diferenciar em estilete e ovário. **H.** Flor mais desenvolvida mostrando os dois verticilos de estames. **I.** Flor mais desenvolvida com alguns estames removidos para mostrar o carpelo com o ovário (O), o estilete e o estigma diferenciados (seta). Os ápices das brácteas protetoras foram removidos em (B) até (I). De (F) até (I), a maior parte das sépalos e pétalas também foi removida.

O estudo das mutações homeóticas em *Arabidopsis* identificou primariamente três classes de genes – designados A, B e C – que são essenciais ao desenvolvimento normal e à ordem de aparecimento dos órgãos florais. As três classes são expressas em campos sobrepostos dentro do meristema floral, ou seja, cada classe age em dois verticilos adjacentes e é, parcialmente ou totalmente, responsável pela identidade dos órgãos naqueles dois verticilos (Figura 25.38C). Os genes classe A funcionam no

campo 1, o primeiro e o segundo verticilos (que normalmente formam as sépalas e as pétalas, respectivamente); os genes classe B no campo 2, o segundo e o terceiro verticilos (que normalmente formam as pétalas e os estames, respectivamente); e os genes da classe C no campo 3, o terceiro e o quarto verticilos (que normalmente formam os estames e os carpelos, respectivamente). Nesta base, um modelo genético – o *modelo ABC* – foi proposto para explicar a identidade floral de uma flor típica de eudicotiledônea (Figura 25.39). A expressão dos genes classe A isoladamente determina o desenvolvimento de sépalas; classes A + B determinam as sépalas; classes B + C, os estames; e classe C isoladamente, os carpelos.

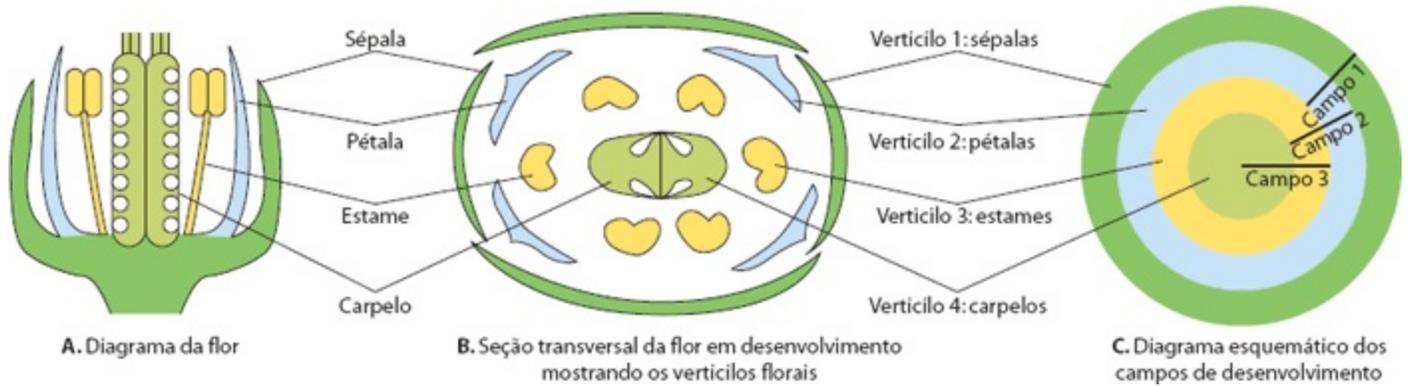
No modelo ABC, cinco diferentes genes determinam a identidade do órgão floral em *Arabidopsis*. *APETALA1* (*AP1*), *APETALA2* (*AP2*), *APETALA3* (*AP3*), *PISTILLATA* (*PI*) e *AGAMOUS* (*AG*). A atividade da classe A é codificada pelos genes *AP1* e *AP2*. (*AP2* é o único gene para identidade floral que não é um gene MADS box.) A perda da função da classe A resulta na formação de carpelos, em vez de sépalas no segundo verticilo (Figura 25.39). A atividade da classe B é codificada pelos genes *AP3* e *PI*. A perda da função da classe B resulta na formação de sépalas no lugar de pétalas no segundo verticilo, e de carpelos no lugar de estames, no terceiro. A atividade da classe C é codificada pelo gene *AG*. A perda de sua função resulta na formação de pétalas no lugar de estames no terceiro verticilo e a perda de carpelos (o quarto verticilo), que são substituídos por um novo meristema floral, gerando sépalas e pétalas adicionais. Uma importante faceta do modelo ABC é que as funções A e C são mutuamente antagonistas, de modo que a atividade da classe A se expande em flores mutantes de C e vice-versa.

O desenvolvimento do modelo ABC contribuiu enormemente para o conhecimento do desenvolvimento floral. O modelo foi recentemente expandido para incluir cinco classes de genes (A, B, C, D, E) e passa a ser denominado *modelo ABCDE* de desenvolvimento floral (Figura 25.40). Em *Arabidopsis*, a função do gene *D SEED-STICK* (*STK*) está envolvida no desenvolvimento do óvulo e é necessária para a dispersão de sementes em flores maduras. A função D foi originalmente descoberta em petúnia. Com a descoberta da função E (originalmente encontrada em petúnia e tomate), tornou-se claro que a função dos genes A, B e C precisam dos genes E para produzirem flores. Em *Arabidopsis*, a função dos genes E é codificada por um conjunto de genes MADS box denominado *SEPALLATA* (*SEP*), dos quais existem quatro: *SEP1-4*; *SEP1-3* são expressos no segundo, terceiro e quarto verticilos, e *SEP4* é expresso em todos os verticilos. Os genes *SEP* medeiam interações entre as proteínas da identidade do órgão. Os triplo-mutantes *sep1 sep2 sep3* produzem sépalas em todos os verticilos florais. Além disso, o mutante *sep4* resulta na conversão de todos os órgãos florais em folhas e, conseqüentemente, na perda da identidade do órgão floral. De acordo com o modelo ABCDE, os genes classe A + E determinam as sépalas, as classes A + B + E, as pétalas; as classes B + C + E, os estames; as classes C + E, os carpelos; e as classes C + D + E, os óvulos (Figura 25.40).

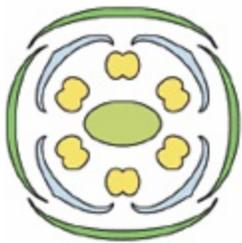
Em *Arabidopsis*, um gene chamado *LEAFY* (*LFY*) codifica um fator de transcrição LFY, que determina o destino floral dos meristemas. Este fator de transcrição é expresso em um alto nível nos meristemas florais jovens e ativa os genes que dá aos primórdios dos órgãos florais suas identidades. As plantas com a mutação *leafy* não formam flores (Figura 25.41).

Modificações do caule e da folha

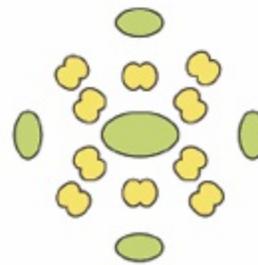
Os caules e as folhas podem passar por modificações e desempenhar funções muito diferentes daquelas comumente associadas a estes dois componentes do sistema caulinar. Uma das modificações mais comuns é a formação de *gavinhas*, que auxiliam no suporte. Algumas gavinhas são caules modificados. As gavinhas da videira (*Vitis*) (Figura 25.42), por exemplo, são caules modificados que se enrolam em torno da estrutura de suporte. Na videira, algumas vezes, as gavinhas produzem pequenas folhas ou flores. Nos partenocissos (*Parthenocissus tricuspidata* e *Parthenocissus quinquefolia*), as gavinhas são também caules modificados, que formam discos adesivos em suas extremidades. No entanto, a maioria das gavinhas são folhas modificadas.



25.38 Tipo selvagem ou normal da flor de *Arabidopsis*. **A.** Diagrama da flor, em seção longitudinal mediana. **B.** Diagrama floral, mostrando o plano básico da flor, que é constituída por quatro verticilos. **C.** Diagrama mostrando a sobreposição dos campos de desenvolvimento, que correspondem aos padrões de expressão de genes específicos para a identidade do órgão floral. A classe A de genes funciona no campo 1, a classe B no campo 2 e a classe C no campo 3.



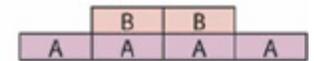
A. Tipo selvagem da flor de *Arabidopsis*



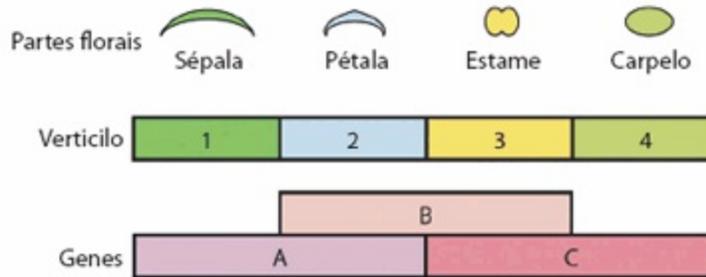
B. Perda da função da classe A: com estames e carpelos no lugar de pétalas ou sépalas



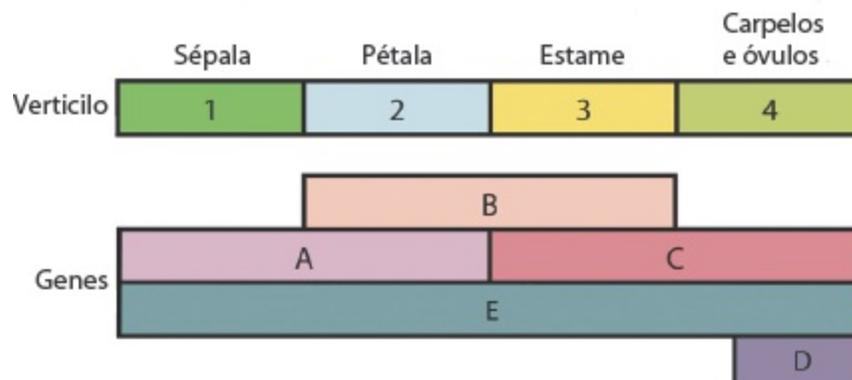
C. Perda da função da classe B: com sépalas e carpelos no lugar de pétalas ou estames



D. Perda da função da classe C: com pétalas e sépalas no lugar de estames ou carpelos



25.39 Modelo ABC de determinação do órgão floral em *Arabidopsis*. A. No tipo de flor selvagem, a expressão dos genes classe A sozinha determina o desenvolvimento de sépalas; as classes A + B especificam as sépalas; as classes B + C, os estames; e a classe C sozinha, os carpelos. Os efeitos na identidade do órgão floral resultam da mutação e perda da função dos genes homeóticos das classes A, B e C como demonstrado em (B)-(D). B. A perda da função da classe A resulta na expansão da função da classe C por todo o meristema floral. C. A perda da função da classe B resulta na expressão de A e C apenas. D. A perda da função da classe C resulta na expansão da função de A por todo o meristema.



25.40 Modelo ABCDE de determinação do órgão floral em *Arabidopsis*. Em adição à função dos genes A,

B e C do modelo ABC, este modelo inclui duas classes adicionais de genes, D e E. No modelo ABCDE, as classes de genes A + E especificam sépalos; as classes A + B + E, pétalas; as classes B + C + E, estames; as classes C + E, carpelos; e as classes C + D + E, os óvulos.

Em legumes, tais como a ervilha (*Pisum sativum*), as gavinhas constituem o folíolo terminal da folha composta pinada (Figura 25.18).

Os caules modificados que assumem a forma e que lembram folhas são denominados *cladófilos*. Os ramos penáceos, parecidos com folhas, observados no aspargo (*Asparagus officinalis*), são exemplos familiares de cladófilos (Figura 25.43). O sistema caulinar aéreo espesso e suculento (“ponta”) do aspargo é a porção comestível da planta. As escamas encontradas nessas pontas são as folhas verdadeiras. Se as plantas de aspargo continuam a crescer, os cladófilos se desenvolvem nas axilas de escamas diminutas, inconspícuas e então atuam como órgãos fotossintetizantes. Em alguns cactos, os ramos lembram folhas, mas são, na verdade, cladófilos (Figura 25.44). Como mencionado previamente, as folhas verdadeiras têm gemas em suas axilas, enquanto os cladófilos não as têm. Essa característica pode ser utilizada para distingui-los.



A



B

25.41 Mutante leafy de *Arabidopsis*. As mutações no gene *LEAFY* de *Arabidopsis* impedem a transcrição dos genes ABC e, desse modo, a formação da flor. **A.** Tipo selvagem. **B.** Mutante *leafy*.



25.42 Gavinhas da videira. As gavinhas da videira (*Vitis*) são caules modificados.



25.43 Cladófilos de aspargo. Os ramos delgados do aspargo comestível (*Asparagus officinalis*) lembram folhas. Estes caules modificados são denominados cladófilos.



25.44 Cladófilos de cacto. Os ramos do cacto sem espinho, *Epiphyllum*, lembram folhas, mas são, na realidade, caules modificados.

Em algumas plantas, as folhas e os ramos são modificados em *espinhos** que são duros, secos e não fotossintetizantes (Figura 25.41). Assim, os espinhos podem ser foliares e caulinares. Os espinhos caulinares são ramos modificados que crescem nas axilas das folhas. Outro termo comumente utilizado indistintamente com espinho é “acúleo”. Um acúleo, contudo, não é nem um caule nem uma folha, mas uma projeção pequena, mais ou menos alongada e aguda, do córtex e da epiderme. As estruturas comumente chamadas de espinhos nos caules de uma roseira são acúleos. Todas as três estruturas – espinhos foliares, espinhos caulinares e acúleos – podem servir como estruturas de defesa, reduzindo a predação pelos herbívoros. Em uma interação especial planta-herbívoro, os espinhos de uma espécie de acácia (*Acacia cornigera*) provêm abrigo para formigas que matam outros insetos que tentam se alimentar dessa planta.

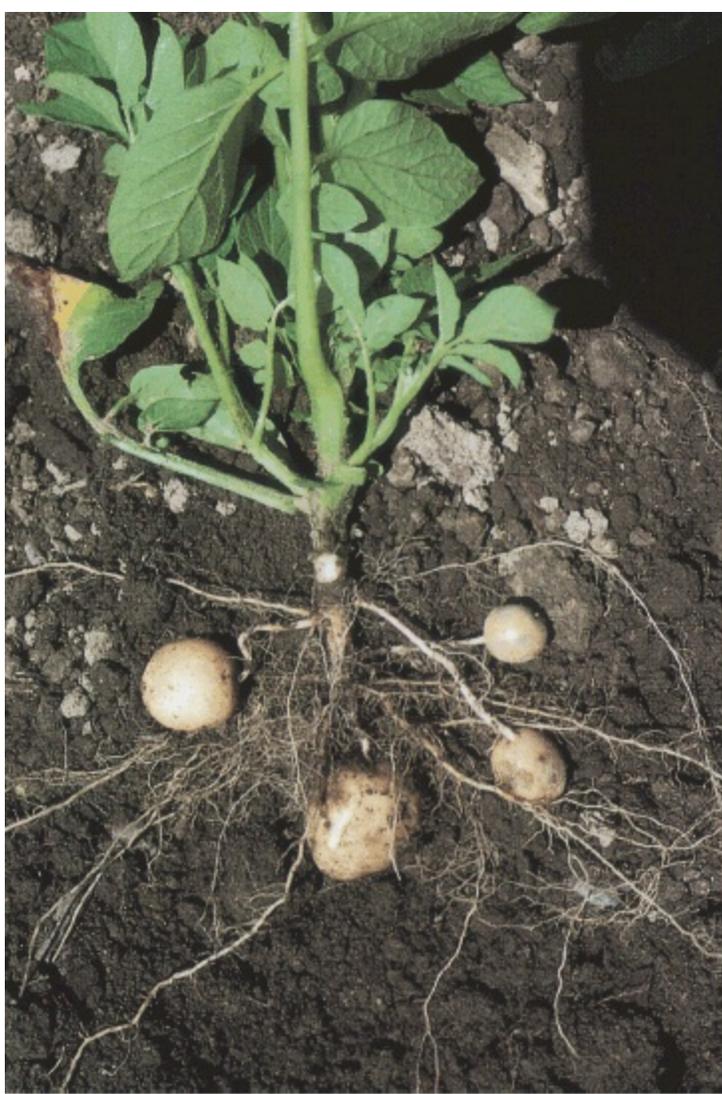


A



B

25.45 Espinhos foliares e caulinares. **A. A.** Os espinhos do cacto *Ferocactus melocactiformis* são folhas modificadas. Os espinhos originam-se no local das escamas das gemas. **B.** Os espinhos mostrados em *Crataegus* são ramos modificados, que se originam nas axilas das folhas.



25.46 Rizoma. Batata-inglesa (*Solanum tuberosum*) com tubérculos ligados a um rizoma ou caule subterrâneo.

Entre as mais espetaculares folhas especializadas ou modificadas estão aquelas das plantas carnívoras, tais como a jarrinha (*Sarracenia purpurea*), o orvalhinho ou drósera (*Drosera* sp.) e a papa-moscas (*Dionaea muscipula*), que capturam insetos e os digerem com as enzimas que secretam. Os nutrientes disponíveis são então absorvidos pela planta (ver Quadro “Plantas Carnívoras”, no Capítulo 29).

Alguns caules e folhas são especializados para o armazenamento de alimentos

Os caules, assim como as raízes, servem para armazenar alimento. Provavelmente, o tipo mais familiar de caule especializado para o armazenamento é o *tubérculo*, exemplificado pela batata-inglesa (*Solanum tuberosum*). Na batata-inglesa, os tubérculos surgem nas extremidades de *estolões* (caules estreitos crescendo ao longo da superfície do solo) de plantas originadas de sementes. No entanto, quando porções do tubérculo – chamadas “sementes” – são utilizadas para propagação, os tubérculos surgem nas extremidades de *rizomas* (caules subterrâneos), longos e delgados (Figura 25.46). Exceto pelo tecido vascular, quase toda a massa do tubérculo, interna à periderme (sistema de revestimento, conhecido popularmente como “casca”), é parênquima de reserva. Os chamados “olhos” da batata-inglesa são depressões nodais (dos nós), contendo grupos de gemas, e cada “semente” cortada do tubérculo da batata deve incluir pelo menos um destes “olhos”. A depressão é

a axila de uma folha escamiforme. As folhas escamiformes são helicoidalmente dispostas no tubérculo como as folhas dos caules aéreos.

O *bulbo* é uma grande gema constituída por um pequeno caule cônico com numerosas folhas modificadas ligadas a ele. As folhas são escamiformes e têm a base espessada onde o alimento é armazenado. Raízes adventícias surgem da base do caule. A cebola (Figura 25.47A) e o lírio são exemplos familiares de plantas com bulbos.

Embora superficialmente similares aos bulbos, os *cormos* são constituídos principalmente por tecidos caulinares “carnosos” e espessados. Suas folhas são, comumente, mais finas e muito menores do que aquelas dos bulbos; conseqüentemente, o alimento armazenado no cormo encontra-se no caule carnoso. Diversas plantas cultivadas em jardins e muito conhecidas, tais como o gladiolo (Figura 25.47B), o açafrão e o ciclame produzem cormos.



25.47 Exemplos de folhas ou caules modificados. **A.** O bulbo de cebola (*Allium cepa*) consiste em um caule cônico com folhas escamiformes, armazenadoras de alimentos. As folhas são a parte comestível da cebola. **B.** O cormo de um gladiolo (*Gladiolus grandiflorus*) é um caule espessado com folhas pequenas e delgadas. **C.** O caule de reserva tuberoso da couve-rábano (*Brassica oleracea* var. *caulorapa*).

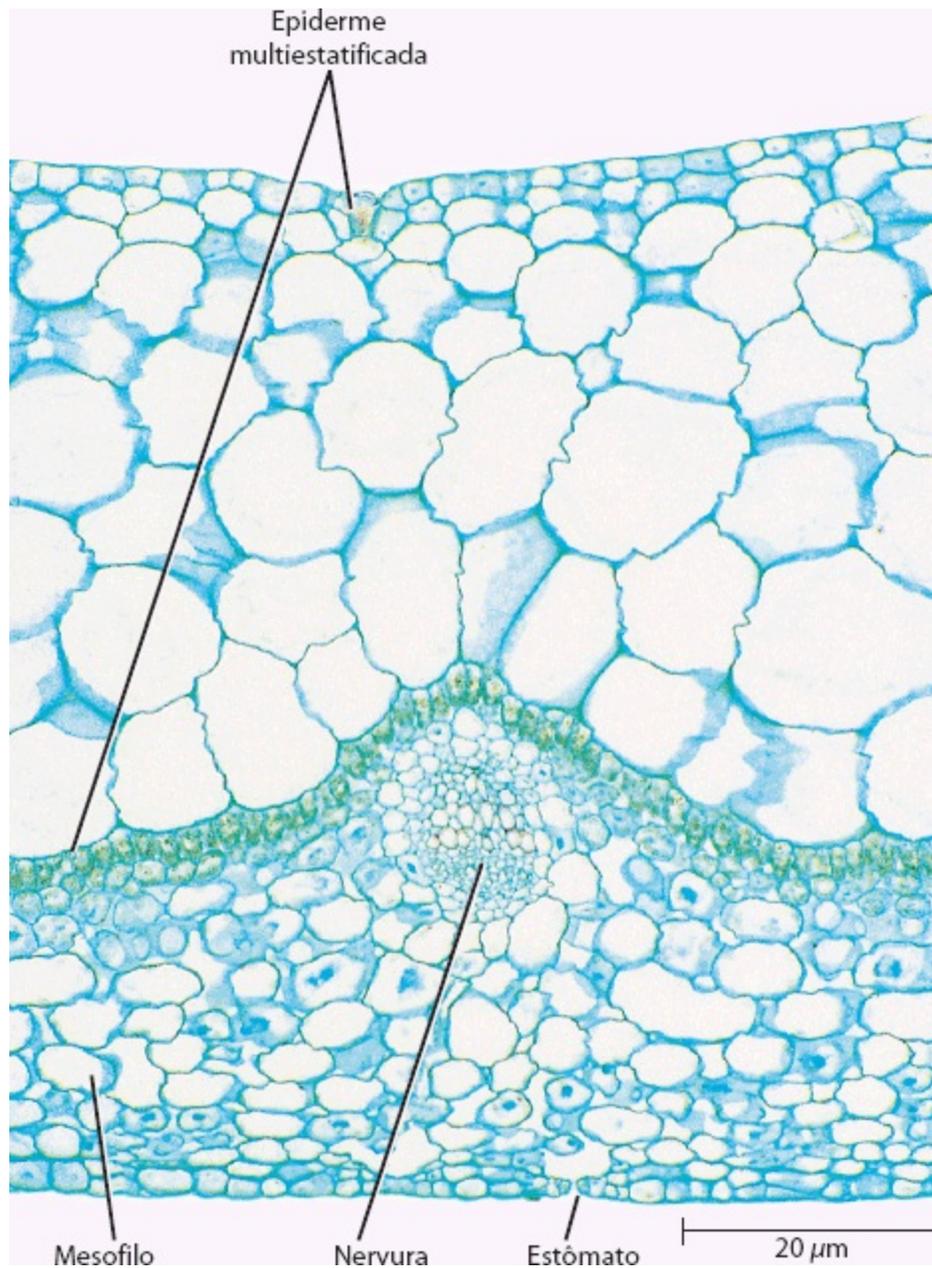
A couve-rábano (*Brassica oleracea* var. *caulorapa*) é um exemplo de planta comestível com um caule de armazenamento espessado. O caule pequeno e espessado ergue-se acima do solo e sustenta várias folhas com bases muito amplas (Figura 25.47C). O repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) é intimamente relacionado com a couve-rábano. A “cabeça” do repolho consiste em um caule curto, sustentando numerosas folhas espessadas e sobrepostas. Além da gema terminal, diversas gemas axilares bem desenvolvidas podem ser encontradas na “cabeça” do repolho.

O pedúnculo, ou pecíolo, das folhas de algumas plantas torna-se espessado e “carnoso”. O aipo (*Apium graveolens*) e o ruibarbo (*Rheum rhabarbarum*) são exemplos comuns desse tipo de especialização.

Alguns caules e folhas são especializados para armazenagem de água

Plantas suculentas são aquelas que têm tecidos especializados para o armazenamento de água. A maioria dessas plantas – tais como os cactos dos desertos americanos, as euforbiáceas dos desertos africanos, que têm aparência similar aos cactos (ver Quadro “Evolução Convergente”, no Capítulo

12), e a piteira ou agave (*Agave*) – geralmente crescem em regiões áridas, onde a habilidade para armazenar água é necessária para sua sobrevivência. Os caules verdes suculentos dos cactos servem tanto como órgãos fotossintetizantes quanto armazenadores. O tecido armazenador de água é constituído por células parenquimáticas grandes e de paredes delgadas, que não apresentam cloroplastos.



25.48 Epiderme multiestratificada. Seção transversal da lâmina foliar de *Peperomia*. A epiderme multiestratificada, muito espessa, visível na face superior da folha, presumivelmente funciona como um tecido de armazenagem de água.

Na piteira, as folhas são suculentas. Como nos caules suculentos, células parenquimáticas não fotossintetizantes do tecido fundamental constituem o tecido armazenador de água. Outros exemplos de plantas com folhas suculentas são a erva-do-orvalho (*Mesembryanthemum crystallinum*), o *Sedum* e certas espécies de *Peperomia*. Na erva-do-orvalho, as células epidérmicas grandes com apêndices (tricomas), denominadas vesículas-de-água, que superficialmente lembram flocos de gelo, servem para armazenar água. As células que armazenam água na folha de *Peperomia* são parte de uma epiderme multiestratificada (com diversas camadas), formada por divisões periclinais da protoderme (Figura 25.48).

O meristema apical do sistema caulinar produz primórdios foliares, primórdios de gemas e tecidos primários do caule

O ápice vegetativo do sistema caulinar, na maioria das plantas floríferas, tem uma organização túnica-corpo, constituída por uma ou mais camadas de células periféricas (a túnica) e um grupo de células localizadas internamente (o corpo). O ápice consiste em três camadas de células superpostas – duas camadas de túnica e uma camada inicial do corpo – que são designadas L1, L2 e L3. Os tecidos primários do caule passam por períodos de crescimento similares àqueles da raiz, porém diferentemente desta, o caule não pode ser dividido em regiões de divisão celular, alongamento e maturação. O caule aumenta em comprimento, em grande parte, pelo alongamento dos entrenós.

Existem três tipos básicos de organização na estrutura primária dos caules

Assim como na raiz, o meristema apical do sistema caulinar origina a protoderme, o procâmbio e o meristema fundamental, que se desenvolvem nos tecidos primários. Existem três padrões básicos de distribuição relativa dos tecidos vasculares e fundamental na estrutura primária dos caules. Os tecidos vasculares primários podem se desenvolver: (1) como um cilindro mais ou menos contínuo em meio ao tecido fundamental, (2) como um cilindro de cordões isolados ou (3) como um sistema de cordões que aparecem espalhados em meio ao tecido fundamental. Independentemente do tipo de organização, geralmente o floema se localiza externamente ao xilema.

Folhas e caules são intimamente relacionados tanto fisicamente quanto nos aspectos de desenvolvimento

A denominação “sistema caulinar” serve não apenas como um termo coletivo para designar o caule e suas folhas, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e de desenvolvimento. Os primórdios foliares originam-se a partir de grupos de células, denominadas células fundadoras, na região periférica do ápice do sistema caulinar, e sua posição no caule é refletida no padrão do sistema vascular do caule. Em cada nó, um ou mais traços foliares divergem do caule e entram na folha ou folhas daquele nó. Os cordões procambiais, a partir dos quais os traços foliares são formados, desenvolvem-se logo abaixo do primórdio foliar em desenvolvimento, e estão presentes, algumas vezes, abaixo dos sítios dos futuros primórdios foliares, mesmo antes que os primórdios se tornem discerníveis. Diversas hipóteses têm sido propostas para explicar o mecanismo responsável pelo padrão de disposição das folhas ou filotaxia; entre elas, as hipóteses do primeiro espaço disponível, do campo fisiológico e das forças biofísicas. Estas hipóteses têm sido substituídas pelo modelo com base nas auxinas (ver Capítulo 27).

Variações na estrutura foliar são, em grande parte, relacionadas com o habitat

Na maioria das angiospermas, à exceção das gramíneas e monocotiledôneas relacionadas, as folhas são constituídas por uma lâmina (limbo) e um pecíolo. As lâminas de algumas folhas são divididas em folíolos (folhas compostas), enquanto outras não o são (folhas simples). Os estômatos são geralmente mais numerosos na superfície inferior do que na superior da folha. O tecido fundamental, ou mesofilo, da folha é diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima esponjoso. O mesofilo é amplamente permeado por espaços de ar e pelas nervuras, que são formadas por xilema e floema circundados pela bainha do feixe, de natureza parenquimática. O xilema geralmente ocorre no lado

superior da nervura, enquanto o floema ocorre no lado inferior.

Muitas das gramíneas C₃ e C₄ podem ser distinguidas com base na anatomia da folha

Em muitas monocotiledôneas, incluindo as gramíneas, a folha consiste em uma lâmina e uma bainha, a qual circunda o caule. As folhas de gramíneas C₃ e C₄ têm algumas diferenças anatômicas marcantes, sendo a mais notável a presença da anatomia *Kranz* nas gramíneas C₄, e sua ausência nas gramíneas C₃. A anatomia *Kranz* consiste em um arranjo no qual as células do mesofilo e as células da bainha do feixe formam camadas concêntricas em torno dos feixes vasculares.

As folhas apresentam crescimento determinado e os caules apresentam crescimento indeterminado

As folhas têm crescimento determinado, ou seja, seu desenvolvimento é de duração relativamente curta. Entretanto, o ápice do sistema caulinar vegetativo, que origina folhas, pode apresentar crescimento ilimitado ou indeterminado. Em muitas espécies, as folhas que crescem sob altas intensidades luminosas (folhas de sol) são menores e mais espessas do que aquelas que crescem sob baixas intensidades luminosas (folhas de sombra).

A separação da folha de um ramo pela abscisão é um processo complexo

Em muitas plantas, a abscisão foliar é precedida pela formação de uma zona de abscisão, que consiste em uma camada de separação e uma camada protetora, ambas localizadas na base do pecíolo. Após a queda da folha, a camada de proteção é reconhecida como uma cicatriz foliar no caule.

A região de transição é onde a raiz e o sistema caulinar estão unidos

A mudança na distribuição dos tecidos fundamental e vasculares da raiz para aquela observada no sistema caulinar ocorre na porção do eixo do embrião e plântula jovem denominada região de transição. Na maioria das plantas com sementes, com exceção das monocotiledôneas, a transição vascular ocorre no sistema vascular que conecta a raiz e os cotilédones.

O desenvolvimento floral pode ser explicado pela sobreposição de expressões gênicas

Em *Arabidopsis*, a sobreposição da expressão de cinco classes de genes homeóticos (A, B, C, D, E) determina a identidade dos órgãos florais. Os genes das classes A + E determinam as sépalas; os da classe A + B + E, as pétalas; os da classe B + C + E, os estames; os da classe C + E, os carpelos; e os da classe D + E, os óvulos.

Caules podem ter funções de armazenagem de alimentos ou de água

Assim como as raízes, os caules podem ser especializados para o armazenamento de alimentos. Os tubérculos e cormos são exemplos desses caules. As plantas armazenadoras de água são conhecidas como suculentas. O tecido armazenador de água das plantas suculentas é constituído por grandes células parenquimáticas vacuolizadas. Caules ou folhas, ou ambos, podem ser suculentos.

1. Diferencie os seguintes termos: primórdio foliar e primórdio de gema; traço foliar e lacuna do traço foliar; folha simples e folha composta; camada de separação e camada de proteção; feixe vascular do tipo fechado e feixe vascular do tipo aberto.
2. Por meio de diagramas simples, legendados, compare as estruturas de uma raiz e de um caule de eudicotiledôneas ao final do crescimento primário. Assuma que a raiz é triarca e o cilindro vascular do caule consiste em um sistema de feixes vasculares isolados.
3. O termo “sistema caulinar” significa mais do que um termo coletivo para o caule e suas folhas. Explique.
4. Como a distribuição dos estômatos difere entre as folhas de mesófitas, hidrófitas e xerófitas?
5. Explique por que o(s) tecido(s) do mesofilo é(são) particularmente adequado(s) à fotossíntese.
6. Quais as principais funções das nervuras de maior porte e de menor porte das folhas?
7. De que maneira a anatomia das folhas das gramíneas C₃ difere daquela das gramíneas C₄?
8. Quais são os principais eventos na iniciação e desenvolvimento de uma folha?
9. Estruturalmente, como as folhas de sol diferem daquelas de sombra?
10. Qual o papel do gene *LEAFY* no desenvolvimento floral?