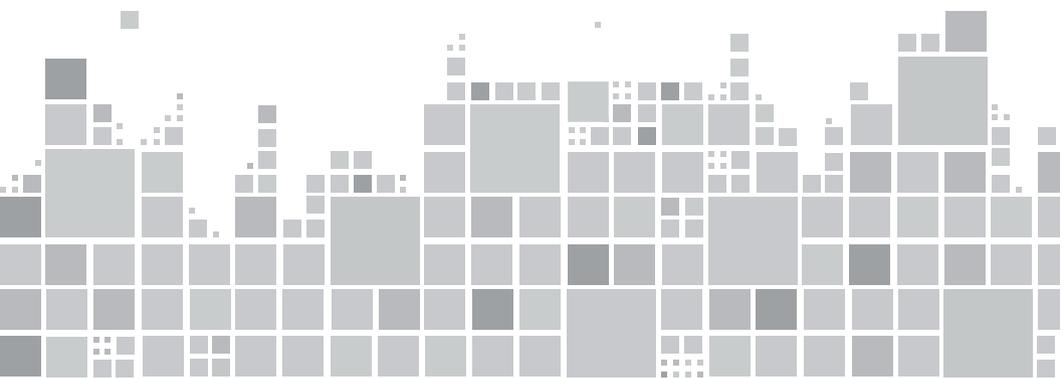


Guia teórico-prático de anatomia vegetal

Identificando células e tecidos



Emília Cristina Pereira de Arruda



Série Livro-Texto



Emília Cristina Pereira de Arruda

Guia teórico-prático de anatomia vegetal

Identificando células e tecidos

Recife
2021



Universidade Federal de Pernambuco

Reitor: Alfredo Macedo Gomes

Vice-Reitor: Moacyr Cunha de Araújo Filho

EDITORA ASSOCIADA À



Associação Brasileira
das Editoras Universitárias

Pró-Reitoria de Graduação

Pró-Reitora: Magna do Carmo Silva

Diretora: Fernanda Maria Ribeiro de Alencar

Editora UFPE

Diretor: Junot Cornélio Matos

Vice-Diretor: Diogo Cesar Fernandes

Editor: Artur Almeida de Ataíde

Comitê de avaliação

Adriana Soares de Moura Carneiro, Ana Célia Oliveira dos Santos, Andressa Suely Saturnino de Oliveira, Arquimedes José de Araújo Paschoal, Assis Leão da Silva, Ayalla Camila Bezerra dos Santos, Chiara Natércia Franca Araujo, Deyvylan Araujo Reis, Djailton Cunha, Flavio Santiago, Hyana Kamila Ferreira de Oliveira, Isabel Cristina Pereira de Oliveira, Jaqueline Moura da Silva, Jorge Correia Neto, Keyla Brandão Costa, Luciana Pimentel Fernandes de Melo, Márcia Lopes Reis, Márcio Campos Oliveira, Márcio Vilar França Lima, Maria Aparecida Silva Furtado, Maria da Conceição Andrade, Michela Caroline Macêdo, Rodrigo Gayger Amaro, Rosa Maria Oliveira Teixeira de Vasconcelos, Shirleide Pereira da Silva Cruz, Tânia Valéria de Oliveira Custódio, Waldireny Caldas Rocha

Editoração

Revisão de texto: Mariana Andrade Gomes

Projeto gráfico: Diogo Cesar Fernandes | Gabriel Santana

Diagramação: Adele Pereira

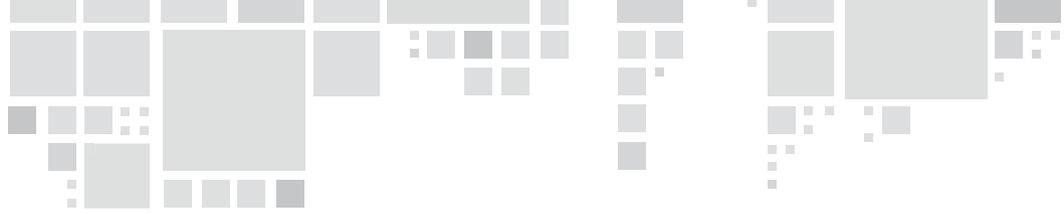
Catálogo na fonte

Bibliotecária Kalina Ligia França da Silva, CRB4-1408

| | | |
|--------|--|-------------------|
| A779g | Arruda, Emília Cristina Pereira de. Guia teórico-prático de anatomia vegetal [recurso eletrônico] : identificando células e tecidos / Emília Cristina Pereira de Arruda. – Recife : Ed. UFPE, 2021. (Série Livro-Texto) Inclui referências. ISBN 978-65-5962-081-4 (online) 1. Plantas – Anatomia. 2. Fisiologia vegetal. 3. Células vegetais. 4. Tecidos vegetais. I. Título. II. Título da série. | |
| 571.32 | CDD (23.ed.) | UFPE (BC2022-007) |

Esta obra está licenciada sob uma Licença Creative Commons Atribuição-NãoComercial-SemDerivações 4.0 Internacional.





SÉRIE LIVRO-TEXTO

A Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), pautada pelos princípios da democracia, da transparência, da qualidade e do compromisso social, assume a Educação Superior como um bem público e um direito de todas e todos. Nesse sentido, estimula a melhoria das condições do trabalho docente, a inserção de metodologias de ensino inovadoras e a articulação dos conhecimentos teóricos e práticos nas diferentes áreas do saber como instrumentos de promoção de uma formação científica, humanística e artística que prepare nossos estudantes para a intervenção na realidade, segundo o compromisso com o desenvolvimento integral e sustentável, a equidade e a justiça social. Assim, a UFPE, por intermédio da Pró-Reitoria de Graduação e da Editora UFPE, oferta à comunidade acadêmica e à sociedade mais uma seleção da Série Livro-Texto, com o objetivo de contribuir para a formação da biblioteca básica do estudante de graduação e para a divulgação do conhecimento produzido pelos docentes desta Universidade. Os 34 livros selecionados para esta coleção, que contemplam diferentes áreas do saber, foram aprovados segundo as condições estabelecidas no Edital 14/2021 (Edital simplificado de incentivo à produção e publicação de livros digitais Prograd/ Editora UFPE) e representam o esforço de discentes (de graduação e pós-graduação) e servidores (docentes e técnicos) e da gestão da Universidade em prol da produção, sistematização e divulgação do conhecimento, um de seus principais objetivos.

Alfredo Macedo Gomes – Reitor da UFPE

Moacyr Cunha Araújo Filho – Vice-Reitor da UFPE

Magna do Carmo Silva – Pró-Reitora de Graduação (Prograd)

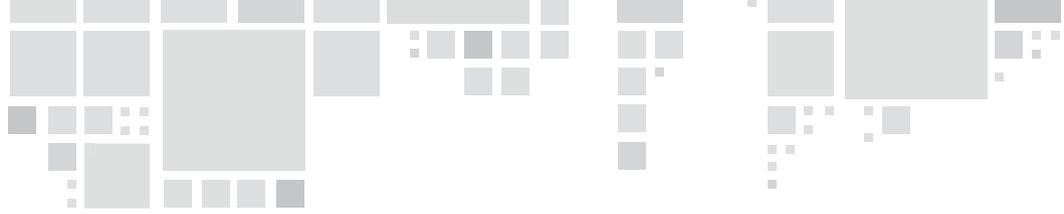
Fernanda Maria Ribeiro de Alencar – Diretora da Prograd



Esta obra é dedicada ao meu pai, Eraldo José de Arruda, ao meu irmão, Eraldo José de Arruda Júnior e, em especial, à minha mãe, Maria do Carmo Pereira de Arruda (*in memoriam*), por todo o incentivo, bem como por ter me mostrado o verdadeiro sentido da vida e desde cedo ter me ensinado a amar e respeitar toda e qualquer forma de vida! Obrigada por estarem sempre comigo!

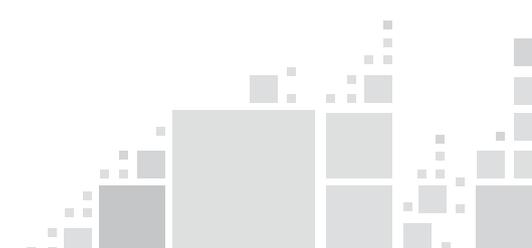
AGRADECIMENTOS

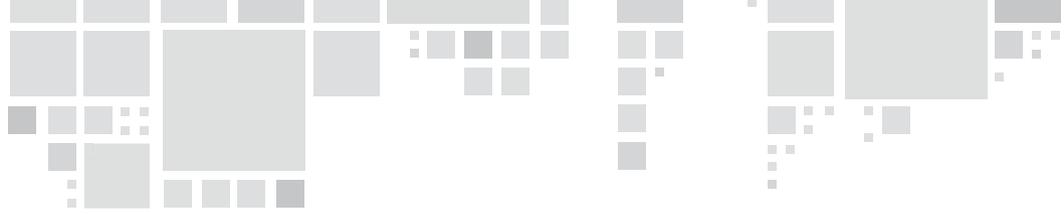
Agradeço à Pró-reitoria para Assuntos Acadêmicos (PROACAD, Edital N°01/2011) da Universidade Federal de Pernambuco, pelo apoio financeiro para obtenção de material necessário para a confecção das lâminas através do projeto “Laminário e atlas didático de anatomia vegetal”. Agradeço ainda ao Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas (LAB-Planta) da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pelo apoio para a confecção de algumas lâminas histológicas.



SUMÁRIO

Apresentação 9

1. **Planos de corte** 11
 2. **Protocolos e técnicas básicas:** aprendendo a preparar lâminas histológicas de tecidos vegetais 13
 3. **A conquista do ambiente terrestre:** como as plantas saíram da água 21
 4. **A célula vegetal:** as menores unidades funcionais das plantas 23
 5. **Meristemas:** crescimento vegetal 33
 6. **Sistema de revestimento:** o que as plantas tem por fora 42
 7. **Sistema fundamental:** armazenamento, sustentação e fotossíntese 51
 8. **Sistema vascular:** absorção e condução de água e nutrientes 59
 9. **Estruturas secretoras:** produção e liberação de substâncias 71
 10. **Anatomia dos órgãos vegetativos:** fixação, transporte e fotossíntese 80
- 

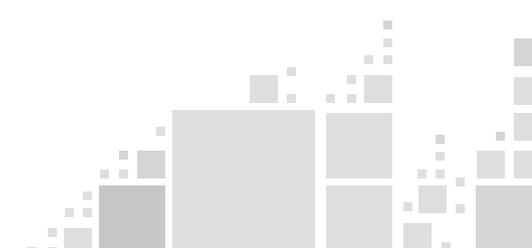


11. Anatomia ecológica: caracteres relacionados aos diferentes fatores e condições ambientais **98**

12. Anatomia dos órgãos reprodutivos: anatomia dos órgãos reprodutivos: polinização, fecundação e manutenção da espécie **105**

Referências 117

Sobre a autora 121





APRESENTAÇÃO

Este livro apresenta de forma simples e prática alguns dos principais temas abordados na anatomia vegetal, além de algumas técnicas comumente utilizadas para a confecção de lâminas permanentes e semipermanentes destinadas à identificação de células e tecidos vegetais nos mais variados órgãos de diversas espécies vegetais.

A elaboração e execução desta obra contou com a colaboração de monitores e estudantes de graduação e pós-graduação do Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg) da UFPE, constituindo o produto final do Projeto de Melhoria de Ensino outrora aprovado no EDITAL Nº 01/2011 – PROACAD de APOIO À MELHORIA DOS CURSOS DE GRADUAÇÃO.

Esta obra se encontra organizada em doze capítulos, nos quais os dois primeiros abordam questões metodológicas, enquanto que os dez seguintes tratam da descrição e identificação de células e tecidos seguindo os mais importantes eixos temáticos da anatomia vegetal. Todas as imagens anatômicas identificadas estão associadas à imagem representativa da espécie vegetal que foi utilizada para a preparação da respectiva lâmina histológica.

No mais, agradecemos a todos que, de algum modo, contribuíram com a finalização deste trabalho e espera que a presente obra

possa auxiliar professores, técnicos de laboratório, além de estudantes de graduação e pós-graduação de diversos cursos de Biologia e áreas afins em seus mais variados estudos e trabalhos.

A autora



PLANOS DE CORTE

Os planos de corte são determinados pelo posicionamento do material vegetal a ser seccionado para a confecção de lâminas histológicas.

O plano de corte a ser utilizado depende do objetivo de observação e coleta de dados do pesquisador, uma vez que cada um deles pode revelar diversas faces e formas de observação dos diferentes tipos de células e tecidos mostrando estruturas e características diversas que permitirão descrever e compreender o material em estudo.

Alguns dos principais planos de corte utilizados para a realização de cortes e a respectiva confecção de lâminas em anatomia vegetal são: transversal (Figura 1A-C), o paradérmico (Figura 1D) e o longitudinal (Figura 1E).

O *plano transversal* é o mais comumente utilizado em preparações, sendo indicado para observações iniciais de órgãos vegetais em caráter exploratório, servindo como ponto de partida para outras análises mais detalhadas.

Já o *plano paradérmico* é bastante utilizado para observações de superfícies dos órgãos vegetais. Em geral, com esta preparação, é pretendida a observação do sistema de revestimento, sobretudo da epiderme, para observação e identificação de estômatos, tipos de paredes das células epidérmicas, presença e tipos de tricomas, etc. Com este corte é possível observar a epiderme em vista frontal, ou seja, vista de cima ou de frente.

O *plano longitudinal* é comumente indicado quando se deseja observar a estrutura geral de células, especialmente, os detalhes dos elementos condutores. A análise desse tipo de célula envolve detalhamento de características qualitativas como aspecto das paredes celulares e a avaliação dos tipos de pontuação, posição de placas de perfuração, dentre outras características, e quantitativas, como medida do comprimento dessas células, sendo indispensável a preparação de amostras em plano longitudinal.

Assim, a avaliação dos planos de corte deve preceder qualquer análise, sendo escolhidos ainda durante o delineamento do projeto de pesquisa para evitar desperdícios de material e/ou interpretação errônea de estruturas.

Aqui destacamos esses três tipos de plano de corte que são mais usuais para o material a ser seccionado à mão, outros materiais, ou tipos de corte de amostras embocadas em resinas específicas, podem requisitar outros planos, como acontece para as madeiras. Para esse tipo de material vegetal se tem outros planos como o tangencial radial, por exemplo.

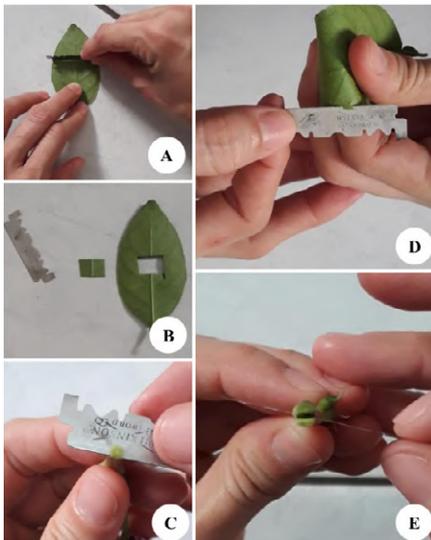


FIGURA 1: Planos de corte utilizados para preparações histológicas em anatomia vegetal. A-C. Transversal. A-B. Seleção de um quadrante de aproximadamente 5mm x 5mm de uma amostra foliar para obtenção de cortes anatômicos à mão. C. Realização de corte transversal de uma amostra do caule de uma eudicotiledônea com uma lâmina de barbear. D. Corte paradérmico. E. Corte longitudinal

FONTE: a autora.



PROCOLOS E TÉCNICAS BÁSICAS

Aprendendo a preparar lâminas histológicas de tecidos vegetais

TÉCNICAS BÁSICAS EM ANATOMIA VEGETAL

A observação de células e tecidos vegetais exige a utilização de microscópios (de luz ou óptico, eletrônico de varredura ou transmissão), sendo, para tanto, necessária a preparação desse material para tal análise. A preparação de amostras a serem analisadas nos estudos de anatomia vegetal envolve basicamente: coleta, fixação, conservação, preparação histológica (seccionamento, alveijamento/clarificação, dissociação/maceração, diafanização, coloração e montagem) e observação ao microscópio (ver KRAUS; ARDUIN, 1997; RUZIN, 1999).

Resumo geral das etapas de coleta, fixação e preparação do material para análises anatômicas

É necessário coletar exemplares ou partes destes (raízes, caules, folhas bem como partes reprodutivas dependendo do objetivo do estudo), o mais completo e perfeito possível, em quantidade suficiente para herborização (material testemunho a ser depositado em herbário – coleções de plantas específicas) e para as análises

anatômicas. Durante a coleta, aspectos fenológicos, bem como detalhes do ambiente, devem ser levados em consideração, sendo devidamente anotados para serem utilizados na confecção das etiquetas.

O material coletado pode ser seccionado a fresco ou ser submetido ao processo de fixação (em pequenas porções) e conservação para então ser processado. O seccionamento do material pode ser feito à mão com auxílio de lâmina de barbear que produza cortes isolados utilizados para análises de caracterização geral de células e tecidos ou em micrótomo rotativo (com uso de navalhas descartáveis ou não), após o emblocamento, gerando cortes seriados (em fita) que são bastante utilizados para análises de desenvolvimento vegetal (ontogênese, histogênese). Os cortes produzidos são corados e montados em lâminas semipermanentes (a partir de cortes à mão) ou permanentes (a partir de corte em micrótomo rotativo ou à mão). As lâminas semipermanentes têm a vantagem da rápida obtenção para análise e a desvantagem da relativamente baixa durabilidade, enquanto que as lâminas permanentes têm vantagem de alta durabilidade e a desvantagem do longo período para sua obtenção e custos mais elevados.

Além do seccionamento, outros processos utilizados em análises anatômicas incluem diafanização/clarificação além da dissociação/maceração que produz células individualizadas. O material obtido nestas duas últimas técnicas também é corado e montado em lâminas histológicas para então ser analisado ao microscópio.

Os fixadores

O fixador mais utilizado em material vegetal é o FAA (JOHANSEN, 1940), que consiste em uma mistura de formaldeído, ácido acético e etanol (50% ou 70%), de ampla utilização. No entanto, este fixador não conserva o conteúdo celular (citoplasma e núcleo).

Para materiais delicados, ou que serão submetidos à microscopia eletrônica, deve-se utilizar o glutaraldeído ou o Karnovsky (RUZIN, 1999), que consiste em uma mistura de glutaraldeído, paraformaldeído e solução tampão. Esses fixadores são altamente cancerígenos devendo ser manipulados em capela, com luvas e máscara. Vale salientar que este fixador apresenta, ainda, um custo elevado, de modo que deve ser utilizado em pequenas quantidades e em amostras de tamanho reduzido, dado o seu poder de penetração, consistindo em um excelente fixador para materiais delicados, além

de conservar o conteúdo celular sendo excelente para análise em microscopia eletrônica especialmente a de transmissão.

Conservantes

O principal conservante utilizado para materiais vegetais é o etanol 70%, no qual o material pode permanecer por longo tempo após sua fixação sem que ocorra perda da qualidade de suas propriedades físico-químicas (JOHANSEN, 1940).

Série de desidratação e pós-desidratação

O material destinado a cortes em micrótomo rotativo deve ser desidratado após a fixação e conservação. Para tanto, uma das séries mais utilizadas nesse processo é a gradual butanol terciário etanol com variações de graduação que vão de 50% a 100% da concentração desses eluentes (JOHANSEN, 1940).

O acetato de butila tem sido utilizado com sucesso em pré-inclusões ou pré-infiltrações em resinas histológicas, conforme descrito a seguir. Essa substância facilita a infiltração da resina por garantir a completa remoção da água das células no processo de pós-desidratação.

Meios de inclusão

Alguns dos principais meios de inclusão (KRAUS; ARDUIN, 1997, RUZIN, 1999) são: a *parafina*, que possui ampla utilização nos mais diferentes materiais; o *paraplast*, que é similar à parafina histológica tanto na composição quanto nas técnicas de utilização; a *historresina*, que tem custo muito elevado, sendo utilizado para a inclusão de pequenas amostras de material; e o *polietilenoglicol* muito recomendado para materiais mistos (que apresentam partes delicadas e rígidas), sobretudo as madeiras.

Coloração

A coloração do material pode ser permanente ou semipermanente. A principal coloração permanente é feita a partir de uma mistura

de azul de Astra e safranina (BUKATSCH, 1972; KRAUS et al., 1998), que produz uma coloração azul para a celulose e vermelha para as células com impregnações de lignina e suberina, respectivamente. Algumas das colorações semipermanentes ou temporárias (reagentes) mais utilizadas incluem: cloreto férrico (JOHANSEN 1940), reagente para compostos fenólicos, cloreto de zinco iodado (JENSEN, 1962) ou lugol (BERLYN; MIKSCHE, 1976), reagente para amido, floroglucinol utilizado para detecção de lignina (KRAUS; ARDUIN, 1997), Sudan III (SASS, 1951) e IV (GERLACH, 1984) para detectar lipídeos como, por exemplo, cutina presente na cutícula epidérmica. Essas últimas constituem os chamados *testes histoquímicos* ou *citoquímicos* comumente realizados em amostras vegetais.

Meios de montagem

Os meios de montagem podem ser destinados a cortes semipermanentes como a glicerina 50% (PURVIS *et al.*, 1964), ou permanentes como o Entellan (PURVIS *et al.*, 1964) ou Bálsamo do Canadá (KRAUS; ARDUIN, 1997).

Fixação e conservação

- Colocar amostras do material em frascos com FAA (por cerca de 48hs), de preferência colocando-as em dessecador acoplado à bomba a vácuo para a completa remoção do ar dos tecidos e melhor penetração do fixador nestes;
- Após este processo descartar o fixador (em recipientes apropriados) e substituí-lo por etanol 70% para conservação do material.

Tipos de preparo de lâminas de material vegetal para análise de células e tecidos vegetais

Cortes à mão (Figura 2)

Este tipo de preparação consiste em:

- *Seccionar* o material (transversal e/ou longitudinal) com lâminas de barbear;
- *Clarificar*, isto é, colocar os cortes em um vidro de relógio com hipoclorito de sódio (água sanitária: 50, 70 ou 80%, dependendo da consistência do material) por alguns minutos até a completa perda de coloração do material. Esta etapa facilita a visualização das células e tecidos por remover boa parte do conteúdo celular;
- *Lavar* os cortes clarificados com água destilada até a completa remoção do hipoclorito de sódio;
- *Corar* com safranina e azul de Astra (ou Alcian), uma dupla coloração que evidencia células com parede celulósica (coradas em azul) e parede lignificada ou suberificada (coradas em vermelho);
- *Montar* os cortes em lâminas (*semipermanentes*) com glicerina 50%, acrescentar a lamínula e *vedar* com esmalte ou permanente em Entellan ou bálsamo do Canadá, sendo, neste último caso, necessário desidratar os cortes em série etanólica (50-100%) e pós-desidratar em série etanol-acetato de butila (3:1, 1:1, 1:3), sendo posteriormente colocados em acetato de butila puro;
- *Analisar* em microscópio óptico ou de luz.

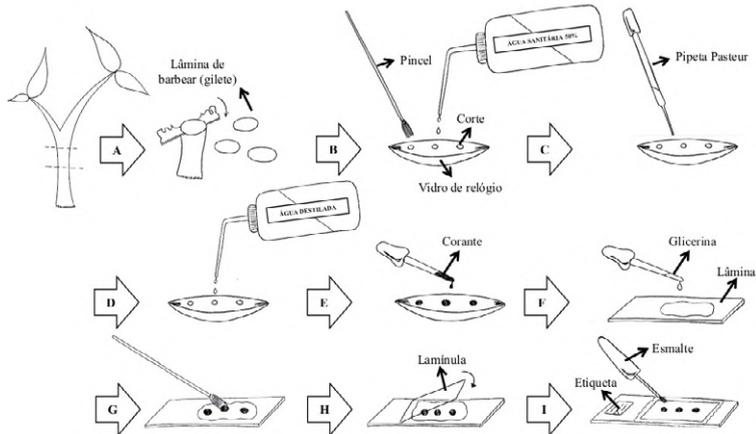


FIGURA 2: A-I. Resumo dos principais procedimentos utilizados na preparação e montagem de lâminas semipermanentes. A. Fazer cortes (transversais, longitudinais ou paradérmicos, ver Figura 1.1, *Capítulo 1*); B. Transferi-los para o vidro de relógio contendo água sanitária com auxílio de um pincel; C. Retirar a água sanitária com auxílio de uma pipeta Pasteur; D. Lavar os cortes com água destilada; E. Corar os cortes; F. Gotejar glicerina 50% na lâmina; G. Colocar os cortes sobre a lâmina com um pincel; H. Colocar a lamínula; I. Vedar com esmalte e etiquetar

FONTE: a autora.

Cortes em micrótomo rotativo (Figura 3)

Este tipo de preparação consiste em:

- *Pós-desidratar* o material já fixado, transferi-lo para a série etanol-butanol (70%-100%) e em seguida para butanol puro (*overnight*);
- *Infiltração e emblocamento*: colocar o material em série butanol-parafina (1:3, 1:1, 3:1) transferindo este para parafina pura (por 2x), todo o processo deverá ser realizado em estufa ($\pm 45^{\circ}\text{C}$);
- *Seccionamento* (transversal e/ou longitudinal) em micrótomo rotativo com navalhas de aço ou descartáveis;
- *Montagem I*: transferir os cortes (fitas de parafina) para as lâminas que já devem conter algumas gotas do adesivo de Bissing (BISSING 1974), colocando-as na placa aquecedora à 45°C para distendê-los;
- *Secagem* das lâminas em estufa (por ± 2 dias);
- *Remoção da parafina* em série acetato de butila-etanol 100% (1:3, 1:1, 3:1);
- *Coloração* com safranina e azul de Astra;
- *Montagem II*: em Bálsamo do Canadá ou Entellan e colocar a lamínula;
- *Analisar* em microscópio óptico ou de luz.

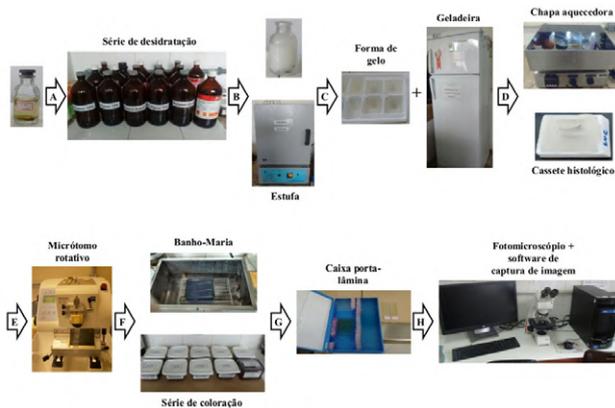


FIGURA 3: A-H. Principais procedimentos utilizados na preparação e montagem de lâminas histológicas permanentes. A. Desidratação; B. Infiltração em parafina; C. Emblocamento. D. Montagem em cassetes histológicos; E. Seccionamento em micrótomo rotativo; F. Desparafinização e coloração; G. Montagem; H. Observação em microscópio óptico ou de luz

FONTE: a autora (parte da infraestrutura do Laboratório de Anatomia Vegetal – LAVeg/UFPE).

Diafanização/clarificação

Técnica utilizada para analisar padrões de vascularização/venação foliar (Figura 4):

- Colocar o material (fresco ou fixado) em *hipoclorito de sódio* 50% (tempo variável);
- *Lavar* com água destilada;
- *Desidratação* em série etanólica;
- *Coloração* com safranina 1% em etanol 50%;
- *Distender* o material em lâminas ou placas de vidro apropriadas sobre *chapa aquecedora* ou em banho Maria a aproximadamente 45°C a 50°C;
- *Montagem* em bálsamo do Canadá ou Entellan;
- *Analisar* em microscópio óptico.

Dissociação/maceração

Técnica muito utilizada para analisar características específicas de células isoladas. Esta técnica é muito utilizada, principalmente, para análises de células como elementos vasculares, fibras, esclerídes, tricomas, etc. A principal solução de dissociação é a de *Franklin* (FRANKLIN, 1945), que consiste em uma mistura de peróxido de hidrogênio e ácido acético 1:1. Esta é uma solução muito perigosa e deve ser utilizada, preferencialmente, em *capela* e com EPIs adequados, como luvas cirúrgicas e máscaras. A técnica consiste basicamente em:

- Colocar o material fresco ou fixado em *solução de Franklin* (FRANKLIN, 1945) em pequenos frascos com boa vedação (preferencialmente em frascos com tampa rosqueada);
- Transferir os frascos para a *estufa* à 60°C e deixá-los até o material adquirir uma coloração esbranquiçada e aspecto pastoso (tempo variável dependendo da consistência e textura do material vegetal);
- *Lavar* o material com água destilada até a completa remoção da solução de dissociação;
- *Corar* em safranina 1% (aquosa);
- *Montar* em lâmina e lamínula com glicerina 50%, vedar com esmalte;
- *Analisar* com o microscópio óptico ou de luz.

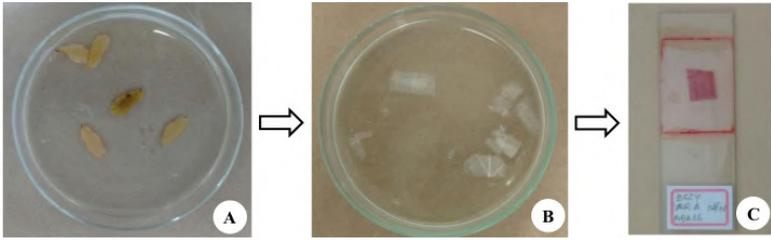
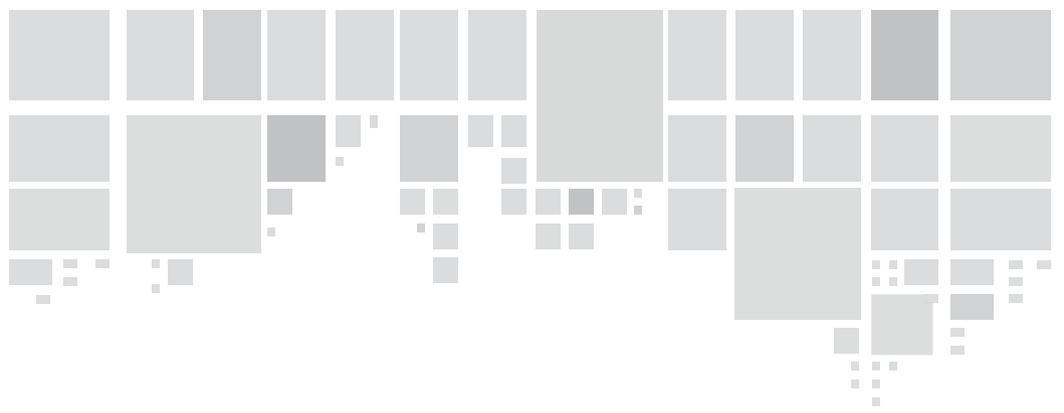


FIGURA 4: Registro das etapas da dissociação epidérmica ou de elementos vasculares. A. Amostras frescas em placa de Petri com água sanitária 50%; B. Amostras após clarificação e/ou dissociação; C. Amostra corada com safranina e montada em lâmina semipermanente com glicerina 50% prontas para observação em microscópio óptico ou de luz
FONTE: a autora.

Testes histoquímicos

Procedimento utilizado para identificação de compostos químicos (metabólitos primários e/ou secundários) em células e tecidos vegetais. Consiste na utilização de reagentes temporários gotejados sobre cortes de órgãos vegetais, cuja técnica deve ser feita da seguinte forma:

- *Seccionar* de preferência fresco (ver Figura 2);
- *Gotejar o reagente* (lugol, Sudam III, cloreto de zinco iodado, floroglucinol etc.) sob o(s) corte(s) e aguardar alguns minutos;
- *Montagem:* gotejar glicerina 50%, colocar lamínula e vedar com esmalte;
- *Analisar* com o microscópio óptico ou de luz.



A CONQUISTA DO AMBIENTE TERRESTRE

Como as plantas saíram da água

A diversidade vegetal tal qual a conhecemos é consequência dos milhares de anos de evolução que originaram as diferentes formas de vida, com suas estruturas e estratégias adaptativas relacionadas aos diferentes ambientes. Sob essa ótica, a transição do ambiente aquático para o ambiente terrestre pode ser citada como um dos principais eventos evolutivos geradores da diversidade das plantas e envolveu o desenvolvimento de estruturas especializadas como órgãos e tecidos vegetais.

A origem evolutiva de raízes, caules e folhas foi fundamental para a conquista do ambiente terrestre pelas plantas. As raízes fixam a planta ao solo e atuam na absorção e distribuição de água para todas as partes do corpo vegetal, enquanto o caule suporta as folhas que são os principais órgãos fotossintetizantes responsáveis pela produção de alimento.

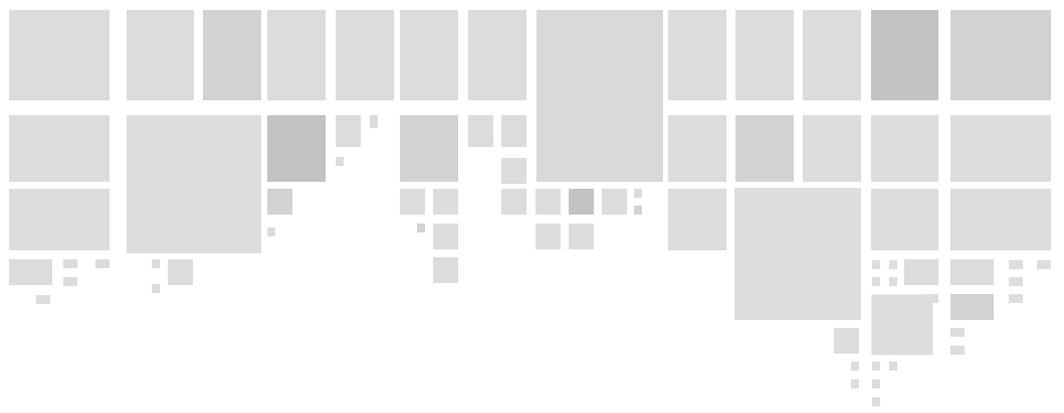
O surgimento desses órgãos foi acompanhado por modificações na estrutura interna incluindo alterações nos sistemas de revestimento, fundamental e vascular. No ambiente terrestre, a água foi o principal fator crítico à sobrevivência das plantas “recém-chegadas”, de modo que elas precisaram desenvolver um sistema para obtenção e manutenção desse recurso dentro do corpo vegetal. Para tanto, as plantas necessitavam de um sistema eficiente na absorção e condução da água, originando, assim, o *sistema vascular* (xilema e floema). A

partir desse importante momento evolutivo tiveram origem as plantas vasculares ou *Tracheophyta*, que atualmente são representadas pelas Lycophyta e Monilophyta (antes incluídas nas “pteridófitas”) e pelas Spermatophyta (plantas com semente), incluindo as gimnospermas e as angiospermas. Esse sistema vascular contou com a presença de um importante composto químico capaz de impermeabilizar e conferir rigidez aos elementos vasculares, auxiliando na sustentação do corpo vegetal: a chamada *lignina*. No entanto, absorver a água do solo era apenas parte do processo, e as plantas terrestres precisavam ainda desenvolver um sistema para evitar a perda dessa água; eis que aparece a *cutícula*, uma substância lipídica, que reveste a epiderme de órgãos aéreos e tem a função principal de evitar excessiva evaporação. No entanto, essa cutícula dificultava as trocas gasosas, emergindo, então, estruturas especializadas que favoreciam esse processo na epiderme: os *estômatos*, pequenos poros presentes na epiderme vegetal.

Conforme a diversificação das plantas terrestres avançava como consequência do sucesso da conquista de novos ambientes, ou ainda a colonização do continente, novas formas e estratégias também iam surgindo tais como as plantas perenes (espécies arbustivas, arbóreas, etc.), juntamente com o *crescimento secundário* produzido pelos meristemas laterais: (i) o Câmbio vascular, que promove o crescimento secundário do sistema vascular e (ii) o Felogênio, responsável pelo crescimento secundário da casca, substituindo a epiderme pela periderme. Aliada a esse crescimento, estava a lignina, principal componente celular dos tecidos de sustentação (fibras, esclereides, etc.). Vale salientar que os meristemas constituem uma das principais diferenças entre plantas e animais, promovendo crescimento indeterminado e incorporando novas células ao corpo da planta durante toda a sua vida (ver *Capítulo 5*).

Essas modificações no corpo vegetativo foram acompanhadas por mudanças evolutivas nos sistemas reprodutivos que incluem o surgimento das sementes, bem como de flores e frutos que as protegem, atuando na atração dos polinizadores, constituindo os prováveis responsáveis pela ampla diversificação, sobretudo das angiospermas que constituem o maior grupo em número de representantes de plantas terrestres viventes.

No entanto, esse é apenas um resumo dessa longa, cativante e curiosa história sobre a diversidade morfológica e anatômica relacionada às diferentes estratégias adotadas pelas plantas para sobreviverem neste adorável “Mundo Novo” – o *ambiente terrestre*.



A CÉLULA VEGETAL

As menores unidades funcionais das plantas

A célula constitui a unidade estrutural básica de qualquer organismo vivo, segundo a teoria celular estabelecida por Matthias Schleiden e Theodor Schwann em 1838, e foi descoberta pelo físico Robert Hooke ao observar fragmentos de cortiça em seu simples microscópio construído na época que desencadearam as observações nesse tipo de instrumento. Quanto à organização estrutural, as células podem ser classificadas em *procarióticas*, quando basicamente têm seu material genético disperso no citoplasma, e *eucarióticas* em que o material genético é encapsulado em um núcleo e nucléolo em uma estrutura mais complexa e compartimentalizada.

De acordo com registros fósseis, as células eucarióticas se diversificaram a partir de células procarióticas, segundo a *Teoria da Endossimbiose* baseada na existência de fagócitos primitivos que teriam englobado precursores de mitocôndrias e cloroplastos dentre outras partículas, dando origem a células animais e vegetais tais quais as conhecemos na atualidade.

As células animais e vegetais são bastante similares em estrutura. Entretanto, algumas peculiaridades são atribuídas às células vegetais como: parede celular, vacúolos, plastídeos e substâncias ergásticas.

A *parede celular* é sem dúvida a principal característica da célula vegetal. Vale salientar que o *protoplasto* é todo o conteúdo da célula

vegetal sem a parede celular, que geralmente é removida enzimaticamente para estudos de cultura de tecidos, manipulação gênica, hibridização, etc. Durante a divisão celular mitótica, o processo de formação da parede celular começa na telófase com a instalação do *fragmoplasto*, que é um complexo formado por microtúbulos e vesículas que origina a *placa celular*. Nesta placa são depositadas substâncias pécticas e esta passa a ser chamada de *lamela média*, situada entre duas células adjacentes.

De modo geral, a composição da parede celular inclui microfibrilas de celulose imersas em uma matriz de polissacarídeos não-celulósicos (hemicelulose e pectinas), além de outras substâncias inorgânicas e orgânicas como lignina, proteínas e lipídeos, ex. ceras, cutina e suberina. A *parede primária* é a primeira a se formar e em muitas células é a única a ser produzida, sendo rica em celulose e pectina, que são depositadas sobre a membrana plasmática juntamente com outros componentes estruturais (Figura 5). No entanto, em outras células pode ocorrer também a deposição de *parede secundária*, internamente à parede primária (em direção ao lume celular), sendo constituída por três camadas que variam quanto à orientação das microfibrilas: S1, S2 e S3, constituídas principalmente por hemicelulose e lignina que conferem rigidez à parede (Figura 6). A camada S3 pode estar ausente em alguns tipos celulares.

Em algumas regiões a deposição de parede é menos acentuada/ausente formando os chamados *campos primários de pontuação*, que estão associados com os *plasmodesmos* que permitem a comunicação célula-célula. A parede celular primária muitas vezes não é o único tipo de parede formado em uma célula vegetal; em algumas ocorre também deposição de parede secundária, e os campos primários de pontuação passam a constituir as *pontoações*, que formam verdadeiros canalículos quando observados em secção transversal.

As pontoações podem ser de diferentes tipos, sendo as principais: simples, areoladas e semiareoladas, além de areoladas com *toro* (espessamento da membrana de pontuação) presentes nas traqueídes vasculares de gimnospermas. Essas pontoações podem ainda apresentar diferentes arranjos ao longo da parede lateral da célula, e constituem um caráter muito utilizado nas diferentes análises anatômicas (Figuras 32A e 33A, *Capítulo 8*).

Os *plastídeos* apresentam forma e tamanho distinto e se classificam de acordo com a presença ou ausência de pigmento, bem como com o tipo de substância armazenada. Os plastídeos estão envoltos por duas membranas (*dupla-membrana*) e são originados a

partir dos proplastídeos – precursores de todos os plastídeos, sendo estes muito pequenos e incolores. A partir dos proplastídeos são originados três tipos principais de plastídeos: os cromoplastos, os cloroplastos e os leucoplastos (Figura 7).

Os leucoplastos dão origem a outras três classes de plastídeos, das quais a mais conhecida é o amiloplasto, cujo principal representante são os estatólitos muito importantes no controle do *gravitropismo*. Os etioplastos são considerados estágios intermediários da diferenciação de cloroplastos e cromoplastos.

Os *cloroplastos* constituem os principais plastídeos, sendo responsáveis por um dos principais processos vegetais – a fotossíntese. A estrutura do cloroplasto consiste na membrana externa, uma membrana interna, o *estroma* (uma matriz homogênea), e um sistema de endomembranas formado pelos *tilacóides*, que em conjunto formam a *grana* (Figura 7), na qual se concentram os pigmentos (clorofilas e carotenóides).

Os *leucoplastos* se caracterizam pela ausência de pigmentos e são responsáveis pelo armazenamento de substâncias como amido (amiloplastos) e óleo (elaioplastos), como ocorre em muitas Rutaceae (laranja/limão) que possuem óleo essencial. Esses leucoplastos podem ainda armazenar proteínas (*proteoplastos* ou *proteínoplastos*), como em muitas sementes. Os *estatólitos* são um tipo especial de amiloplasto associados ao gravitropismo vegetal.

Os *cromoplastos* são plastídeos que apresentam pigmentos carotenóides ou flavonóides que conferem cor, sendo encontrados em pétalas, frutos e outras partes coloridas da planta. Na maioria das vezes os cromoplastos surgem a partir da conversão ou desdiferenciação de cloroplastos através da alteração do arranjo dos tilacóides e dos pigmentos armazenados.

Como descrito anteriormente, o *vacúolo* é uma estrutura típica da célula vegetal e, ao contrário dos plastídios, apresenta *uma única membrana* que é denominada de *tonoplasto*.

O vacúolo se forma pela fusão de vesículas provenientes do retículo endoplasmático ou de vacúolos menores e está envolvido em inúmeros processos metabólicos da célula como autofagia e degradação de moléculas e outras substâncias que estão dissolvidas, podendo permanecer nele armazenadas, como, por exemplo, as *substâncias ergásticas* (produto do metabolismo celular): amido, cristais, óleos, ceras, proteínas, compostos fenólicos, resinas etc. (Figuras 8, 9). Muitas vezes as células que contêm as substâncias ergásticas são morfologicamente diferentes das demais, sendo denominadas

de *idioblastos* (*idio=diferente, blasto=célula*, ou seja, uma célula diferente das demais).

Além dessas estruturas as células vegetais apresentam ainda mitocôndrias (que atuam na respiração celular), retículos endoplasmáticos (envolvidos na síntese e transporte de proteínas), dictiossomas (secreção) e ribossomos (RNA), que desempenham, portanto, as mesmas funções da célula animal.

E está formada assim a célula vegetal!

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

A célula vegetal: as menores unidades funcionais das plantas

PAREDE CELULAR PRIMÁRIA

Objetivo: Identificar células com parede primária ricas em celulose (coradas em azul) no tecido parenquimático (Pa).

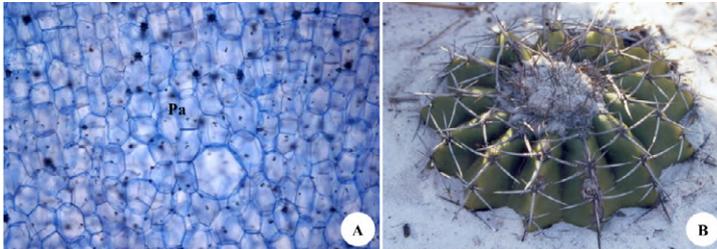


FIGURA 5: A. Corte transversal do caule/cladódio de *Discocactus pseudoinsignis*. B. *Discocactus pseudoinsignis*, Cactaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

PAREDE CELULAR SECUNDÁRIA

Objetivo: Identificar células que apresentam parede primária (Pp) ou de celulose (coradas em azul) e secundária (Ps) ou de lignina (coradas em vermelho).

Pp-Parede primária; Ps-Parede secundária.

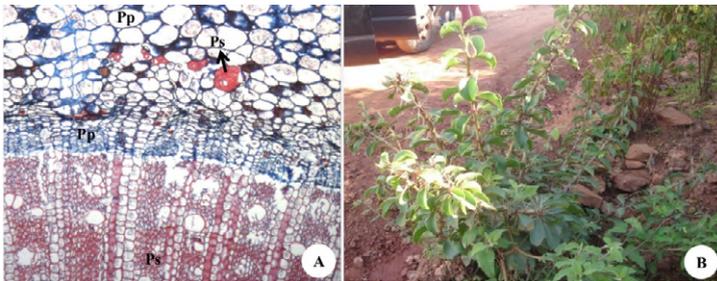


FIGURA 6: A. Corte transversal do caule de *Pereskia bahiensis*. B. *Pereskia bahiensis*, Cactaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

CLOROPLASTOS

Objetivo: Identificar os cloroplastos distribuídos por todo o mesofilo foliar (organelas verdes).

Ab-Epiderme abaxial; Ad-Epiderme adaxial; Fv-Feixe vascular.

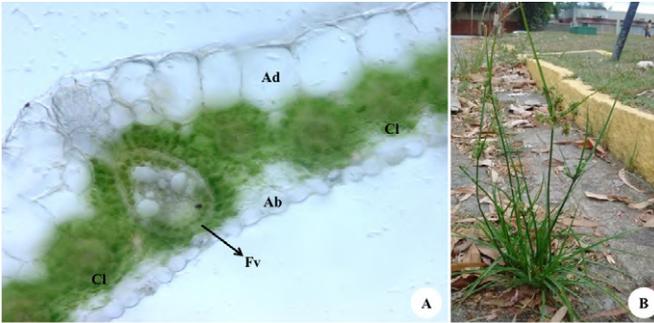


FIGURA 7: A. Corte transversal feito à mão da folha de *Cyperus* sp. evidenciando os cloroplastos (Cl). B. *Cyperus* sp., Cyperaceae, Monocotiledônea.

FONTE: a autora.

CRISTAIS

Objetivo: Identificar os idioblastos cristalíferos contendo os diferentes tipos de cristais.

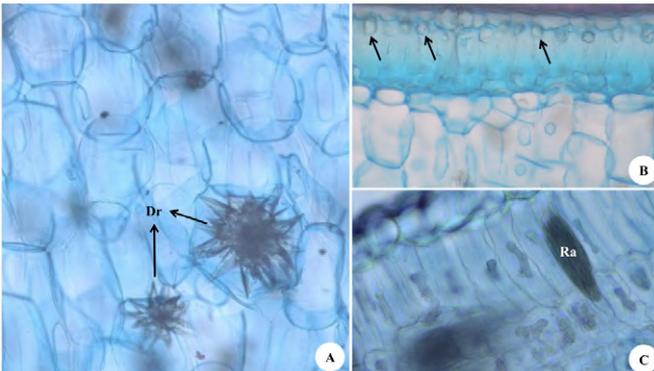


FIGURA 8: A-C. Cortes transversais de diferentes órgãos vegetais de diferentes espécies vegetais destacando os idioblastos cristalíferos e a diversidade de morfotipos de seus respectivos cristais. A. Drusas (Dr); B. Cristais prismáticos (setas); C. Ráfide (Ra)

FONTE: a autora.

COMPOSTOS QUÍMICOS

Objetivo: Identificar compostos químicos que apresentam respostas diferentes aos reagentes.

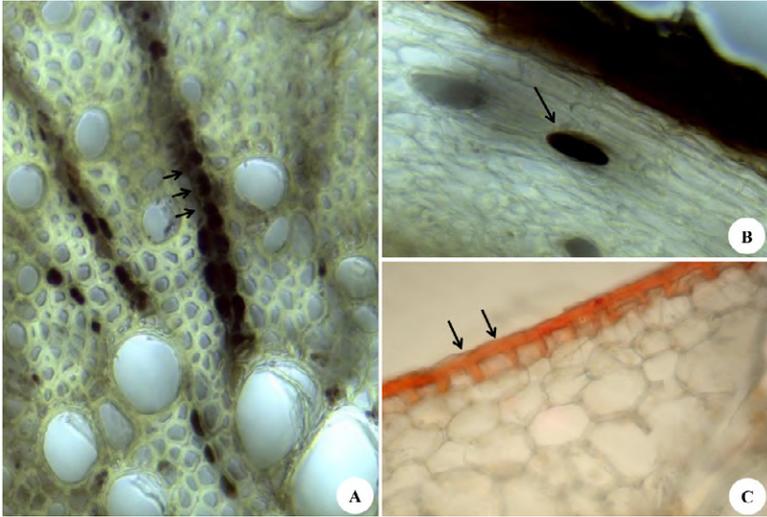


FIGURA 9: A-C. Cortes transversais de diferentes órgãos vegetais e espécies. A. Identificar grãos de amido (grãos escuros, setas) corados com Lugol. B. Compostos fenólicos (substâncias escuras, seta) corados com cloreto de ferro III. C. Substâncias lipídicas (substância avermelhada, setas) coradas com Sudan III

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Caule de uma angiosperma

Procedimentos

- Colocar um fragmento do caule (mais ou menos 1cm) em água sanitária 50% e deixar até o clareamento e dissociação total do material;
- Retirar da água sanitária e lavar com água destilada até a completa remoção da água sanitária;
- Colocar um fragmento do material sob a lâmina e, com a ponta do pincel, macerá-lo;
- Corar com safranina e cobrir com lamínula;
- Observar com o microscópio óptico ou de luz.

Objetivo

- Identificar e desenhar as células isoladas, indicando o tipo de parede celular e seu principal composto (i.e. lignina ou celulose), bem como os orifícios/aberturas na parede dessas células. Essas aberturas constituem as pontoações, se a parede for secundária, ou campos primários de pontoação, se a parede for primária.

Material 2. Tubérculo de batata (*Solanum tuberosum*)

Procedimentos (Parte I):

- Fazer cortes finos e colocá-los na lâmina;
- Observar com o microscópio óptico ou de luz.

Objetivo

- Desenhar grânulos transparentes (leucoplastos) presentes no interior das células do parênquima de reserva (parênquima amilífero).

Procedimentos (Parte II):

- Remover a lamínula da lâmina feita na Parte I;

- Corar os cortes com Lugol (reagente para amido, ver *Capítulo 2*);
- Montar com glicerina 50% e cobrir com lamínula;
- Observar com o microscópio óptico ou de luz.

Objetivo

- Identificar os leucoplastos que contêm grãos de amido, ou seja, os amiloplastos, os quais irão reagir em azul-negro com a coloração de Lugol.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) O que são células?
- 02) Quais as estruturas típicas de uma célula vegetal e que permitem diferenciá-la da célula animal?
- 03) Qual o principal composto de uma parede primária? Dê exemplos de células ou tecidos que possuem esse tipo de parede.
- 04) Qual o principal composto de uma parede secundária? Dê exemplos de células ou tecidos que possuem esse tipo de parede.
- 05) O que são substâncias ergásticas?
- 06) Defina tonoplasto.
- 07) O que são cloroplastos e qual sua principal função?
- 08) Qual a função do vacúolo na célula vegetal?



MERISTEMAS

Crescimento vegetal

Os *meristemas* têm a capacidade de incorporar novas células ao corpo da planta indeterminadamente e representam uma das principais características distintivas entre plantas e animais. As *células meristemáticas* são células não diferenciadas, fundamentalmente parenquimáticas e se caracterizam pela presença de parede delgada, citoplasma denso, poucos vacúolos e organelas em geral dispersos pela célula e núcleo proeminente, estruturas típicas de células com intensa atividade mitótica (Figura 10). As células meristemáticas são ditas *totipotentes*, pois possuem a capacidade de originar qualquer outro tipo de célula, bem como um indivíduo inteiro.

Os *meristemas apicais* são definidos ainda durante o desenvolvimento embrionário, no interior da semente, sendo atualmente comprovados através de estudos moleculares. O processo começa logo após a fecundação do óvulo (n) pela célula espermática do grão-de-pólen (n) para originar o zigoto ($2n$). A primeira divisão do zigoto é assimétrica, apresentando uma polaridade na qual é produzida uma grande célula basal, o futuro suspensor, e uma célula apical menor que dará origem a todo o embrião, determinando assim o eixo embrionário raiz-caule. A partir desta divisão inicial, o embrião sofre várias outras divisões mitóticas passando pelos estágios de proembrião, globular, cordiforme e

torpedo. Durante o estágio cordiforme se diferencia o meristema apical caulinar, na porção superior do embrião, e o meristema radicular na porção basal a partir da hipófise (célula do suspensor imediatamente adjacente ao embrião). O meristema radicular irá originar o sistema radicular da planta, e o meristema apical caulinar dará origem ao sistema caulinar, e esses dois meristemas irão promover o crescimento da planta em comprimento (longitudinal). Este é o resultado das modificações do óvulo (zigoto + tegumentos) para formar a semente que, quando madura, é constituída pelo: embrião, tegumentos e endosperma (quando presente).

O sistema radicular é proveniente do *meristema radicular* que na raiz recebe o nome de *subapical* devido à presença da *coifa* que tem função principal de proteger o meristema radicular (Figura 11A). Além disso, as células da coifa produzem uma secreção mucilaginosa que atua como lubrificante do ápice radicular e facilita sua penetração da raiz pelas partículas do solo.

Uma das principais regiões do meristema radicular é o *centro quiescente*, um conjunto de células que permanecem meristemáticas e produz todos os tecidos da raiz (Figura 11A). O centro quiescente pode apresentar uma única célula geradora ou conjuntos de células geradoras dos meristemas e *tecidos primários*: *protoderme* – que irá produzir a epiderme; *meristema fundamental* – que forma o sistema fundamental; *procâmbio* – que dá origem ao sistema vascular (Figura 11A). Quando apenas uma célula está presente no centro quiescente esta se denomina como sistema *aberto*, enquanto um conjunto de células é dito sistema *fechado*. O primeiro tipo é considerado filogeneticamente mais basal, sendo encontrado em grupos como Lycophyta e Monilophyta (“pteridófitas”), enquanto o segundo é mais derivado e ocorre em angiospermas. Em algumas raízes a região central da coifa se apresenta diferenciada das demais células e é chamada de *columela*. A origem dos tecidos nas raízes pode ser de duas formas distintas: 1. Epiderme e coifa têm as mesmas iniciais (*dermatocaliptrogênio*), 2. Epiderme e córtex compartilham as mesmas iniciais enquanto a coifa tem suas próprias iniciais – *caliptrogênio*.

Do ponto de vista molecular, alguns dos principais genes que são responsáveis pelo controle do desenvolvimento radicular são *SCARECROW* e *SHORTROOT*, que contribuem para a formação da raiz.

Em secção longitudinal, o ápice radicular se apresenta dividido na: zona de alongamento celular, na qual as células sofrem alongamento, a zona pilífera, na qual se encontram os pelos absorventes

e a zona de maturação, em que as células estão em processo de diferenciação.

Vale lembrar que a primeira raiz formada ainda no embrião constitui a *radícula do embrião* e tem origem *exógena* (externa), diferente das raízes laterais formadas pelo periciclo que têm origem *endógena* (ver *Capítulo 8*). Raízes adventícias de origem distinta da radícula do embrião (caules, folhas) também têm origem exógena.

O *meristema apical caulinar (MAC)* é responsável por produzir todo o sistema caulinar da planta – caule, folhas, órgãos com origem exógena, além das gemas axilares, nós e internós que constituem o *fitômero* (Figura 12A). Estudos sobre o meristema apical caulinar vêm sendo feitos há aproximadamente 250 anos desde os primeiros trabalhos com Wolff em 1759, autor da “*Theoria Generationis*”, que explicava a origem de novos tecidos e folhas a partir do ápice meristemático. Alguns anos mais tarde Nageli em 1858 introduziu o conceito de *meristema*, enquanto Hanstein em 1860 descreveu aqueles que seriam os meristemas primários formadores dos sistemas primários: dermatogênio, periblema e pleroma, fornecendo as noções iniciais de organização e função do meristema apical caulinar. Integrando todos estes conceitos, Schmidt, em 1924, propôs uma nova interpretação para o meristema apical caulinar, descrevendo a estrutura que ficou conhecida como *túnica-corpo*. Neste modelo, a túnica constitui uma ou mais camadas de células superficiais que sofrem divisões, preferencialmente, *anticlinais* promovendo um aumento da superfície caulinar, enquanto que o corpo apresenta uma massa de células centrais que se dividem em *vários planos (periclinal, transversal)* proporcionando um aumento em volume do corpo.

Outros modelos foram descritos tanto em angiospermas como nas gimnospermas, complementares à teoria túnica-corpo, nos quais foi demonstrada a presença de alguns limites citohistológicos dentro do corpo conhecidos como: *zona central (CZ, Central Zone)*, *zona periférica (PZ, Peripheral Zone)* e *zona medular (RZ, Rib Zone)* e que são utilizados até os dias atuais. Recentes pesquisas com *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), modelo molecular de plantas, têm demonstrado que padrões de expressão dos genes *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*, *WUSCHEL (WUS)* e *CLAVATA (CLV)* no meristema apical caulinar corroboram a zonação apical inicialmente proposta por Gifford e Foster (1989).

Durante o desenvolvimento do meristema apical caulinar, a túnica dá origem à protoderme e esta origina a epiderme através de divisões predominantemente anticlinais que promovem o crescimento

em superfície. A zona central representa o centro organizador do ápice caulinar, sendo equivalente ao centro quiescente do ápice radicular e suas células se mantêm meristemáticas, formando todas as outras zonas que compõem o corpo. A zona periférica é responsável por produzir os órgãos foliares, do meristema fundamental que dará origem ao córtex, e do procâmbio que produz o cilindro vascular, enquanto a zona medular gera a medula. Assim o meristema apical caulinar está organizado na *túnica* que origina a protoderme, responsável pelo crescimento em superfície e no *corpo* constituído pelas zonas central, periférica e medular que são responsáveis pelo crescimento em volume do órgão.

A partir do desenvolvimento dos meristemas apicais tem-se o corpo primário da planta, que consiste dos *meristemas primários*: protoderme, meristema fundamental, procâmbio e seus respectivos *tecidos primários*: epiderme, tecidos fundamentais e tecidos vasculares. Os *meristemas secundários* incluem o câmbio vascular e o felogênio, presentes em espécies de gimnospermas e angiospermas (eudicotiledôneas), que promovem o crescimento secundário e a consequente formação dos tecidos secundários dessas plantas, conforme tratado adiante.

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Meristemas: crescimento vegetal

FASES DA MITOSE

Objetivo: Observar células em diferentes fases da mitose.

A-Interfase; B-Anáfase; C-Telófase.

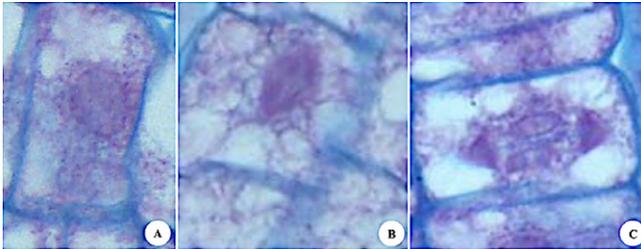


FIGURA 10: A-C. Cortes longitudinais do ápice radicular do milho (*Zea mays*, Poaceae, Monocotiledônea, ver Figura 11B)

FONTE: a autora.

MERISTEMA RADICULAR

Objetivo: Observar a estrutura do ápice radicular localizando a coifa (Cf) e os meristemas primários – protoderme, meristema fundamental (Mf) e procâmbio (Pc).

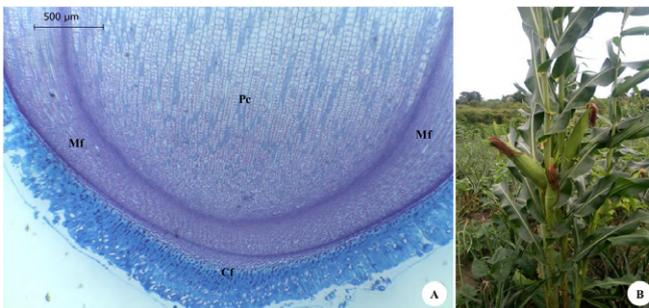


FIGURA 11: A. Corte longitudinal do ápice radicular do milho (*Zea mays*). B. Milho, *Zea mays*, Poaceae, Monocotiledônea

FONTE: a autora.

MERISTEMA CAULINAR

Objetivo: Observar a estrutura do ápice caulinar identificando os meristemas primários (protoderme, meristema fundamental e procâmbio). Notar ainda gemas caulinares ou axilares em desenvolvimento, bem como as folhas jovens (ou primórdios foliares).

Fj-Folha jovem; Gl-Gema lateral; Mf-Meristema fundamental; Pc-Pro-câmbio; Pt-Protoderme.

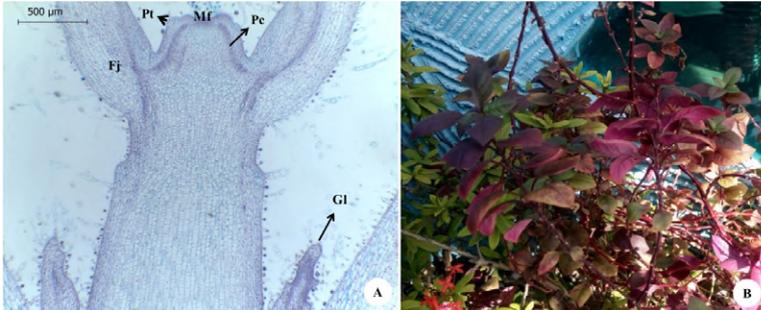


FIGURA 12: A. Corte longitudinal do ápice caulinar de uma Eudicotiledônea. B. Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Ramo caulinar jovem de uma Eudicotiledônea

Procedimentos

- Coletar um ramo caulinar de uma eudicotiledônea qualquer com auxílio de uma tesoura de poda;
- Levar ao laboratório;
- Observar em estereomicroscópio (ou lupa).

Objetivo

- Observar, localizar e desenhar a região apical (meristema apical caulinar), nós, internós, folhas jovens (primórdios foliares) e as gemas axilares.

Material 2. Ápice radicular da cebola

Procedimentos

- Colocar uma cebola apoiada em um copo com água para que apenas as raízes entrem em contato com a água. O apoio pode ser dado por dois palitos de churrasco ou de picolé, por exemplo, na boca do copo;
- Aguardar a formação de raízes (cerca de 5 dias);
- Conduzir ao laboratório;
- Observar em estereomicroscópio.

Objetivo

- Observar, localizar e desenhar a região apical (meristema apical da raiz).

Material 3. Sementes de feijão (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae, Eudicotiledônea)

Procedimentos

- Colocar os feijões imersos em água por aproximadamente 24h;
- Aguardar que os grãos absorvam a água;
- Conduzir ao laboratório;
- Abrir os feijões ao meio no sentido longitudinal;
- Observar em estereomicroscópio.

Objetivo

- Observar, localizar e desenhar os meristemas apical caulinar (plúmula) e radicular, além dos cotilédones.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Defina meristema e explique sua função.
- 02) Quais são os meristemas primários ou apicais e o que cada um deles produz?
- 03) Quais são os meristemas secundários ou laterais e o que cada um deles produz?
- 04) O que é crescimento secundário?



SISTEMA DE REVESTIMENTO

O que as plantas têm por fora

O sistema de *revestimento* é oriundo da potoderme, que tem origem nas células do centro quiescente, nas raízes (Figura 11A, *Capítulo 5*) ou na túnica durante o desenvolvimento dos meristemas apicais caulinares (Figura 12A, *Capítulo 5*). Tal sistema é representado pela epiderme ou pela periderme em algumas plantas cujos órgãos apresentam crescimento secundário.

A epiderme (Figura 13) é o tecido que compõe o sistema de revestimento primário do corpo vegetal, podendo apresentar uma ou várias camadas, além da cutícula, cristais e células especializadas como: estômatos, tricomas, papilas, pelos radiculares, células buliformes, células suberosas e silicosas, litocisto, etc., sendo um tecido complexo (Figuras 13-17). As células epidérmicas são vivas, vacuoladas, com cloroplastos e parede celular primária, além de poder armazenar várias substâncias. A epiderme pode ser ondulada ou plana, em secção transversal; e as paredes celulares podem ser sinuosas ou retas em vista frontal (Figura 14).

A epiderme unisseriada é mais comumente observada nos diferentes órgãos, entretanto, a epiderme multisseriada pode ocorrer, cujo exemplo mais conhecido é o *velame* das raízes de epífitas (ex. orquídeas, Orchidaceae) ou em folhas de xerófitas e, em ambos os

casos, têm funções adaptativas importantes a esses dois grupos de plantas (Figura 18A-B).

A cutícula está presente nas células epidérmicas e protege essa camada da excessiva incidência de raios solares, evitando a excessiva perda de água por transpiração, além de atuar como barreira física contra fungos, bactérias e insetos (Figura 13). Esta cutícula é constituída por substâncias lipídicas como a cera, formada por cutina e suberina que são altamente hidrofóbicas. As ceras epicuticulares apresentam uma série de formatos e tipos e representa um caráter muito útil à taxonomia.

O complexo estomático consiste nas células-guarda, envolvidas na abertura e no fechamento estomático durante a fotossíntese e trocas gasosas, segundo um balanço de H_2O , Cl^- e K^+ , e das células subsidiárias (Figura 14). O arranjo dessas células em vista frontal confere diferentes tipos de estômatos, um caráter muito utilizado na taxonomia, sendo os principais: *anomocítico* – células subsidiárias que não se distinguem das demais células epidérmicas; *anisocítico* – células-guarda envoltas por três células subsidiárias de tamanhos diferentes em relação às demais células epidérmicas; *paracítico* – estômato acompanhado, de cada lado, por uma ou mais células subsidiárias posicionadas de forma que seu eixo longitudinal fica paralelo à fenda estomática; *diacítico* – estômato envolvido por duas células subsidiárias posicionadas de modo que o seu maior eixo forma um ângulo reto com a fenda estomática.

Em secção transversal, os estômatos podem estar localizados em diferentes posições em relação às demais células epidérmicas, podendo estar: ao mesmo nível, acima ou abaixo do nível das demais células epidérmicas. Os estômatos podem ocorrer ainda em criptas como acontece, por exemplo, nas folhas de *Nerium oleander* (Apocynaceae), um importante caráter xerofítico.

Em uma folha dorsiventral, os estômatos podem estar localizados em ambas as faces – em que a folha é dita *anfistomática*; apenas na face adaxial – folha *epiestomática*; apenas na face abaxial – folha *hipostomática* (ver Capítulo 10).

Além dos estômatos, a epiderme pode apresentar ainda outras células especializadas como *tricomas*, que atuam na proteção contra perda de água e ataques de herbívoros (Figuras 15A, 16A). Os tricomas podem ser glandulares ou tectores, unicelulares ou multicelulares, unisseriados ou multisseriados. Os tricomas glandulares são responsáveis pela secreção de várias substâncias que podem desempenhar diferentes funções (ver Capítulo 9). Na folha dorsiventral, os

tricomas podem estar posicionados como os estômatos na lâmina foliar: em ambas as faces apenas na face abaxial ou apenas na face adaxial. Outras estruturas epidérmicas são as papilas (projeções epidérmicas muito curtas) e os *pêlos radiculares*, estes últimos têm origem a partir dos *tricoblastos* e atuam aumentando a superfície de absorção de água do solo (Figura 17A). As *células buliformes* estão envolvidas no mecanismo de enrolamento e desenrolamento de folhas (Figura 44, *Capítulo 10*).

Muitas dessas características da epiderme foram resultantes da conquista de novos ambientes e se desenvolveram ao longo de milhares de anos de evolução, atuando na proteção do corpo vegetal, além de serem importantes para fins taxonômicos e filogenéticos (ver *Capítulo 3*).

Como mencionado anteriormente, alguns órgãos vegetais apresentam crescimento secundário, no qual a epiderme é substituída pela *periderme* através da atividade do felogênio que pode se originar da própria epiderme, de camadas subepidérmicas, de células do córtex, do periciclo ou do floema, e produz o súber ou felema para o exterior e a feloderme para o interior do órgão (Figura 19A).

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Sistema de revestimento: o que as plantas têm por fora

EPIDERME E CUTÍCULA

Objetivo: Observar a epiderme unisseriada (Ep) revestida por cutícula espessa (Ct).

Co-Colênquima angular; Dr-Drusa.

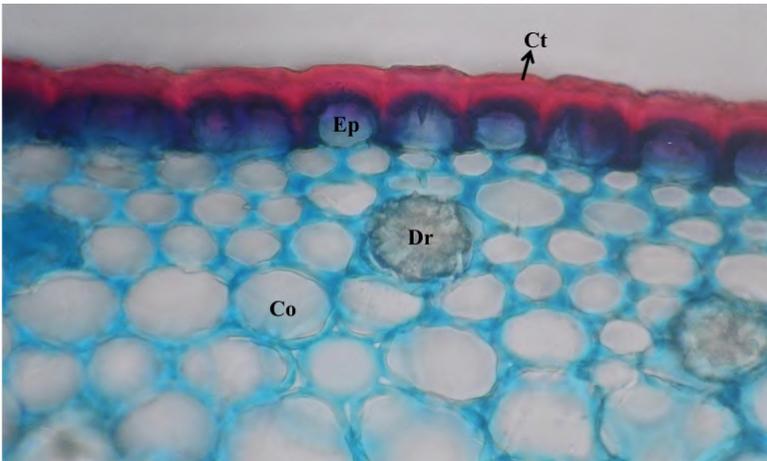


FIGURA 13: Corte transversal do caule de *Pereskia bahiensis* (Cactaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 6B, *Capítulo 4*)

FONTE: a autora.

ESTÔMATO

Objetivo: Observar as células epidérmicas comuns (Cc) e os estômatos (células especializadas nas trocas gasosas, Et). Notar paredes celulares retas das células epidérmicas comuns.

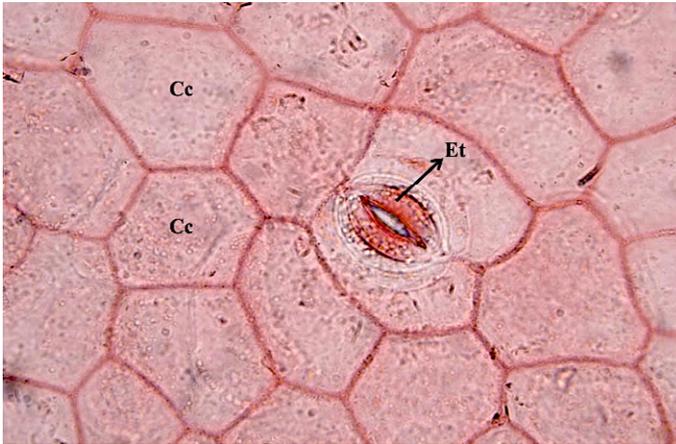


FIGURA 14: Vista frontal da epiderme da folha de *Pereskia bahiensis* (Cactaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 6B, *Capítulo 4*).

FONTE: a autora.

TRICOMA TECTOR (NÃO-GLANDULAR)

Objetivo: Observar a epiderme unisseriada (Ep) apresentando célula especializada denominada de tricoma (Tr), que neste caso é do tipo tector.

Es-Esclereides; Pa-Parênquima.

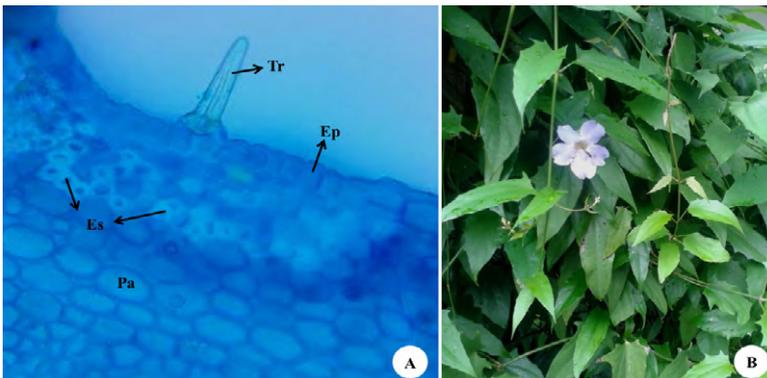


FIGURA 15: A. Corte transversal do caule de *Thunbergia* sp. B. *Thunbergia* sp., Acanthaceae, Eudicotiledônea.

FONTE: a autora.

TRICOMA GLANDULAR

Objetivo: Observar um tricoma glandular (Tg) e ainda um canal secretor (Cs) contendo substâncias fenólicas coradas com cloreto de ferro III.



FIGURA 16: A. Corte transversal da folha da catingueira (*Poincianella bracteosa*). B. Catingueira, *Poincianella bracteosa*, Fabaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

PÊLO RADICULAR OU ABSORVENTE

Objetivo: Observar os pelos absorventes (Pe) na epiderme. Pa-Parênquima cortical; Sv-Sistema vascular.

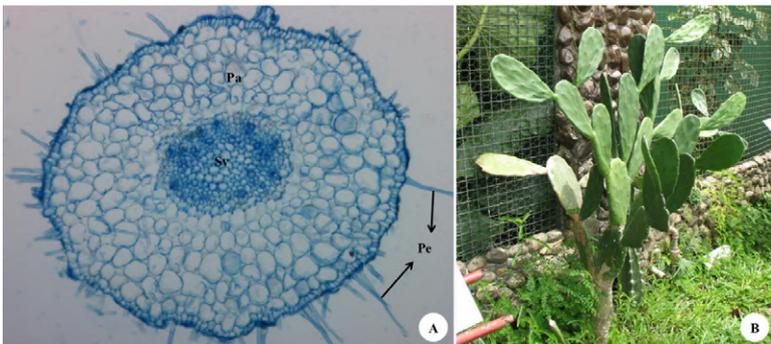


FIGURA 17: A. Corte transversal da raiz adventícia primária de *Nopalea* sp. B. *Nopalea* sp., Cactaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

VELAME

Objetivo: Observar a epiderme multisseriada denominada de velame (Vl).

Pa-Parênquima; Sv-Sistema vascular; Setas-Micorrizas (associação com fungos).

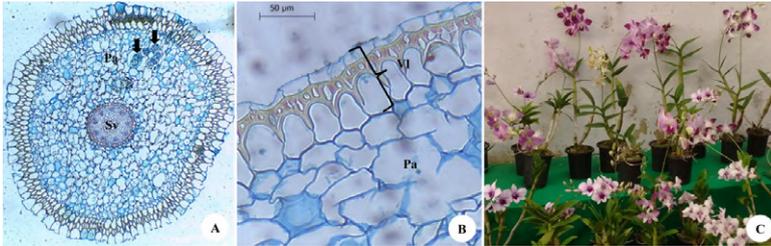


FIGURA 18: A-B. Cortes transversais da raiz de uma espécie de orquídea. C. Orquidaceae, Monocotiledônea

FONTE: a autora.

PERIDERME

Objetivo: Observar a periderme (Pd), popularmente conhecida como casca, que consiste no sistema de revestimento secundário de alguns órgãos vegetais de muitas plantas.

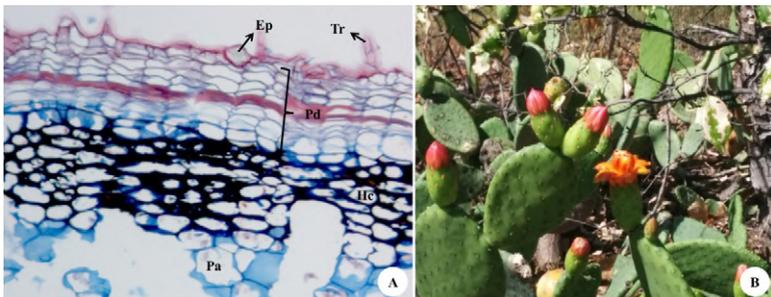


FIGURA 19: A. Corte transversal do caule de *Tacinga inamoena*, em crescimento secundário. B. *Tacinga inamoena*, Cactaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Folha de uma planta qualquer (angiosperma)

Procedimentos

- Realizar cortes paradérmicos de ambos os lados da folha;
- Transferi-los para um vidro de relógio com hipoclorito de sódio 50% (água sanitária) para descolori-los;
- Lavar em água destilada até a completa remoção da água sanitária;
- Corar com safranina (3-5 min.);
- Montar sobre lâmina e lamínula com glicerina 50%;
- Observar ao microscópio.

Objetivo

- Comparar ambos os lados (faces) da folha e identificar os morfotipos de células epidérmicas encontradas na respectiva folha;
- A folha que você cortou é de uma eudicotiledônea ou monocotiledônea? Justifique.

A partir das observações das lâminas feitas responder às seguintes questões:

- Que tipo de tecido de revestimento foi observado na folha?
- Porque a folha que você cortou apresenta este tipo de tecido de revestimento?
- Em que face (lado) da folha foram observados os estômatos da folha que você e seu grupo analisou? Porque você acha que eles apresentam essa distribuição?

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Quais são os tecidos de revestimento e qual a principal diferença entre eles? Em que fase do desenvolvimento vegetal cada um desses tecidos pode ser encontrado, respectivamente?
- 02) Quais os dois tipos principais de células presentes na epiderme?
- 03) Cite pelo menos três tipos de especializações das células da epiderme e mencione suas principais funções. Esquematize-as.



SISTEMA FUNDAMENTAL

Armazenamento, sustentação e fotossíntese

O *sistema fundamental* se origina a partir do meristema fundamental durante o desenvolvimento do corpo primário da planta a partir dos meristemas apicais (Figuras 11A e 12A, *Capítulo 5*) e produz o parênquima, o colênquima e o esclerênquima, três tecidos simples que desempenham principalmente as funções de preenchimento e sustentação.

O *parênquima* (Figura 20A) é o tecido mais comumente distribuído no interior da planta, ocorrendo em todos os órgãos vegetais. As células parenquimáticas são capazes de se diferenciar em qualquer outro tipo celular, conferindo a chamada *totipotência*. Os tipos principais de parênquima são: fundamental, clorofiliano ou clorênquima, armazenador ou de reserva, incluindo o aerênquima. Vale salientar que o tecido parenquimático também está presente nos tecidos vasculares como o axial e o de transporte, e tem origem ontogenética diferente daquela do meristema fundamental, mas a partir do procâmbio ou câmbio vascular, neste último caso quando em crescimento secundário.

O parênquima de preenchimento está distribuído pelo córtex, medula de raízes e caules, bem como na nervura principal das folhas (Figura 20).

O parênquima clorofiliano ou clorênquima ocorre em partes fotossintetizantes como folhas e alguns caules verdes, que apresentam grande quantidade de cloroplastos (Figuras 44, 45A, *Capítulo 10*). O parênquima clorofiliano pode ser: paliçádico – presente no mesofilo das folhas cujas células têm formato retangular; esponjoso ou lacunoso – também presente no mesofilo das folhas, com células em geral isodiamétricas, braciforme – típico de Bromeliaceae e Cyperaceae, em que as células apresentam prolongamentos de suas paredes ou “braços”.

O parênquima armazenador ou de reserva tem a função principal de armazenar substâncias, podendo ser: amilífero – amido, ex. batata-inglesa (*Solanum tuberosum*, Solanaceae); aquífero – água, ex. Cactaceae, Bromeliaceae; aerênquima – ar, como em muitas plantas aquáticas, ex. *Nymphaea* sp., Nymphaeales (Figura 23A).

O *colênquima* é um tecido de sustentação constituído por células vivas que se caracterizam pela presença de espessamentos irregulares de parede primária e ausência de cloroplastos. Este tecido está presente em órgãos jovens da planta, geralmente na porção periférica adjacente à epiderme/hipoderme, disposto em conjuntos isolados de células ou sob a forma de um cilindro contínuo (Figuras 21, 29A – *Capítulo 8*).

Em porções mais velhas da planta, o colênquima pode se diferenciar em esclerênquima através da deposição de lignina. Diferentes tipos de espessamento podem ocorrer no colênquima, os quais determinam alguns tipos principais: *angular* – apresenta espessamentos de parede acentuados nos ângulos da célula; *lacunar* – com espessamentos de parede adjacentes aos espaços intercelulares; *lamelar* – espessamentos acentuados nas paredes tangenciais externas e internas.

Ao contrário do parênquima e do colênquima, as células do *esclerênquima* não mantêm o protoplasto vivo na maturidade funcional e apresentam paredes uniformemente espessadas, cuja natureza química inclui lignina e suberina (Figura 22A). As células esclerenquimáticas podem estar dispostas em conjuntos, ou formar um cilindro contínuo, bem como estarem isoladas e, em geral, estão presentes em frutos, sementes, caules e raízes. Dois tipos principais de células esclerenquimáticas podem ser descritas: (i) *esclereides* – em geral células curtas, com paredes secundárias muito espessas, lume extremamente reduzido e presença de numerosas pontoações e (ii) *fibras* que são alongadas, com extremidades afiladas e paredes espessadas. Vale lembrar que as fibras, assim como o parênquima, também

podem estar presentes nos tecidos vasculares, mas nesse caso têm origem ontogenética diferente – a partir do procâmbio ou do câmbio vascular, quando a planta se encontra em crescimento secundário.

As esclereídes podem apresentar diferentes morfotipos como: *braquiesclereídes* – isodiamétricas; *astroesclereídes* – forma de estrela (Figura 22A), presente em muitas plantas aquáticas como *Nymphaeae* sp. (Nymphaeales); *osteoesclereídes* – forma de “osso”; *macroesclereídes* – células colunares presentes em muitas sementes; *tricoesclereídes* – semelhante a tricomas. Estas células geralmente se diferenciam a partir de células parenquimáticas comuns.

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Sistema fundamental: armazenamento, sustentação e fotossíntese

PARÊNQUIMA FUNDAMENTAL

Objetivo: Observar o parênquima cortical (Pa). Notar ainda a epiderme unisseriada (Ep), bem como idioblastos (Id).

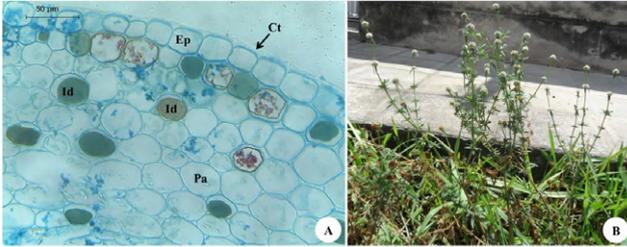


FIGURA 20: A. Corte transversal do caule da vassourinha de botão (*Spermacoce verticillata*). B. Vassourinha de botão, *Spermacoce verticillata*, Rubiaceae, Eudicotiledônea
FONTE: a autora.

COLÊNQUIMA ANGULAR

Objetivo: Observar o colênquima angular (Co). Notar ainda o sistema de revestimento em transição cuja epiderme unisseriada (Ep) está sendo substituída pela periderme (Pe).

Ct-Cutícula; Dr-Drusa; Ff-Felôgênio+feloderme; Sb-Súber.

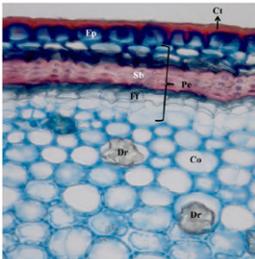


FIGURA 21: Corte transversal do caule jovem de *Pereskia* sp. (Cactaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 6B, *Capítulo 4*)
FONTE: a autora.

ASTROESCLEREÍDE

Objetivo: Observar esclereídes do tipo astroesclereídes (As), células com parede secundária.
Ar-Aerênquima.



FIGURA 22: A. Corte transversal da folha de *Nymphaea* sp. B. *Nymphaea* sp. Nymphaeaceae
FONTE: a autora.

AERÊNQUIMA

Objetivo: Observar o parênquima do tipo aerênquima (cavidades de ar).
Fv-Feixes vasculares.



FIGURA 23: A. Corte transversal da folha de *Nymphaea* sp. B. *Nymphaea* sp. Nymphaeaceae
FONTE: a autora.

ENDODERME MERISTEMÁTICA E PARÊNQUIMA FUNDAMENTAL

Objetivo: Observar a endoderme meristemática (Em).
Pa-Parênquima; Sv-Sistema vascular.

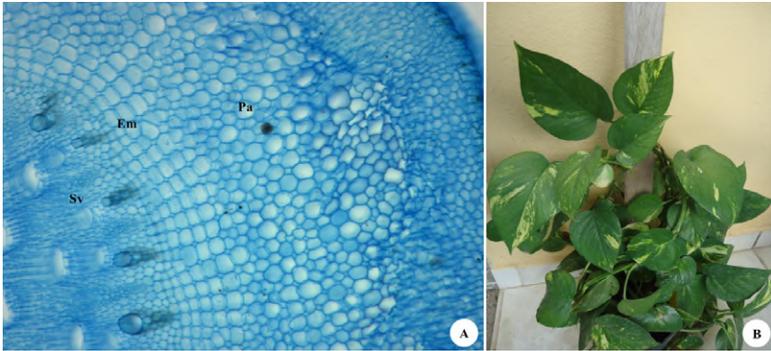


FIGURA 24: A. Corte transversal da raiz da jiboia (*Scindapsus* sp.). B. Jiboia, *Scindapsus* sp., Araceae, Monocotiledônea

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Corte transversal do caule de uma angiosperma

Procedimentos

- Fazer cortes transversais com auxílio de giletes;
- Transferi-los para um vidro de relógio contendo água destilada;
- Selecionar os melhores cortes (i.e. os mais claros e, consequentemente, os mais finos) com auxílio de pincel;
- Com auxílio de uma pipeta Pasteur, remover a água destilada e substituí-la por água sanitária 50% deixando agir por 3-5min.;
- Lavar os cortes com água destilada 3-5x;
- Corar com safrablau;
- Transferir os cortes para uma lâmina histológica com glicerina 50% (1-2 gotas) e em seguida colocar a lamínula;
- Observar com o microscópio.

Objetivo

- Fazer um desenho esquemático destacando os tecidos fundamentais identificados no respectivo corte.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Quais os tecidos fundamentais ou de preenchimento e quais as principais diferenças entre eles?
- 02) Cite e diferencie os tipos de parênquima.
- 03) O que o colênquima e o esclerênquima têm em comum?
- 04) Que tipo(s) de tecido(s) fundamental(is) você espera encontrar em uma planta: (i) Xerófita; (ii) Hidrófita?
- 05) Qual(is) o(s) principal(is) tecido(s) presente(s) em uma planta aquática?



SISTEMA VASCULAR

Absorção e condução de água e nutrientes

O sistema vascular constitui uma das principais novidades evolutivas das plantas e que tiveram um papel crucial na conquista do ambiente terrestre, cuja função principal era absorver água e solutos do solo e distribuí-los pelo interior do corpo vegetal, estando constituídos por um eficiente sistema formado pelos tecidos condutores xilema e floema. Esse sistema surgiu nas Lycophyta (antigas “pteridófitas”), e se manteve também em gimnospermas e angiospermas caracterizando as *traqueófitas* – plantas vasculares.

A camada mais externa do sistema vascular é o *periciclo*, estando presente em raízes, caules e folhas, podendo ser unisseriado ou multisseriado, parenquimático ou fibroso, contínuo ou descontínuo, formado por um conjunto de células dispersas pelo sistema vascular. Este tecido é responsável pela formação de parte do câmbio vascular (ver *Capítulo 12*) e de raízes laterais. Em gimnospermas o tecido mais externo ao sistema vascular consiste no *tecido de transfusão* que é em geral multisseriado e parenquimático, estando constituído pelas *traqueídes de transfusão*.

O xilema e o floema são tecidos complexos e têm origem ontogenética a partir do *procâmbio* durante o desenvolvimento inicial do corpo da planta pela atividade dos meristemas apicais e do câmbio vascular – quando o órgão apresenta crescimento secundário

(Figuras 11A, 12A, ver *Capítulo 5*). O procâmbio constitui um tecido meristemático primário, que origina os tecidos vasculares primários, cujas células podem se dividir em vários planos (anticlinal, periclinal e transversal), caracterizando-se basicamente pela forma alongada quando em vista longitudinal e pela coloração citoplasmática densa quando comparadas às demais células. Quando o órgão apresenta crescimento secundário, o procâmbio juntamente com o periciclo se diferenciam no *câmbio vascular* que produz dois tipos de iniciais: fusiformes e radiais. As *iniciais fusiformes* são células alongadas e dão origem aos elementos condutores, parênquima e fibras, que compõem o *sistema axial*, enquanto as *iniciais radiais* são células curtas, isodiamétricas e formam os raios que constituem o *sistema radial*. As células radiais, geralmente, consistem de células parenquimáticas, que no xilema usualmente tornam-se lignificadas (ver *Capítulo 12*). A atividade cambial é controlada essencialmente pelo gene *ARBORKNOX1* (GOOVER et al., 2006).

O *floema* (Figuras 25-31, 34) é responsável pela condução de substâncias orgânicas e inorgânicas em solução, tais como: água, carboidratos, substâncias nitrogenadas, lipídeos, ácidos orgânicos, hormônios, vitaminas, íons inorgânicos, etc. Os estágios de maturação do floema primário incluem: *protofloema*, que se desenvolve primeiro, e *metafloema* que surge posteriormente. O floema secundário está constituído por elementos condutores (elementos de tubo crivado e células crivadas), bem como por células companheiras, células de Strasburger ou albuminosas, células parenquimáticas e fibras. As células crivadas estão presentes nas gimnospermas sendo análogas aos elementos de tubo crivado das angiospermas, enquanto as células de Strasburger, ou albuminosas, que são células parenquimáticas especializadas análogas às células companheiras do floema das angiospermas. Do ponto de vista evolutivo, os elementos de tubo crivado bem como as células companheiras são considerados mais derivados em relação às células crivadas e às células de Strasburger ou albuminosas.

As células crivadas e os elementos de tubo crivados se caracterizam pela presença das *áreas crivadas* nas paredes laterais que permitem o contato entre as células vizinhas. Apenas nos elementos crivados *placas crivadas* estão presentes nas porções terminais da célula (Figuras 25-31, 34).

O elemento de tubo crivado e a célula companheira têm a mesma ontogenética a partir de uma mesma inicial. No processo de diferenciação, a precursora desses dois elementos sofre uma divisão

mitótica desigual/assimétrica, seguida pela formação da placa crivada (apenas no elemento de tubo crivado) e eliminação do protoplasto da célula. Ao final, o elemento de tubo crivado perde o protoplasto na maturidade funcional. Ao contrário do elemento de tubo crivado e da célula companheira, as células crivadas e de Strasburger têm origem a partir de células distintas.

O *xilema* é o tecido responsável pela condução de água e nutrientes inorgânicos, além de desempenhar importante papel no armazenamento e sustentação (Figuras 25-34). Além disso, devido à presença de elementos predominantemente lignificados, o xilema é mais conspícuo que o floema se apresentando conservado nos registros fósseis. Os estágios de maturação do xilema primário incluem: *protoxilema*, que se desenvolve primeiro, e *metaxilema*, que surge posteriormente. O xilema secundário está constituído pelos elementos condutores ou traqueais (elementos de vaso e traqueídes), além de fibras e células parenquimáticas (Figura 25-34). O xilema das gimnospermas é formado essencialmente pelas traqueídes vasculares, sendo análogas aos elementos de vaso das angiospermas (Figura 33). No xilema as tendências evolutivas apontam que os elementos de vaso são mais derivados em relação às traqueídes.

Do ponto de vista estrutural, os elementos do protoxilema apresentam espessamentos anelares e helicoidais, enquanto que os elementos do metaxilema e do xilema secundário se caracterizam pela presença de parede essencialmente lignificada, exceto na região das pontuações (Figuras 32, 33). Isto acontece porque os elementos do protoxilema são encontrados em órgãos que ainda estão em crescimento primário em comprimento (alongamento) e a estrutura dessas células favorece este crescimento, ao contrário dos elementos do metaxilema e do xilema secundário, que se desenvolvem em órgãos nos quais o crescimento em comprimento já cessou, desempenhando função primordial de condução e sustentação. As pontuações podem ser de diferentes tipos, e isto representa um caráter bastante utilizado em estudos taxonômicos.

A principal característica dos elementos de vaso é a *placa de perfuração* na porção terminal da célula, sendo a diferença fundamental entre estas células e as traqueídes (Figura 32). Esta placa pode apresentar diferentes tipos (simples, múltipla, etc.) e posições (transversal, oblíqua, etc.), constituindo importantes caracteres taxonômicos e filogenéticos. As etapas de diferenciação de um elemento de vaso envolvem deposição de parede secundária, formação da placa de perfuração e eliminação do protoplasto. Ao contrário dos

elementos de vaso, nas traqueídes não há eliminação do protoplasto na maturidade funcional, de modo que elas permanecem vivas. O processo de formação dos elementos traqueais constitui um clássico exemplo de morte celular programada em plantas, o que pode diferir em muitos aspectos da morte celular por apoptose que ocorre nas células animais (FUKUDA, 2000).

As *fibras* xilemáticas (Figura 32A) têm função principal de armazenamento e sustentação, sendo células alongadas, com parede secundária espessada, geralmente lignificada, apresentando pontoações laterais simples (fibras libriformes) ou areoladas (nas fibrotraqueídes). Estas fibras podem ainda apresentar septos, sendo denominadas de fibras septadas.

Tanto no xilema como no floema dos sistemas axial e radial as *células parenquimáticas* são similares àsquelas observadas em outros tecidos vegetais, podendo apresentar amido e cristais, bem como outras inclusões celulares. O parênquima axial pode ser classificado em: *paratraqueal* – quando associado aos vasos; ou *apotraqueal* – quando independente dos vasos. O parênquima paratraqueal pode ser classificado, ainda, em *vasicêntrico* – quando as células ao redor dos vasos apresentam formato *circular*; ou *aliforme* – parênquima com expansões laterais em volta dos vasos. O parênquima *apotraqueal* pode ser *escasso*, *difuso* ou se apresentarem *faixas*. Essas constituem algumas das características básicas utilizadas em estudos de dendrologia.

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Sistema vascular: absorção e condução de água e nutrientes

PROTOSTELO

Objetivo: Observar o estelo do tipo protostelo.

Ec-Estrias de Caspary; En-Endoderme com estrias de Caspary; Fl-Floema; Pa-Parênquima; XI-Xilema.

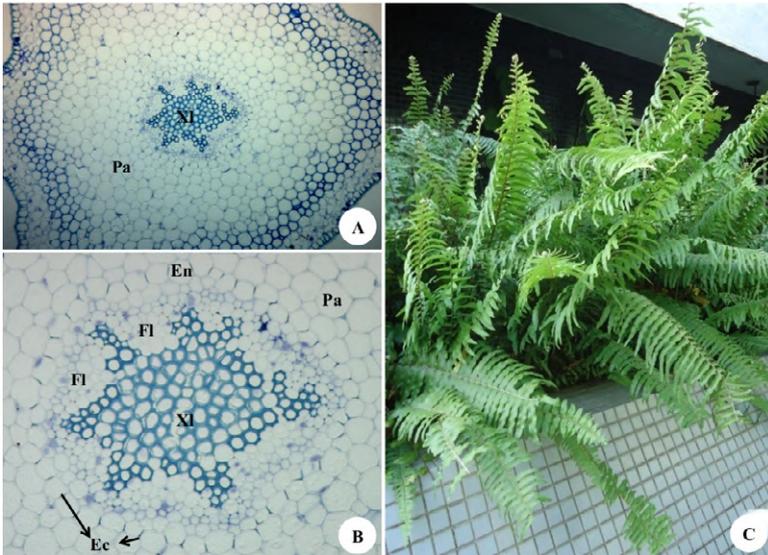


FIGURA 25: A-B. Cortes transversais do caule de uma samambaia (*Polypodium* sp.). C. Samambaia, *Polypodium* sp., Polypodiaceae, Monilophyta
FONTE: a autora.

SIFONOSTELO

Objetivo: Observar o estelo do tipo sifonostelo.

Ar-Aerênquima; En-Endoderme; Fl-Floema; Pm-Parênquima medular; XI-Xilema.

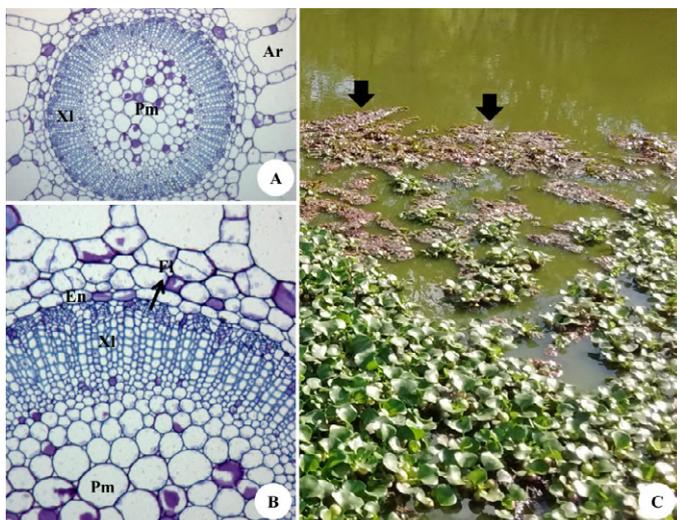


FIGURA 26: A-B. Cortes transversais do caule de *Ludwigia* sp. A. Aspecto geral. B. Detalhe. C. *Ludwigia* sp. (setas), Onagraceae, Eudicotiledônea
FONTE: a autora.

POLISTELO E MONOSTELOS

Objetivo: Observar o estelo do tipo polistelo contendo os monosteos (Mn) = feixes vasculares portando xilema e floema.

En-Endoderme; Ep-Epiderme; Es-Estômato; Fl-Floema; Pa-Parênquima; Pr-Periciclo; Xl-Xilema.

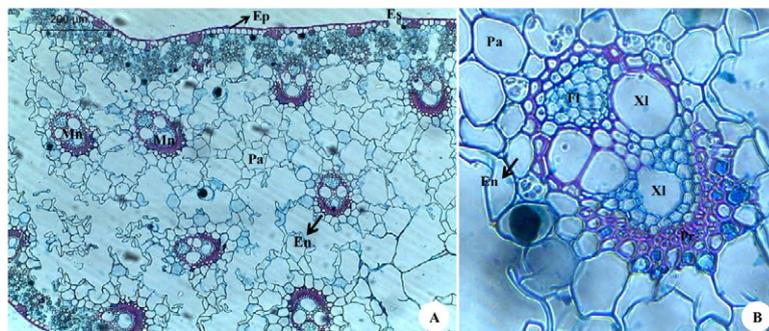


FIGURA 27: A-B. Cortes transversais do escapo floral de *Cyperus* sp. (Cyperaceae, Monocotiledônea, ver Figura 7B, *Capítulo 4*). A. Aspecto geral. B. Detalhe de um monostelo
FONTE: a autora.

ATACTOSTELO

Objetivo: Observar o estelo do tipo atactostelo.

En-Endoderme; Ep-Epiderme; Fv-Feixe vascular; Pa-Parênquima; Pc-Periciclo.

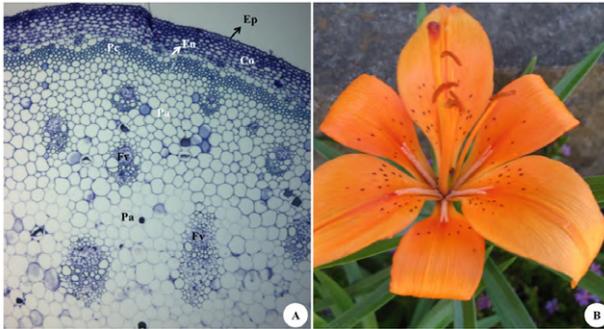


FIGURA 28: A. Corte transversal do caule de *Hemerocallis* sp. B. Lírio, *Hemerocallis* sp., Liliaceae, Monocotiledônea

FONTE: a autora.

EUSTELO

Objetivo: Observar o estelo do tipo eustelo.

Ep-Epiderme; Co-Colênquima angular; Fv-Feixe vascular; Pa-Parênquima.

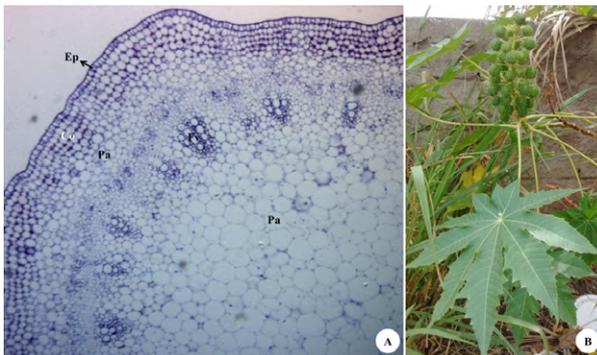


FIGURA 29: A. Corte transversal do caule jovem (estrutura ou crescimento primário) da mamona (*Ricinus communis*). B. Mamona, *Ricinus communis*, Euphorbiaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

CRESCIMENTO SECUNDÁRIO - CÂMBIO VASCULAR

Objetivo: Observar o câmbio vascular/ zona cambial (câmbio fascicular e interfascicular), que marca o início do crescimento secundário. O câmbio produz o cilindro vascular que compreende os raios (células radiais) e as porções de sistema axial (células condutoras).

Co-Colênquima angular; Cv-Câmbio vascular; Fl-Floema; Xl-Xilema; Pa-Parênquima; Pc-Periciclo.

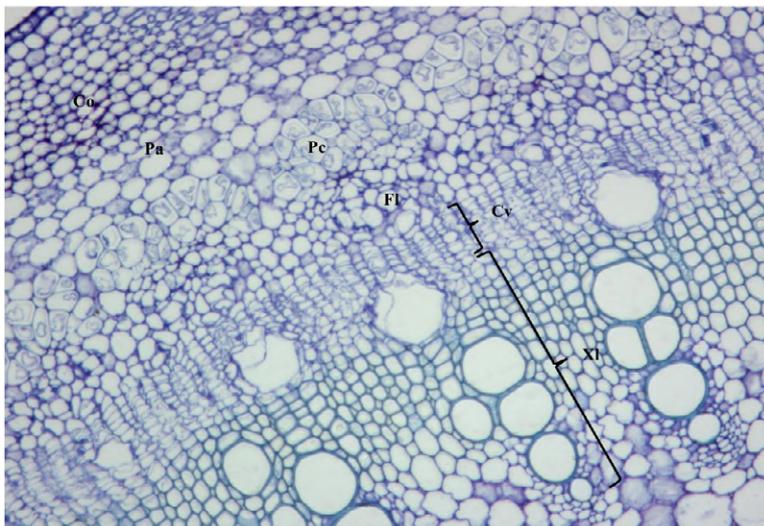


FIGURA 30: Corte transversal do caule secundário de *Ricinus communis*, (Euphorbiaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 29B)

FONTE: a autora.

CÉLULAS DO FLOEMA

Objetivo: Observar as células condutoras do floema: elementos de tubo crivado (Et) e células companheiras (Cc).

Fl-Floema; Xl-Xilema.

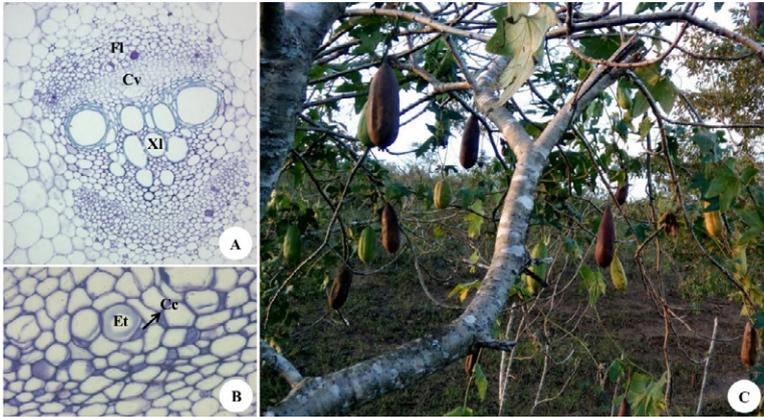


FIGURA 31: A-B. Cortes transversais do caule da bucha vegetal, uma Curcubitaceae. C. Bucha vegetal, *Cucurbita* sp., Cucurbitaceae, Eudicotildônea
FONTE: a autora.

ELEMENTO DE VASO – XILEMA

Objetivo: Observar células xilêmáticas contendo parede secundária (lignina). Fb-Fibra; Ev-Elemento de vaso.

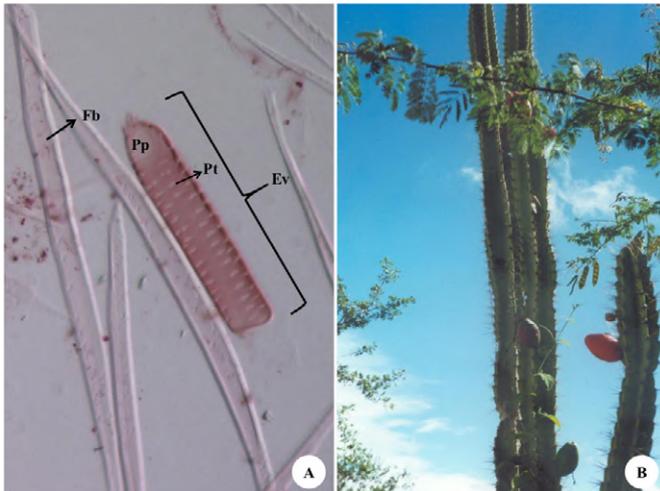


FIGURA 32: A. Células dissociadas do xilema secundário do caule de *Cereus jamaicaru*. B. Mandacaru, *Cereus jamaicaru*, Cactaceae, Eudicotiledônea
FONTE: a autora.

TRAQUEÍDES – XILEMA

Objetivo: Observar as traqueídes (células condutoras) com pontoações (seta) na parede secundária (lignina).



FIGURA 33: A. Corte longitudinal do caule de um pinheiro (*Pinus* sp.). B. Pinheiro, *Pinus* sp., Pinaceae, Gimnosperma
FONTE: a autora.

TIPOS DE FEIXES VASCULARES

Objetivo: A. Observar o feixe vascular do tipo colateral em *Pereskia bahiensis* (ver Figura 4.6B, *Capítulo 4*); B. Observar o feixe biclateral em *Curcubita* sp. (ver Figura 31C, *Capítulo 8*); C. Observar feixe anficribral em *Acrostichum* sp., uma Monilophyta.
FI-Floema; XI-Xilema.

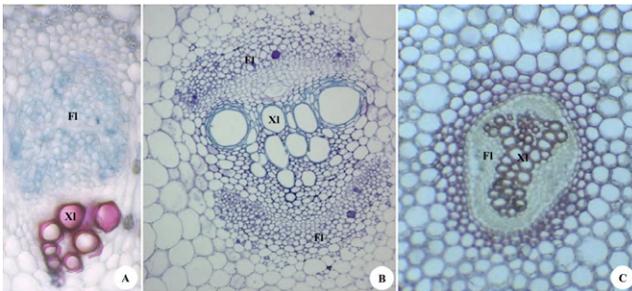


FIGURA 34: A-C. Cortes transversais de diferentes órgãos vegetais de diversas espécies vegetais
FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Raiz e caule jovem de uma angiosperma

Procedimentos

- Fazer cortes transversais finos e colocar em um vidro de relógio com água sanitária por 5min;
- Lavar os cortes com água destilada (3-5x);
- Corar com safrablau (3-5min);
- Montar os cortes sobre lâmina com glicerina 50% e colocar a lamínula;
- Vedar com esmalte;
- Observar com o microscópio óptico.

Objetivo

- Identificar o tipo de estelo e grupo vegetal no qual pode ser encontrado. Fazer um desenho do tipo de estelo observado.

Material 2. Uma rosa (Asteraceae, Eudicotiledônea)

Procedimentos

- Corta o pedúnculo da rosa;
- Colocá-la em um recipiente (preferencialmente transparente) contendo algumas gotas de anilina;
- Aguardar aproximadamente 1h;
- Observar.

Objetivo

- Descrever o que ocorreu com a rosa e justificar.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Quais são os tecidos vasculares?
- 02) Quais os principais tipos de células condutoras do xilema e floema e quais são as principais tendências evolutivas das mesmas? Esquematize-as mostrando suas principais diferenças morfológicas.
- 03) Defina periciclo e indique suas principais funções.
- 04) Defina estelo. Cite e esquematize seus tipos principais.



ESTRUTURAS SECRETORAS

Produção e liberação de substâncias

Assim como os animais, as plantas também secretam uma série de substâncias através de estruturas especializadas para tal função – as estruturas secretoras. O processo de secreção consiste em um complexo fenômeno de separação de substâncias do protoplasto ou seu isolamento em partes desse protoplasto (ex. nos vacúolos). As substâncias produzidas durante o processo de secreção incluem: íons removidos sob a forma de sais, assimilados e eliminados como açúcares, componentes da parede celular, produtos do metabolismo secundário sem importância fisiológica (parcial ou totalmente), como taninos, alcalóides, óleos minerais, resinas, cristais, etc. Outras substâncias secretadas são indispensáveis ao metabolismo e desenvolvimento vegetal como os hormônios e enzimas. Os produtos de secreção podem estar envolvidos com a sobrevivência atuando como componentes estruturais, armazenamento de reservas, proteção contra herbivoria, patógenos e excessiva incidência solar, além de apresentarem grande importância na indústria como componentes de biofármacos, inseticidas e repelentes.

A forma como estas substâncias é secretada pode ser bastante variável, sendo os principais métodos de secreção: *granulócrica* – que ocorre por fusão de vesículas com a membrana plasmática (exocitose); *ecrina* (ou *merócrica*) – passagem direta (passiva) de íons pela

membrana; *holócrina* – secreção de substâncias associada à lise (degeneração) das células secretoras.

As estruturas secretoras nas plantas podem ser classificadas em dois grandes grupos: estruturas secretoras externas e internas. As estruturas externas estão presentes na superfície dos órgãos, enquanto que as internas estão presentes no interior dos órgãos – nos tecidos vegetais.

Algumas das principais *estruturas secretoras externas* são: tricomas glandulares, glândulas de sal, coleteres, hidatódios, hidropótios, nectários, osmóforos. Os *tricomas glandulares* estão especialmente envolvidos com a proteção, podendo ser *captados* ou *peltados* (Figuras 15A, 16A, *Capítulo 6*). Os *tricomas glandulares peltados* se caracterizam por apresentarem uma célula basal, uma curta haste (1-poucas células com paredes laterais cutinizadas) e uma ampla cabeça (4-18 células formando 1-2 anéis concêntricos). Já o tipo *captado* apresenta uma célula basal, uma haste alongada (1-muitas células) e uma cabeça oval-esférica (1-4 células). As plantas carnívoras apresentam tricomas glandulares especiais que secretam, essencialmente, enzimas responsáveis pela digestão de insetos capturados por essas plantas para obtenção do nitrogênio necessário para seus processos metabólicos. Outro tipo de tricoma glandular é o *tricoma urticante* (Urticaceae, Euphorbiaceae), envolvido com a proteção. Este tipo de tricoma apresenta uma base multicelular secretora e uma célula apical alongada que se rompe (quando tocada) na porção apical secretando uma mistura de histamina, acetilcolina e serotonina que é altamente irritante à pele. O mecanismo de secreção envolve o acúmulo da secreção na base que posteriormente é transferida para a célula apical, que se rompe quando tocada.

Uma das principais características adaptativas das plantas halófitas, que vivem em locais com elevada salinidade, como restinga e mangue, a exemplo da *Avicennia* sp. (Acanthaceae) e *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), são as *glândulas de sal* que atuam no balanço de sais no interior da planta. Essas glândulas consistem de um pedúnculo ou haste e de uma à várias células apicais maiores. Estas glândulas podem apresentar diferentes formas de secreção, podendo eliminar o sal diretamente sob a superfície do órgão através de canálculos presentes na célula apical ou podem acumulá-lo na célula apical, que posteriormente se rompe liberando o conteúdo na superfície do órgão.

Os *coleteres* são tricomas da epiderme ou subepiderme que secretam uma substância colante e se caracterizam por apresentar um eixo central multisseriado não-secretor envolto por células

epidérmicas secretoras. Os coleteres podem apresentar diferentes arranjos, estando presentes em órgãos jovens, e podendo estar envolvidos com a proteção de órgãos em desenvolvimento.

Os *hidatódios* são responsáveis pela eliminação (passiva) de água no estado líquido pelo processo denominado de *gutação*. Essas estruturas se formam a partir da modificação de partes foliares, e sua estrutura consiste de poros – estômatos que perderam a capacidade de abertura e fechamento – e epitema – tecido secretor que está sempre associado ao sistema vascular da folha, bainha –, que circunda todo o hidatódio. Alguns grupos de plantas podem apresentar ainda os *tricomas-hidatódios*, que têm função semelhante aos hidatódios, mas sua estrutura é diferente, sendo os tricomas epidérmicos que secretam água e íons de forma ativa.

Os *hidropótios* são observados especialmente na face abaxial de folhas de plantas aquáticas (ex. *Nymphaea* sp., Nymphaeaceae, Nymphaeales) e têm função de promover o balanço de água e sais minerais. Em secção transversal, um hidropótio consiste de uma célula do pé, uma célula lentiforme (central) envolta por uma célula em forma de taça e uma base (Figura 35). O mecanismo de secreção dessas estruturas ainda é pouco compreendido.

Os *nectários* e os *osmóforos* estão envolvidos com uma das mais importantes etapas do ciclo de vida das plantas (especialmente as angiospermas): a polinização, além de favorecer o estabelecimento de relações simbióticas como forma de proteção. Os nectários florais podem estar diretamente relacionados com a polinização, e os extraflorais que atuam na proteção, ocupando as mais variadas localizações no corpo da planta. Essas estruturas secretam (a partir do floema) o néctar, um fluido com elevado teor de açúcares, sacarose, glicose e frutose. Os *nectários* florais ocorrem em famílias como Malvaceae, Solanaceae e Myrtaceae e sua estrutura inclui uma epiderme constituída por tricomas uni ou multicelulares, uni ou multisseriados glandulares secretores. Outros ainda podem apresentar uma epiderme unisseriada com estômatos modificados associados a um tecido secretor interno, multisseriado intimamente relacionado ao floema.

Um dos clássicos exemplos de nectários extraflorais envolve os grandes espinhos de *Acacia* sp. (Fabaceae) e formigas, em que a planta fornece energia e abrigo para as formigas, enquanto estas protegem a planta de patógenos. Os nectários extraflorais podem ser uni ou multicelulares e os métodos de secreção podem ser glanulócrino ou écrino.

Os *osmóforos* são glândulas especiais que ocorrem em geral no perianto da flor e são responsáveis pela produção de fragrâncias que usualmente consistem em uma mistura de terpenóides e compostos aromáticos voláteis. Estas fragrâncias têm o poder de atrair polinizadores, bem como afastar herbívoros. Os *osmóforos* são comumente observados em Asclepiadaceae, Solanaceae, Arecaceae, Orchidaceae, etc. A estrutura dos *osmóforos* consistem uma epiderme secretora e células ricas em amiloplastos, cujos métodos de secreção podem ser granulócrico ou écrino.

As *estruturas secretoras internas* ocorrem no interior do órgão e podem ser: células, idioblastos, cavidades/ductos secretores. As células podem secretar uma série de substâncias tais como óleo, mucilagem, resinas, taninos, cristais, etc. As *células oleíferas* são muito comuns em Rutaceae e Lauraceae e consistem em uma parede primária externa, uma camada de suberina imediatamente interna a esta, uma cavidade oleífera na qual a secreção é armazenada e a cúpula pela qual a secreção é depositada no interior do vacúolo. A *mucilagem* é um polissacarídeo que é depositado entre o protoplasto e a parede celulósica suprimindo o lume celular (Figura 36A). Nestas células podem ainda ser armazenados cristais (ráfides ou drusas) juntamente com a mucilagem. As células de mucilagem são muito comuns em Cactaceae, Malvaceae, Lauraceae, etc.

Os *idioblastos* são células que se diferenciam das demais em aspecto e tamanho, podendo secretar taninos, cristais, etc. Os cristais (ver Figura 8A-C, *Capítulo 4*; Figuras 20A, 21, *Capítulo 7*) presentes nos idioblastos podem ser drusas ou ráfides compostos por oxalato de cálcio, carbonato de cálcio ou sílica. O *litocisto* é uma célula que se caracteriza pela presença de um amplo cristal (cistólito) adjacente à epiderme. O tanino é um composto fenólico resultante do metabólito secundário que atua como mecanismo de defesa sendo muito comum em famílias como Myrtaceae, Fabaceae, Ericaceae, Rosaceae, etc.

As *células de mirosina* são observadas em Capparidaceae e Brassicaceae e secretam a enzima mirosinase que é capaz de decompor tioglucosídeos em glucose e em isocianatos (gás mostarda), compostos altamente tóxicos sendo importantes em interações planta-animal.

As *cavidades* ou *ductos (canais) secretores* são estruturas multicelulares que podem se formar por três processos básicos: *esquizógeno* – por afastamento de células; *lisígeno* – por dissolução (autólise) celular; *esquizolisígeno* – por afastamento e dissolução de

células. As cavidades são mais curtas que os ductos, cuja estrutura é representada por um epitélio juntamente com o lume celular. As principais secreções destas estruturas consistem em terpenóides e carboidratos. Alguns dos principais exemplos dessas estruturas são os ductos secretores de resinas em *Pinus* sp., gimnosperma e as cavidades oleíferas de *Citrus* sp., Rutaceae (Figuras 36A e 37A).

As “*kino veins*” são um tipo pouco comum de estrutura secretora, sendo descritas em espécies de *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae), que podem surgir em resposta a estresse ou injúrias. Estas estruturas têm esse nome pela semelhança com um fruto africano, o “pepino africano” (*Cucumis metuliferus*, Cucurbitaceae). As “*kino veins*” apresentam processo holócrino de secreção, produzindo um conteúdo rico em polifenóis e taninos. Estas estruturas se caracterizam pela presença de uma espécie de “câmbio periférico” que envolve a porção central (canal) da estrutura.

A seringueira (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae) é uma das mais conhecidas espécies produtoras de látex (borracha natural), um composto rico em terpenos, carboidratos, sais, esteróis, gorduras, polisacarídeos, etc., com função principal de defesa e armazenamento, sendo amplamente utilizada pela indústria e comércio. O látex é produzido por cavidades ou ductos secretores denominados de *laticíferos* que são muito comuns nas Euphorbiaceae, podendo ser classificados quanto à (Figura 38): 1. *Origem*: 1.1. Simples – formado por uma única célula; 1.2. Compostos – formados por várias células conectadas; 2. *Estrutura geral*: 2.1. Articulados (compostos); 2.1.1. Anastomosados; 2.1.2. Não-anastomosados; 2.2. Não-articulados (simples); 2.2.1. Ramificados; 2.2.2. Não-ramificados.

Além do papel fundamental no metabolismo vegetal atuando na eliminação de substâncias, as estruturas secretoras constituem um caráter bastante utilizado em estudos taxonômicos.

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Estruturas secretoras: produção e liberação de substâncias

HIDROPÓTIO

Objetivo: Observar o hidropótio (Hd), uma estrutura secretora externa, presente na face abaxial (ou inferior) da epiderme.
Ab-Epiderme abaxial ou inferior; Ar-Aerênquima; Fv-Feixe vascular.

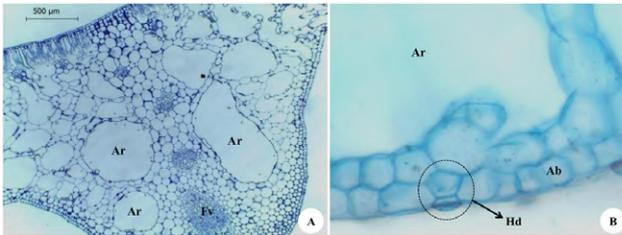


FIGURA 35: A-B. Cortes transversais da folha de *Nymphaea* sp. (Nymphaeaceae, ver Figuras 22B e 23B, *Capítulo 7*)
FONTE: a autora.

CANAIS E CÉLULAS DE MUCILAGEM

Objetivo: Observar um amplo canal (Cn) e células secretoras (Ce) de mucilagem dispersas pelo parênquima e associadas ao floema, estruturas secretoras internas.
Fl-Floema; Pa-Parênquima; XI-Xilema.



FIGURA 36: A. Corte transversal do cladódio de *Opuntia monacantha*. B. *Opuntia monacantha*, Cactaceae, Eudicotiledônea
FONTE: a autora.

CANAL SECRETOR

Objetivo: Observar um canal secretor (Cs) de óleo essencial, uma estrutura secretora interna, adjacentes à epiderme.

Ab-Epiderme abaxial; Ad-Epiderme adaxial; Pl-Parênquima lacunoso; Pp-Parênquima paliçádico.

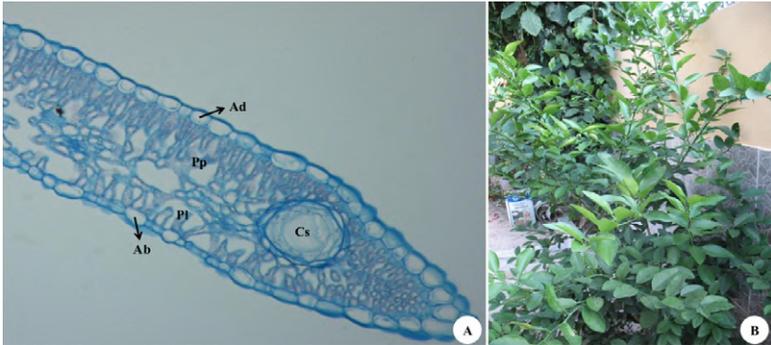


FIGURA 37: A. Corte transversal da folha de limão (*Citrus* sp.). B. Limoeiro, *Citrus* sp., Rutaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

LATICÍFEROS

Objetivo: Observar laticíferos (Lt) que são as estruturas produtoras de látex – estruturas secretoras internas.

Dr-Drusas; Ec-Epicarpo unisseridado; Ms-Mesocarpo parenquimático.

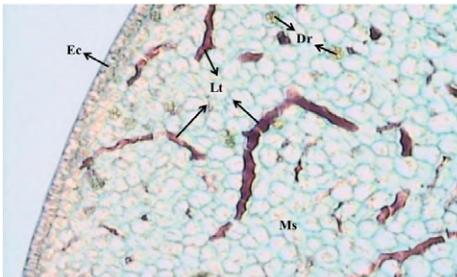


FIGURA 38: Corte transversal do fruto de uma espécie de Euphorbiaceae, Eudicotildônea (ver Figura 29B, *Capítulo 8*)

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Caule ou folha jovem de uma angiosperma

Procedimentos

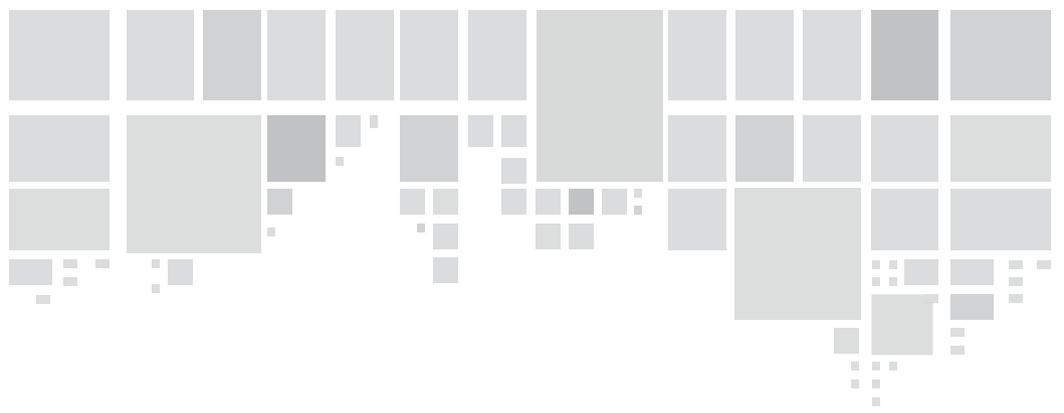
- Fazer cortes transversais finos e colocar em um vidro de relógio com água sanitária por 5min;
- Lavar os cortes com água destilada (3-5x);
- Corar com safrablau (3-5min);
- Montar os cortes sobre lâmina com glicerina 50% e colocar a lamínula;
- Vedar com esmalte;
- Observar com o microscópio óptico.

Objetivo

- Identificar e posicionar o(s) tipo(s) de estrutura(s)secretora(s) observada(s). Fazer um desenho do(s) tipo(s) de estrutura(s) secretora(s) observado(s).

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) O que é secreção e qual sua função?
- 02) Classifique as estruturas secretoras quanto à sua localização e cite exemplos.
- 03) Classifique as estruturas secretoras quanto ao número de células e cite exemplos.
- 04) Quais são as principais estruturas secretoras externas? Cite sua(s) função(ões).
- 05) Quais são as principais estruturas secretoras internas? Cite sua(s) função(ões).



ANATOMIA DOS ÓRGÃOS VEGETATIVOS

Fixação, transporte e fotossíntese

As primeiras plantas vasculares que se têm registro são as Rhyniophyta, plantas que, provavelmente, habitavam locais pantanosos e não apresentavam o corpo diferenciado em raiz, caule e folhas, órgãos que parecem ter surgido em resposta à conquista do ambiente terrestre para desempenhar importantes funções nas plantas nesse Novo Mundo. Os órgãos, bem como os tecidos e sistemas vegetais, são resultantes da atividade dos meristemas apicais e primários (protoderme, meristema fundamental e procâmbio) e em muitas plantas também dos secundários ou laterais: câmbio vascular e felogênio (Figuras 11A e 12B, *Capítulo 5*).

Do ponto de vista anatômico, os órgãos vegetativos podem ser diferenciados com base no posicionamento dos elementos do *protóxilema* em relação aos elementos do *metaxilema*. Os elementos do protoxilema são os primeiros elementos a serem produzidos no xilema primário quando o órgão ainda apresenta crescimento longitudinal (em comprimento/ alongamento), sendo seguidos pelos elementos do *metaxilema* que se diferenciam em órgãos que já cessaram o crescimento longitudinal. No floema primário os primeiros elementos produzidos são do *protofloema*, seguido pelos metaxilemáticos (ver *Capítulo 8*).

A organização do sistema vascular primário constitui o *estelo*, cujos limites são estabelecidos pelo *periciclo* e pela *endoderme* que envolve o floema e xilema (ver *Capítulo 8*). O periciclo pode ser uniseriado ou multiseriado, com células parenquimáticas ou lignificadas e contribui para a formação de raízes laterais e de parte do câmbio vascular durante o crescimento secundário. Os principais tipos de estelo são: *protostelo* – cilindro central sólido, ex. Monilophyta (“pteridófitas”) e em raízes em geral; *sifonostelo* – em que o sistema vascular forma um cilindro contínuo com a parte medular sendo preenchida por parênquima; *eustelo* – cilindro de feixes colaterais que circundam a medula e são resultantes da saída de folhas ou ramos, ex. eudicotiledôneas; *atactostelo* – feixes dispersos no tecido parenquimático envoltos por uma única epiderme e periciclo, ex. monocotiledôneas; *polistelo* – muitas vezes descrito como atactostelo, consiste de feixes dispersos pelo parênquima em que cada feixe está envolto por sua própria endoderme e periciclo, ex. monocotiledôneas. No polistelo cada feixe individualmente constitui um *monostelo*. O protostelo é considerando um caráter plesiomórfico em relação ao sifonostelo (ver *Capítulo 8*).

Os *feixes vasculares* que compõem os diferentes tipos de estelo podem ser colaterais – em que o floema está posicionado externo ao xilema; bicolaterais – que apresentam floema interno ao xilema e em contato com este tecido; anficrivais – o floema envolve o xilema; anfiavasais – o xilema envolve o floema (Figura 34, *Capítulo 8*).

As *raízes* fixam a planta ao solo, além de atuarem na absorção de água, bem como no armazenamento de reservas, podendo estar ausentes em espécies epífitas. Os principais sistemas radiculares são *pivotante* – apresentando uma raiz principal além de raízes laterais, ex. muitas eudicotiledôneas; ou *fasciculado* – em que a raiz principal se degenera sendo produzido um sistema de raízes adventícias, ex. muitas monocotiledôneas. Os tipos principais de raízes incluem: 1.raízes subterrâneas como as 1.1. tuberosas – armazenadoras, intumescida ex. beterraba (*Beta vulgaris*, Amaranthaceae); 2. raízes aéreas, podendo ser 2.1. de suporte e; 2.2. escora – que sustentam a planta, cujo tipo principal inclui as raízes tabulares (ex. *Ficus* sp., Moraceae); 2.3. respiratória (pneumatóforos) – geralmente se desenvolvem em plantas que habitam locais alagados (ex. mangue) e apresentam geotropismo negativo (ex. *Avicennia* sp., Acanthaceae); 2.4. grampiformes – atuando na fixação da planta em um suporte (ex. hera, *Hedera* sp., Araliaceae); 3. contráteis – capazes de contrações periódicas (ex. Cactaceae). As raízes podem ainda formar associações

simbióticas como micorrizas – associação com fungos; nódulos radiculares – associação simbiótica com bactérias (geralmente *Rhizobium*) fixadoras de N_2 (ex. muitas leguminosas, Fabaceae); ou não simbióticas como os haustórios – presentes em plantas parasitas que penetram na hospedeira para obtenção de nutrientes (ex. Loranthaceae). Algumas modificações radiculares incluem gavinhas que atuam da mesma forma que as caulinares e foliares (ex. Orchidaceae) para escalar um suporte. As raízes podem ainda estar modificadas em espinhos (ex. Arecaceae).

O desenvolvimento primário da raiz (*crecimento primário*) se dá pela atividade do meristema radicular que irá formar os meristemas primários (protoderme, meristema fundamental e procâmbio) e esses os tecidos e sistemas primários: epiderme, sistema fundamental e sistema vascular (Figura 11A, *Capítulo 5*).

Como em qualquer outro órgão vegetal, o sistema de revestimento primário da raiz está representado pela epiderme que pode apresentar *pêlos radiculares* que facilitam a absorção de água (Figura 17A, *Capítulo 6*), sendo produzidos por células especializadas denominadas de *tricoblastos*. A epiderme pode ser unisseriada ou multisseriada como o velame de espécies epífitas como muitas Orchidaceae (Figura 18A-B, *Capítulo 6*). Na raiz de origem da radícula (aquela que primeiro se forma ainda no embrião), o sistema fundamental é representado apenas pela região cortical, enquanto que nas raízes adventícias, como ocorre em muitas monocotiledôneas (que são de origem diferente da radícula do embrião, podendo ser de origem caulinar, foliar etc.), observa-se ainda a medula. Tanto a região cortical como a medular pode ser constituída pelo parênquima e esclerênquima. O colênquima comumente está ausente nas raízes. A camada mais interna do córtex é a *endoderme*, uma camada altamente especializada e seletiva podendo estar diferenciada em uma bainha amilífera, bem como nas *estrias de Caspary*, cuja natureza química inclui lignina e suberina. Em monocotiledôneas as células da endoderme podem ainda apresentar espessamentos em “U” ou em “O”, ficando apenas algumas células sem espessamento – as *células de passagem*. Em eudicotiledôneas a endoderme costuma ser parenquimática podendo apresentar atividade meristemática produzindo células que compõem parte do córtex, ao contrário das monocotiledôneas. O sistema fundamental pode também estar diferenciado na exoderme (hipoderme) que, assim com a endoderme, também se caracteriza pela presença de estrias de Caspary, como observado em raízes de Orchidaceae (Figura 18A-B, *Capítulo 6*).

Após a entrada da água na raiz, ela pode seguir três vias principais: *apoplástica* (via parede celular), *simplástica* (via protoplasto) ou *via transcelular* (pelo interior da célula). Esse movimento da água pelas células é favorecido pelas *aquaporinas*, que são canais na membrana plasmática, e pelos *plasmodesmos*, importantes conexões intercelulares. A endoderme restringe a via *apoplástica* devido à presença das estrias de Caspary, destacando a importância da capacidade seletiva desta camada.

Na raiz em crescimento primário o xilema e o floema ocupam posições alternada sem que o protoxilema se localize externamente ao metaxilema (*exarca*) e *não formam feixes*, sendo essas as principais características anatômicas das raízes. O número de polos de protoxilema é bastante variado podendo ser: monarca (1), diarca (2), triarca (3), tetarca (4), pentarca (5), hexarca (6), poliarca (mais de 6). Raízes poliarcas são comumente observadas nas monocotiledôneas.

As raízes das eudicotiledôneas em geral apresentam *crescimento secundário* (em espessura) que é promovido pelo *câmbio vascular*, que produz tecidos vasculares secundários, e pelo *felogênio*, que forma a periderme – o tecido de revestimento secundário, e esses dois constituem os meristemas laterais. O câmbio vascular tem origem mista e se diferencia a partir do procâmbio e do periciclo. O câmbio de origem procambial está localizado entre o xilema e o floema e produz elementos condutores, fibras e parênquima, enquanto outra parte é de origem do periciclo e se diferencia do lado oposto aos polos de protoxilema, formando apenas raios parenquimáticos que geralmente tornam-se lignificados. A conformação da raiz em crescimento secundário vai se modificando à medida que novas células vão sendo incorporadas pela atividade do câmbio vascular, formando uma estrutura cilíndrica. Aliado ao crescimento secundário do sistema vascular, o sistema de revestimento, antes representado pela epiderme, é substituído pela periderme que tem origem do felogênio que pode se instalar a partir de células da epiderme, do córtex, do periciclo ou do floema. A atividade do felogênio produz súber/ felema (camadas de células suberificadas) para o exterior e feloderme (células com paredes delgadas) para o interior. Epiderme e córtex podem ser completamente eliminados quando o felogênio se diferencia a partir do periciclo.

Vale salientar que *variações da atividade cambial* da raiz podem ocorrer produzindo variações estruturais (descritas na literatura como *estruturas anômalas*), tais como a raiz da aboboreira (*Cucurbita pepo*, Cucurbitaceae) que apresentam amplos raios parenquimáticos

os quais amplia a capacidade de armazenamento do órgão; a beterraba (*Beta vulgaris*, Amaranthaceae) na qual são produzidos vários câmbios acessórios ou concêntricos ao invés de um único, como geralmente acontece.

O sistema caulinar é produzido pelo meristema apical caulinar, estando constituído pelo *caule*, nós, internos, folhas e gemas, sendo as duas últimas as principais diferenças entre raízes e caules (Figuras 11A e 12B, *Capítulo 5*). As *gemas caulinares* podem ser terminais promovendo o crescimento da planta em altura ou laterais (axilares) localizadas nas axilas das folhas. Essas gemas constituem o principal aspecto para caracterizar os dois principais de sistemas caulinares: *monopodial* – em que o crescimento é controlado pela atividade de uma única gema apical (ex. palmeiras); *simpodial* – em que o crescimento envolve várias gemas laterais, ex. muitas das angiospermas. O caule tem função de suporte e sustentação, podendo ser classificado em: 1. aéreos incluindo: 1.1. haste – não lenhosos e delicados, ocorrendo na maioria das ervas; 1.2. tronco – lenhoso, sendo encontrado na maioria das árvores; 1.3. estipe – cilíndrico, não ramificado, encerrado por uma coroa de folhas presente em muitas palmeiras; 1.4. colmo, no qualos nós e internos são bastante evidentes, podendo ser oco (ex. bambu) ou cheio (ex. cana-de-açúcar); 1.5. volúvel – que se enrola em algum tipo de suporte comum em muitas trepadeiras (lianas); 1.6. sarmento ou rastejante – preso pela raiz em um único ponto, ex. aboboreira, *Cucurbita pepo*, Cucurbitaceae; 1.7. estolho – raízes se desenvolvem a partir de cada nó, ex. morangueiro, *Fragaria* sp., Rosaceae; 1.8. rizóforo – caule com geotropismo positivo; 1.9. cladódios – caules fotossintetizantes e armazenadores, ex. Cactaceae; ou 2. subterrâneo, tais como: 2.1. rizoma – com crescimento longitudinal, ex. espada-de-são-jorge, *Sansevieria* sp., Agavaceae; 2.2. tubérculo – apresenta a porção terminal intumescida, ex. batata-inglesa, *Solanum tuberosum*, Solanaceae; 2.3. cormo – caule suculento envolto por catafilos (folhas modificadas) secos, ex. *Gladiolus* sp., Iridaceae; 2.4. bulbo – envolto por catafilos suculentos, ex. cebola, *Allium cepa*, Liliaceae; 2.5. xilopódio – caule espessado, duro, constituído por parte caulinar e parte radicular. Algumas modificações caulinares incluem *gavinhas* que atuam na fixação da planta em algum tipo de suporte por estímulo de contato – tigmotropismo, ex. maracujá, *Passiflora* sp., Passifloraceae; *domácias* que desempenham importante papel nas relações planta-animal, ex. *Cordia nodosa*, Boraginaceae.

O sistema de revestimento do caule em *crescimento primário* é representado pela epiderme que pode apresentar cutícula espessa

ou delgada, constituída por substâncias lipídicas que previnem a perda excessiva de água (Figura 13, *Capítulo 6*). Algumas estruturas especializadas podem estar presentes na epiderme, tais como estômatos, que atuam nas trocas gasosas e tricomas envolvidos na proteção, podendo ser de diferentes formas e tipos (Figuras 15A e 16A, *Capítulo 6*). O sistema fundamental é representado principalmente pelo córtex e medula, que podem estar constituídos por parênquima e esclerênquima. A região cortical subepidérmica pode apresentar ainda colênquima (Figura 21, *Capítulo 7*), bem como estar diferenciada em uma *hipoderme* geralmente multisseriada.

O sistema vascular do caule em crescimento primário está constituído pelo xilema e floema primários, em que o protoxilema ocupa posição interna ao *metaxilema* (endarco), e ao contrário das raízes estão organizados em feixes vasculares que podem ser de diferentes tipos (Figuras 42-43, 28-30 – *Capítulo 8*), representando as principais características anatômicas do caule. Da mesma forma que nas raízes o número de polos de protoxilema pode ser bastante variado. Vale lembrar que “feixes vasculares” é uma terminologia utilizada apenas para órgãos em estrutura primária, estrutura secundária não forma feixe!

Assim como nas raízes, o caule (especialmente em eudicotiledôneas) também pode apresentar *crescimento secundário*, o qual é promovido pelo *câmbio vascular*, que produz tecidos vasculares secundários, e pelo *felogênio* (também descrito como *câmbio da casca*) formando a periderme – o tecido de revestimento secundário constituindo os meristemas laterais. No caule o câmbio vascular também tem origem mista a partir do procâmbio localizado entre o xilema e o floema, sendo denominado de *câmbio fascicular* (localizado entre o floema e o xilema) e a partir do periciclo entre os feixes vasculares – o *câmbio interfascicular* (Figura 30, *Capítulo 8*). O câmbio fascicular em geral produz elementos condutores, fibras e parênquima axial que constituem o xilema (*lenho*), e o floema secundário, compondo o *sistema axial*, enquanto o câmbio interfascicular produz células radiais que compõem os raios parenquimáticos que geralmente se tornam lignificados e constituem o principal indicador de crescimento secundário, o *sistema radial*. O parênquima axial pode ser classificado em *paratraqueal* (em contato com os vasos), cujos tipos principais incluem escasso, vasicêntrico, aliforme e confluyente; *apotraqueal* (independente dos vasos), sendo difuso e difuso em agregados (ver *Capítulo 8*). À medida que o crescimento secundário dos tecidos avança, o sistema vascular assume uma forma cilíndrica

constituindo o cilindro vascular. Neste momento não se tem mais feixes vasculares, e sim porções de sistema axial juntamente com raios. No lenho podem ser reconhecidas ainda duas regiões principais: o *cerne* (não-condutor) na porção mais central e o *alburno* (condutor) na porção mais periférica. Nas gimnospermas o lenho é, em geral, constituído essencialmente por traqueídes vasculares (*softwood*), apresentando pouco parênquima axial, elementos de vaso estão ausentes, sendo considerado lenho simples. Além disso, podem ocorrer ductos resiníferos (ex. *Pinus* sp.) tanto no sistema axial como no radial, que podem se desenvolver em resposta às injúrias, bem como à ação de geadas, e a resina secretada por essas estruturas protege a planta de fungos e insetos preservando as traqueídes. O lenho das angiospermas (*hardwood*), no sistema axial, é mais variado quanto aos tipos celulares (elementos de vaso, traqueídes, fibras, células parenquimáticas etc.), além de apresentar amplos e largos raios parenquimáticos, sendo considerado um lenho mais complexo em relação ao das gimnospermas.

Nas *monocotiledôneas* o crescimento secundário, quando acontece, é resultante da atividade do *Meristema de Espessamento Secundário (MES)*, ou *Secondary Thickening Meristem (STM)*, produzido pelo periciclo. Ao contrário das eudicotiledôneas, no crescimento secundário das monocotiledôneas, o periciclo não forma câmbio vascular, mas produz tecido vascular e parênquima para o interior e apenas parênquima para o exterior, promovendo o crescimento em espessura do órgão.

Como ocorre na raiz, no caule o crescimento secundário consiste ainda da substituição da epiderme pela periderme que se origina a partir do felogênio que pode se instalar a partir de células da epiderme, do córtex, do periciclo ou do floema (Figuras 13 e 19A, *Capítulo 6*). Como descrito na raiz, no caule a atividade do felogênio também produz súber/felema (camadas de células suberificadas) para o exterior e feloderme (células com paredes delgadas) para o interior. Na periderme podem ocorrer ainda as *lenticelas*, que se originam a partir dos estômatos e têm função de permitir as trocas gasosas e aeração. A periderme no caule é comumente descrita como *casca* que compreende todos os tecidos externos ao câmbio vascular podendo ser dividida em *casca externa*, que abrange a periderme, floema (não-funcional), córtex, constituindo as células e tecidos mortos, e *casca interna*, que inclui floema (funcional), e o câmbio vascular que consistem nos tecidos vivos. O modo como se formam as peridermes e sua aparência geral é um caráter de importância

taxonômica e econômica, como, por exemplo, a formação de cortiça, ex. *Quercus suber* (Fagaceae).

Os caracteres presentes no sistema vascular secundário e na periderme do caule são comumente utilizados na *dendrologia* – ramo da botânica que estuda as plantas lenhosas e suas madeiras através de secções transversais e longitudinais radiais ou tangenciais. Alguns aspectos utilizados nos estudos de dendrologia incluem anéis de crescimento, características das células xilemáticas (diâmetro, comprimento, tipos de pontuação, placa de perfuração, etc.), dentre outros.

Assim como na raiz, o caule também apresenta algumas variações cambiais e estruturais, como *caule composto* muito comum em lianas (trepadeiras), no qual são observados vários cilindros vasculares em um mesmo caule. Ao contrário do que se observa na maioria dos caules, em que as iniciais radiais produzem raios e as fusiformes se diferenciam em elementos axiais, um tipo de variação cambial caulinar inclui a *conversão de iniciais cambiais* radiais em porções de sistema axial, bem como de iniciais fusiformes em radiais (ex. *Aristolochia* sp., Aristolochiaceae). O câmbio vascular pode ainda produzir xilema e floema para o interior do órgão (ex. *Thumbergia* sp., Acanthaceae), diferente da situação mais comum em que o câmbio forma xilema para o interior e floema para o exterior. O câmbio nem sempre é contínuo, podendo se apresentar interrompido pelo floema através das *cunhas do floema* (ex. Bignoniaceae). Nestas cunhas o câmbio praticamente para de produzir xilema e passa a formar apenas elementos floemáticos. O *floema* pode ainda estar *incluso*, ou seja, internamente ao floema (ex. *Psilotum* sp., Psilotales, Monilophyta). A planta pode ainda produzir um tipo de lenho quando jovem e outro quando adulta, caracterizando os *polimorfismos do lenho* (ex. Cactaceae). As variações cambiais e estruturais podem ainda ser observadas à nível de sistema de revestimento, como o *súber estratificado*, que consiste na formação de súber a partir de células corticais sem haver produção de felogênio, muito comum em monocotiledôneas (ex. *Cordyline* sp., Agavaceae); o *ritidoma*, que consiste de sucessivas peridermes, e a *poliderme*, que apresenta alternância de camadas de células suberificadas e não suberificadas, ex. Myrtaceae, Onagraceae e Rosaceae.

Deve ser mencionado ainda que entre a raiz e o caule localiza-se a *zona de transição*, uma região de extensão variável os tecidos vasculares estão em constante transformação (divisão e fusão), ou seja, em transição de um órgão a outro. Os tecidos vasculares podem estar arrançados de diferentes formas na zona de transição.

A *folha* é o principal órgão fotossintetizante estando constituída basicamente pela base, pecíolo e limbo, podendo apresentar uma diversidade de formas, tipos e tamanhos. Em monocotiledôneas ocorre ainda a bainha foliar. Os dois tipos básicos de folha são: *simples* e *composta*, cuja lâmina foliar (limbo) é definida pela presença da *gema axilar* (Figura 12A, Capítulo 5). A origem evolutiva da folha é baseada em duas teorias: 1. *Teoria da enação*, em que as microfilas teriam surgido como emergências que posteriormente se tornaram vascularizadas; e 2. *Teoria telômica* na qual o tecido se desenvolveu e se fundiu sobre ramos dicotômicos. A teoria da enação é mais aceita tendo como principais evidências a presença do protostelo em grupos mais basais e o surgimento das *lacunas foliares* resultantes da saída de *traços foliares* que permitiram o aparecimento evolutivo da medula e, conseqüentemente, dos sifonostelos em grupos derivados.

Assim como nas raízes laterais, caules e ramos, as folhas também têm origem exógena e surgem a partir da zona periférica do meristema apical caulinar segundo um intervalo de tempo (*plastocrono*) e disposição (*filotaxia*) determinados. Neste meristema, a *ontogênese* da folha começa a partir da *inicial subapical* que sofre divisões, havendo posteriormente a diferenciação do *meristema intercalar*, que promove o crescimento apical (longitudinal), e da *inicial submarginal*, que se divide formando o meristema marginal, o qual favorece a expansão lateral e, por sua vez, dá forma à lâmina foliar. A nervura mediana tem sua gênese do meristema apical caulinar, enquanto as nervuras secundárias e terciárias derivam do meristema marginal, no qual ocorre a diferenciação de porções de procâmbio que formam as nervuras. Nas eudicotiledôneas a nervura mediana geralmente é mais desenvolvida que as secundárias ou terciárias, já nas monocotiledôneas as nervuras têm aproximadamente o mesmo calibre. O meristema marginal produz ainda o mesofilo (sistema fundamental), ao passo que o meristema intercalar produz a epiderme (das faces abaxial e adaxial).

Diferente da raiz e do caule, as folhas em geral não apresentam crescimento secundário. Alguns tipos de modificações foliares incluem: *folhas de plantas carnívoras* que apresentam tricomas secretores de enzimas digestivas (ex. *Nepenthes* sp.); *brácteas* que atuam na atração de polinizadores (ex. bico-de-papagaio, Euphorbiaceae); *gavinhas* que atuam na fixação da planta em algum tipo de suporte por estímulo de contato (tigmotropismo); há ainda os *catáfilos* (secos ou suculentos) que protegem as gemas (ex. cebola, *Allium cepa*, Liliaceae);

escamas protetoras de gemas axilares (ex. *Tilia* sp., Malvaceae); *espinhos* que têm função principal de defesa (ex. Cactaceae). Ao contrário dos espinhos, os *acúleos*, observados em muitas Rosaceae, constituem simples projeções epidérmicas não-vascularizadas.

O controle molecular das folhas é exercido por genes como *PHANTASTICA* (*PHAN*), *PINHEAD* (*PNH*), *YABBY* (*YAB*), *PHABULOSA* (*PHAB*) envolvidos com a dorsiventralidade, definindo o eixo adaxial-abaxial, *UNIFOLIATA* (*UNI*) e *LEAFY* (*LFY*) que determinam o tipo de folha (simples ou composta), bem como genes da família *KNOX* que controlam a forma da folha e o crescimento determinado do órgão (LEYSER; DAY, 2003).

Como em qualquer outro órgão vegetal, a anatomia da folha inclui os sistemas de revestimento, fundamental e vascular. O sistema de revestimento é, em geral, representado pela epiderme em ambas as faces, podendo ser unisseriada ou multisseriada, revestida por uma cutícula espessa ou delgada constituída por substâncias lipídicas que evitam a excessiva perda de água pela planta (Figura 13, *Capítulo 6*). Nessa *epiderme* é comum a presença de estruturas especializadas como tricomas (defesa), estômatos (trocas gasosas), além de células buliformes, células silicosas, suberosas, litocistos, etc. Os estômatos podem estar presentes nas faces adaxial e abaxial da folha que é dita anfiestomática; apenas na face abaxial (hipoestomática) ou apenas na face adaxial (epiestomática). Em secção transversal os estômatos podem ainda estar ao mesmo nível, acima ou abaixo das demais células epidérmicas, bem como em criptas, uma importante característica xerófitica. Em vista frontal, os estômatos das folhas de monocotiledôneas geralmente estão arranjados em fileiras, enquanto que nas eudicotiledôneas estão aleatoriamente dispersos. O sistema fundamental da folha pode estar representado pela hipoderme uni ou multisseriada, bem como por um tecido colenquimático subepidérmico, além do mesofilo (Figuras 44-45A). O *mesofilo* foliar, em geral, está diferenciado em parênquima paliçádico e lacunoso (descrito ainda como esponjoso), os quais podem estar distribuídos de formas distintas, conferindo os diferentes tipos de mesofilo: 1. heterogêneo como: 1.1. dorsiventral, bifacial ou bilateral, que apresenta parênquima paliçádico e lacunoso; 1.2. isobilateral em que o parênquima paliçádico se encontra distribuído por toda a folha, sendo encontrado em folhas de xerófitas, estando relacionado com a eficiência do processo fotossintético; 2. homogêneo ou isomorfo em que não há distinção entre parênquima paliçádico e lacunoso (Figura 45A). Assim como na raiz e no caule, na folha a *endoderme* ou *bainha do*

feixe também está presente, mostrando a continuidade dos tecidos (Figura 44). Esta bainha pode ser parenquimática ou esclerenquimática (suberificada), uni ou multisseriada, ou ainda formar extensões. Alguns feixes podem estar envolvidos por duas bainhas: uma com grandes células parenquimáticas e uma com células menores cujas paredes são espessadas, contendo lamela de suberina, sendo análoga à endoderme, e denominada como bainha de *mestoma*.

O parênquima paliçádico se caracteriza por células retangulares e poucos espaços intercelulares, enquanto o parênquima lacunoso apresenta células isodiamétricas com muitos espaços intercelulares (Figura 45A). Os cloroplastos estão amplamente distribuídos por todo o mesófilo foliar.

Como em qualquer outro órgão vegetal, na folha o sistema vascular também é formado pelo floema que está voltado para a face abaxial e pelo xilema voltado para a face adaxial (Figuras 44-45A), formando os feixes ou unidades foliares (nervuras), cuja camada mais externa é o periciclo uni ou multisseriado, parenquimático ou lignificado. Os feixes vasculares constituem a venação foliar que pode apresentar diferentes padrões cujos principais são: paralelinérvea muito comum em monocotiledôneas e peninérveas observado principalmente em eudicotiledôneas.

A estrutura do mesófilo foliar está relacionada à realização do processo fotossintético, podendo ainda estar diferenciado na *anatomia Kranz* – do alemão "*coroa*" (Figura 44). Esta estrutura foi descrita pelo botânico alemão Gottlieb Friedrich Johann Haberlandt e consiste de células do mesófilo (parênquima paliçádico) em arranjo radiado formando uma camada concêntrica em volta da bainha do feixe (endoderme) cujas células são muito grandes e com cloroplastos muito conspicuos. Esta estrutura é observada em plantas que realizam fotossíntese C₄, em que a fixação de CO₂ acontece nas células do mesófilo radiado, enquanto a produção de açúcares ocorre nas células da endoderme, processo dividido espacialmente entre essas duas células. Ao contrário das plantas C₄, nas plantas CAM e C₃ as células da bainha do feixe têm tamanho e aspecto similar às demais células do mesófilo e todo o processo fotossintético acontece em uma mesma célula (células do mesófilo). No entanto, nas plantas CAM as etapas de fixação e produção das reservas acontecem em períodos diferentes (noite e dia), caracterizando uma divisão temporal. Vale salientar que a estrutura anatômica não é o único aspecto a ser levado em consideração na definição do processo fotossintético, mas sim a estrutura bioquímica, pois algumas plantas (ex. *Bienertia*

cycloptera, Chenopodiaceae) são capazes de realizar fotossíntese C4 sem apresentar anatomia Kranz por possuírem as enzimas envolvidas no processo, comprovadas por imunolocalização: PEP carboxilase e Rubisco (VOZNESENSKAYA *et al.*, 2002). Na ausência da divisão espacial (células do mesofilo e bainha do feixe) típica da estrutura Kranz, esta planta utiliza como estratégia o dimorfismo de cloroplastos juntamente com sua distribuição em diferentes posições no interior da célula atuando na fixação e produção de açúcares.

Toda esta estrutura discutida aqui compreende os diferentes aspectos anatômicos dos diferentes órgãos vegetativos com seus tecidos e sistemas compondo o esporófito maduro.

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Anatomia dos órgãos vegetativos: fixação, transporte e fotossíntese

Raiz de Monocotiledônea

Objetivo: Observar o aspecto geral da organização dos tecidos e notar xilema (XI) e floema (FI) em posições alternadas.

Pc-Parênquima cortical; Sv-sistema vascular.

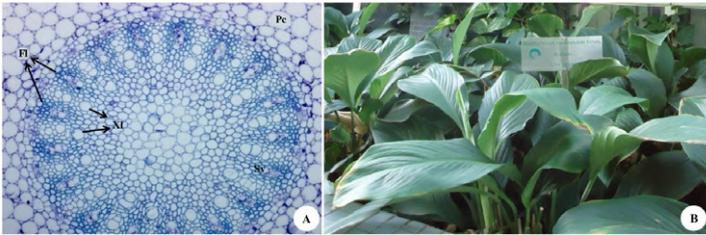


FIGURA 39: A. Corte transversal da raiz de uma espécie de Araceae. B. Araceae, Monocotiledônea

FONTE: a autora.

Raiz Jovem de Eudicotiledônea

Objetivo: Observar o aspecto geral da organização dos tecidos e notar o xilema (XI) e floema (FI) alternos. Ep-Epiderme; Pa-Parênquima.

Ep-Epiderme; FI-Floema; Pa-Parênquima; X1-Xilema primário.



FIGURA 40: A. Corte transversal da raiz do feijão (*Phaseolus vulgaris*) em crescimento primário. B. Feijão, *Phaseolus vulgaris*, Fabaceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

Raiz madura de Eudicotiledônea

Objetivo: Observar o aspecto geral da organização dos tecidos e notar o cilindro vascular central, resultante da atividade do câmbio vascular durante o crescimento em espessura (ou secundário).

Pc-Parênquima cortical; Pr-Periderme; X1-Xilema primário; X2-Xilema secundário.

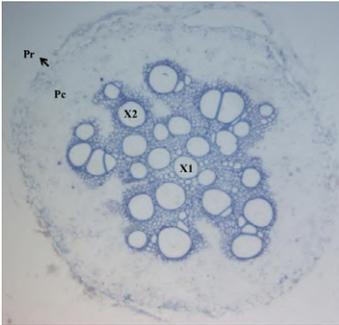


FIGURA 41: Corte transversal da raiz do feijão (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 39B) em crescimento secundário

FONTE: a autora.

Caule de Monocotiledônea

Objetivo: Observar o xilema e floema formando feixes que estão dispostos aleatoriamente por se tratar de uma monocotiledônea.

Fv-Feixe vascular; Pa-Parênquima.

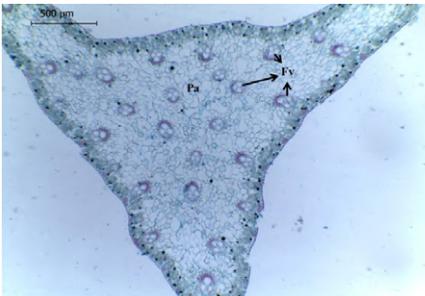


FIGURA 42: Corte transversal do escapo floral de *Cyperus* sp. (Cyperaceae, Monocotiledônea, ver Figura 7B, *Capítulo 4*).

FONTE: a autora.

Caule Jovem de Eudicotiledônea

Objetivo: Observar feixes vasculares com um arranjo em eustelo.
Dr-Drusas; Ep-Epiderme; Fl-Floema; Fv-Feixe vascular; Pa-Parênquima;
Pc-Periciclo; XI-Xilema.

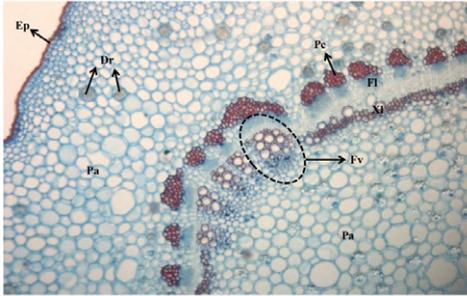


FIGURA 43: Corte transversal do caule jovem (estrutura ou crescimento primário) de *Pereskia bahiensis* (Cactaceae, Eudicotiledônea, ver Figura 6B, *Capítulo 4*)
FONTE: a autora.

Folha de Monocotiledônea

Objetivo: Observar feixes vasculares (Fv) paralelos entre si refletindo a nervação paralelinérvica, o parênquima paliçádico radiado (Pp) e a bainha de feixe (endoderme, En) com células grandes formando a bainha Kranz (Kz), típica de plantas C4.
Ab-Epiderme abaxial; Ad-Epiderme adaxial; Et-Estômato; Fl-Floema;
Lp-Lacuna do protoxilema; XI-Xilema.

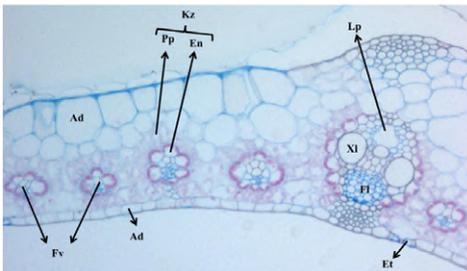


FIGURA 44: Corte transversal da folha do milho (*Zea mays*, Poaceae, Monocotiledônea, ver Figura 11B, *Capítulo 5*)
FONTE: a autora.

Folha de Eudicotiledônea

Objetivo: Observar a nervura mediana (feixe maior) e feixes menores que correspondem às nervuras secundárias e terciárias (seta). Notar ainda o mesofilo dorsiventral/bilateral diferenciado em parênquima paliçádico (Pp) e parênquima lacunoso (Pl).

Ab-Epiderme abaxial; Ad-Epiderme adaxial; Es-Estômato; Fp-Feixe principal; Np-Nervura principal; Ns-Nervuras secundárias.

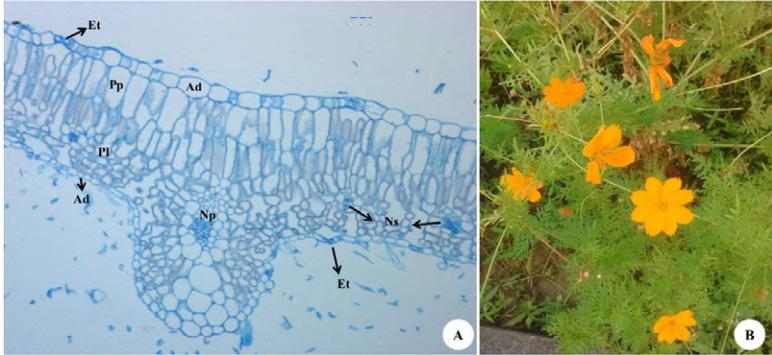


FIGURA 45: A. Corte transversal da folha de *Bidens* sp. B. *Bidens* sp., Asteraceae, Eudicotiledônea

FONTE: a autora.

PARA PRATICAR!

Material 1. Amostras da região mediana da folha jovem de uma angiosperma

Procedimentos

- Fazer cortes transversais finos e colocar em um vidro de relógio com água sanitária por 5min;
- Lavar os cortes com água destilada (3-5x);
- Corar com safrablau (3-5min);
- Montar os cortes sobre lâmina com glicerina 50% e colocar a lamínula;
- Vedar com esmalte;
- Observar com o microscópio óptico.

Objetivo

- Realizar um corte transversal e classificar a folha quanto à(ao): (i) tipo de mesofilo; (ii) posição dos estômatos nas faces da epiderme. Indique se a folha é de monocotiledônea ou eudicotiledônea. Justifique.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Diferencie, anatomicamente, uma raiz e um caule em crescimento primário (estrutura jovem). Esquematize.
- 02) Como se dá o desenvolvimento secundário de uma raiz e de um caule de uma eudicotiledônea?
- 03) Classifique uma folha em relação à(ao): (i) tipo de mesofilo; (ii) posição dos estômatos nas faces da epiderme. Esquematize.



ANATOMIA ECOLÓGICA

Caracteres relacionados aos diferentes fatores e condições ambientais

A ecologia é a ciência que permite entender as interações (bióticas e abióticas) que determinam a distribuição e abundância dos seres vivos, dentre eles as plantas. O modo positivo como as plantas respondem aos fatores ambientais, tornando-se aptas a sobreviverem e se reproduzirem em determinado ambiente sob determinadas condições, constitui uma adaptação. As adaptações abrangem modificações morfológicas externas e internas (anatômicas), bem como especializações fisiológicas incorporadas evolutivamente a um indivíduo.

Alguns dos principais fatores críticos para a sobrevivência de uma planta incluem nutrientes, água, salinidade e luminosidade que podem variar fortemente nos diferentes ambientes selecionando determinados fenótipos (seleção natural) que podem ser agrupados em amplas categorias tais como: mesófitas, hidrófitas, xerófitas, halófitas, etc.

As *mesófitas* são encontradas em ambientes onde as condições ambientais de água e umidade são ótimas, como muitas famílias de plantas. No entanto, as outras categorias ocupam ambientes com disponibilidade e concentração variável de água, luminosidade, salinidade, etc.

As *hidrófitas* são plantas que vivem em ambiente com suprimento hídrico abundante quer de água doce, salgada ou salobra. Segundo

Irgang *et al.* (1984), as hidrófitas podem ser classificadas em: *anfíbias ou semiaquática* – área alagada ou fora da água; *emergente* – enraizadas e parcialmente submersas; *flutuantes livres* – não enraizadas; *flutuantes fixas* – enraizadas com caules e ramos flutuantes; *submersas livres* – não enraizadas; *submersas fixas* – enraizadas; *epífitas* – sobre outras aquáticas. Do ponto de vista anatômico as hidrófitas, em geral, não apresentam cutícula ou esta é extremamente delgada, abundância de *aerênquima* (canais ou câmara de ar) que atua na flutuação dos órgãos, bem como nas trocas gasosas, possuem pouco ou nenhum esclerênquima como, por exemplo, em folhas de *Nymphaea* sp. (Nymphaeaceae, Nymphaeales), além dos *hidropóti*os que ocorrem em geral na face abaxial de folhas e estão envolvidos com o balanço de água e sais no interior do órgão (Figura 35, Capítulo 9). Os estômatos estão ausentes nas porções em contato (em geral, a face adaxial das folhas) com a água, bem como naquelas completamente submersas. De modo geral, a estrutura anatômica das plantas aquáticas tende à redução de tecidos mecânicos/de sustentação (esclerênquima) e condutores e aumento da presença de aerênquima (Figura 35, Capítulo 9).

As *xerófitas* são encontradas em ambientes áridos e semiáridos (xéricos), estando no outro extremo da “balança” hídrica – sob condições de escassez de água. As xerófitas podem ser classificadas em três grandes categorias quanto às estratégias adaptativas utilizadas (KEARNEY; SHANTZ, 1911 *apud* FANH; CUTLER, 1992): 1. as que *evitam* (anuais): com estratégias relacionadas ao ciclo reprodutivo passando o período de estresse sob a forma de semente (semente); 2. as que *resistem* (perenes) que são divididas em: 2.1. as que *fogem* através da perda de partes (folhas) como muitas espécies arbóreas da Caatinga e 2.2. as que *toleram* desenvolvendo adaptações para sobrevivência, ex. Cactaceae.

Como mencionado acima, as plantas que escapam apresentam mecanismos envolvidos com a reprodução, incluindo a amficarpia – formação de frutos aéreos e subterrâneos, mecanismos de dispersão de sementes tal qual ateleocoria, em que a planta, em sua totalidade, é levada pelo vento semelhante ao que acontece em algumas espécies do deserto; ateleocoria – germina perto da planta-mãe; higrochasia – abertura de frutos sob alta umidade; xerocasia – abertura do fruto sob baixa umidade; mixospermia – liberação de mucilagem tornando-se aderente e facilitando a dispersão.

As plantas que escapam apresentam perda de partes ou proteção destas, como no caso das gemas. As gemas podem estar presentes

em diferentes posições em relação ao solo, podendo estar mais ou menos expostas. Isto pode ser melhor compreendido tomando como base a classificação de Raunkiaer (1934), na qual as plantas podem ser: 1. Terófitas – em que as gemas desaparecem, assim como toda a planta que passa à estação desfavorável sob a forma de semente abaixo do solo; 2. Geófitas – gemas abaixo do nível do solo; 3. Hemcriptófitas – gemas ao nível do solo; 4. Caméfitas – gemas na base de ramos florais, acima do solo; 5. Fanerófitas – gemas acima do nível do solo.

As principais características anatômicas das xerófitas incluem cutícula, bem como a parede periclinal externa espessada é uma importante proteção contra a elevada incidência de raios solares e altas taxas de transpiração; presença de esclerênquima (esclerofilia); elevada densidade de estômatos para potencializar as trocas gasosas; epiderme e hipoderme múltiplas muitas vezes associada a cristais que têm a função principal de reflexão da excessiva incidência de raios solares e possíveis danos aos tecidos subepidérmicos especialmente o parênquima clorofiliano; tricomas; parênquima paliádico com múltiplas camadas associado à redução de espaços intercelulares que potencializam o transporte de CO₂ e consequentemente o processo fotossintético; estômatos em criptas ou abaixo do nível das demais células epidérmicas, nas folhas esses estômatos podem ocorrer apenas na face abaxial; presença de taninos e cristais. Além dessas, umas das características mais marcantes nas xerófitas é o tecido armazenador representado especialmente pelo *parênquima aquífero*.

Outro aspecto muito comum em plantas que habitam condições de extrema escassez de água é a presença de folhas denominadas *poiquiloídricas* ou folhas de ressurreição, que apresentam uma estrutura interna altamente especializada na contratilidade através da presença de elementos traqueais essencialmente anelares, helicoidais ou espiralados, redução de esclerênquima. Algumas alterações ao nível de cloroplastos são observadas nessas folhas as quais, quando desidratadas, perdem as clorofilas e quando reidratadas os tilacóides detêm a capacidade de rearranjo voltando à sua forma e estrutura originais.

Ainda dentro do fator água podemos citar as *epífitas* – plantas que vivem sobre outro suporte sem retirar nada dele, diferente das parasitas. Essas plantas também vivem sob déficit de água e nutrientes. Algumas das famílias que apresentam hábito epífito são Cactaceae, Bromeliaceae e Orchidaceae. As principais características anatômicas

das epífitas incluem o *velame* nas raízes (estas podem estar ausentes e quando presentes são aéreas), que consiste em uma epiderme multisseriada que tem a propriedade principal de captar água da chuva, bem como a umidade do ar (Figura 18A-B, *Capítulo 6*); e as *escamas* epidérmicas das bromélias, mais um interessante exemplo de estrutura-função nas epífitas. Essas escamas consistem de células centrais vivas e um disco de células externas mortas que “canalizam” a água para o mesofilo da folha.

As plantas de *regiões temperadas* também estão sujeitas a constante estresse hídrico (congelamento e descongelamento de água), afetando principalmente a arquitetura hidráulica da planta, além de enfrentarem fatores como fortes ventos que podem danificar as folhas. Para driblar essas ações do ambiente, na estrutura anatômica dessas plantas é observada elevada densidade de tricomas que reduzem a incidência de luz sob a epiderme, refletindo os raios solares, auxiliando na regulação da temperatura interna da folha e diminuindo a difusão de gases na interface folha-ar, além de reduzir a predação por insetos e herbívoros; apresentam a cutícula, bem como as paredes das células epidérmicas espessadas, especialmente às periclinais externas; mesofilo compacto, com poucos espaços intercelulares; parênquima paliádico com múltiplas camadas. Como é possível perceber, muitos desses caracteres são similares àqueles observados em xerófitas.

Assim como muitas xerófitas, as plantas de ambiente temperado também costumam ser *caducifolias* (perdem as folhas), cujo processo é resultante de alterações fisiológicas que contam principalmente com a ação do hormônio ABA (ácido abscísico), havendo a instalação da *zona de abscisão* e posteriormente do *tecido de cicatrização*. A zona de abscisão é formada por células suberificadas que impedem a passagem de nutrientes para a folha ocasionando sua queda. O tecido de cicatrização se instala após a abscisão foliar e tem função de proteção evitando a entrada de patógenos.

Embora as folhas sejam o foco principal de investigações de anatomia ecológica, o lenho pode responder consideravelmente aos fatores ambientais, como pode ser verificado através da avaliação dos *anéis de crescimento*, sendo possível, também, perceber as condições de cada estação de crescimento. Esses anéis são resultantes da atividade do câmbio vascular e variam em espessura, bem como quanto às características das células a cada estação de crescimento. Em uma estação de crescimento dois tipos de lenho são produzidos: lenho inicial e lenho tardio. O *lenho inicial* é produzido no início da estação

de crescimento e se caracteriza por amplos elementos com paredes delgadas, enquanto que o *lenho tardio* se caracteriza por células com paredes fortemente espessadas com lume bastante reduzido. Isso acontece porque no início da estação de crescimento há muita disponibilidade hídrica e a condução é intensa, enquanto ao final desta estação a água é o fator limitante e os elementos xilêmáticos produzidos apresentam lume reduzido, representando uma tentativa de evitar a *cavitação* (entrada de ar nos vasos) e *embolia* (interrupção da condução) fenômenos muito comuns de plantas sujeitas a condições de estresse hídrico. Além disso, os elementos amplos são condutivamente mais eficientes, no entanto menos seguros, enquanto aqueles com lume menor são menos eficientes e mais seguros.

Assim os anéis de crescimento compreendem uma importante ferramenta para entender as respostas, bem como as estratégias utilizadas pelas plantas nas diferentes condições ambientais, contribuindo com a dendroecologia.

Outra adaptação do xilema ao estresse hídrico inclui as *tiloses* e as traqueídes, cuja principal contribuição é a manutenção da condutividade segura prevenindo a cavitação e embolia dois fatores críticos em situações de estresse hídrico, como mencionado anteriormente.

As *halófitas* são plantas que vivem em ambientes com elevada concentração salina, como mangue e restinga e também apresentam caracteres xeromórficos. Estas plantas concentram adaptações estruturais e fisiológicas que incluem folhas suculentas com células armazenadoras sem cloroplastos que constituem o "*tecido janela*" que amplia a capacidade de acumular o sal absorvido do solo, bem como potencializa a luz pelo parênquima paliçádico potencializando o processo fotossintético. Este tecido pode estar presente também em folhas de xerófita atuando na mesma função. No entanto, a principal estrutura presente nas halófitas é *glândula de sal* que é responsável pelo controle de sais. A estrutura dessa glândula inclui um pedúnculo ou haste e 1-várias células apicais maiores. Estas glândulas podem apresentar diferentes formas de secreção, podendo eliminar o sal diretamente sob a superfície do órgão através de canáliculos presentes na célula apical ou podem acumulá-lo na célula apical, que posteriormente se rompe liberando o conteúdo na superfície do órgão. Assim como as xerófitas, as halófitas apresentam ainda epiderme e/ou hipoderme multisseriada.

Finalmente a *luminosidade*, cujo efeito pode ser percebido através da análise do órgão mais plástico da planta (a folha), submetido a diferentes intensidades luminosas em um mesmo indivíduo como,

por exemplo, em uma espécie arbórea, em que parte das folhas se desenvolve mais exposta ao sol – as *folhas de sol* e parte mais protegida da incidência de raios solares – as *folhas de sombra*. As folhas de sol apresentam uma estrutura bastante próxima daquela observada nas xerófitas, na qual se observa um maior número de camadas de parênquima paliçádico que atuam como um espelho refletindo a excessiva incidência de raios solares que incidem sobre a lâmina foliar; cutícula espessa que ajuda neste processo de reflexão, protegendo os tecidos internos, além de evitar a perda de água excessiva; é comum a presença de tricomas que protegem e ao mesmo tempo produzem um microclima favorável à abertura estomática; compactação dos tecidos que favorecem as trocas gasosas e o transporte de CO₂ no interior dos tecidos; maior quantidade de cloroplastos; esclerênquima e tecidos mecânicos que ajudam a resistir contra a ação dos ventos e prevenir o dobramento da folha; elevada densidade estomática que ajuda na transpiração mantendo a superfície foliar resfriada; apresentam ainda epiderme e/ou hipoderme multisseriadas que ajudam a refletir os raios UV e manter a temperatura ideal para realização do processo fotossintético.

As folhas de sombra ao contrário são mais delgadas e com maior área foliar, além de possuir mesofilo menos desenvolvido (com menor número de camadas), parênquima lacunoso/esponjoso com mais espaços intercelulares e essas modificações podem ter consequências significativas para a fotossíntese.

Muito dos caracteres mencionados anteriormente têm contribuindo com o sucesso das plantas nos mais variados ambientes e condições, garantindo sua distribuição biogeográfica e manutenção nos diversos ecossistemas.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Quais os principais fatores ambientais responsáveis pelas adaptações ou ajustes estruturais no corpo da planta?
- 02) O que são e quais as principais adaptações de uma halófita?
- 03) O que são e quais as principais adaptações de uma hidrófita?
- 04) O que são e quais as principais adaptações de uma xerófita?
- 05) O que é e qual a importância da caducifolia nas plantas?
- 06) Diferencie, anatomicamente, uma folha de sol de uma folha de sombra. Esquematize.
- 07) O que é uma espécie poiquiloídrica?



ANATOMIA DOS ÓRGÃOS REPRODUTIVOS

Polinização, fecundação e manutenção da espécie

Os órgãos reprodutivos representam a garantia da perpetuação da espécie em qualquer forma de vida. Assim como em muitos organismos, nas plantas os sistemas reprodutivos passaram por inúmeras modificações evolutivas, cujos principais eventos envolvem o surgimento do embrião multicelular, heterosporia, independência hídrica para a fecundação, sifonogamia (desenvolvimento do tubo polínico para a fecundação), presença de esporopolenina conferindo resistência aos esporos, retenção do megásporo dentro do megasporângio na planta-mãe e extrema redução do megagametófito (saco embrionário), surgimento do óvulo e da semente, bem como da flor e do fruto.

Uma das principais novidades evolutivas nos sistemas de reprodução das plantas foi o surgimento do *óvulo* que consiste do megasporângio (nucelo), tegumento(s) e a micrópila – abertura por onde o tubo polínico entra durante o processo de fecundação. Esta estrutura provavelmente teve origem a partir da fusão de projeções foliares que formaram os tegumentos que protegem o megasporângio e o megásporo, cuja principal evidência está nos registros fósseis de óvulos com diferentes estágios de fusão dos tegumentos.

Outra importante novidade evolutiva das angiospermas é a *flor* que, provavelmente, foi a estrutura responsável pela ampla diversificação deste grupo de plantas.

Os aspectos evolutivos envolvidos com este órgão estão baseados em duas teorias: 1. *Teoria do Pseudanto* em que flores basais (com caracteres mais plesiomórficos) são pequenas, unissexuais e anemófilas; 2. *Teoria Euanthial ou Austroestrobilar* que descreve flores basais com numerosos verticilos livres, dispostos em espiral, com polinização entomófila, sendo esta última a mais aceita e tem como protótipos mais conhecidos as flores das Magnoliídea, ex. *Magnolia* sp.

A flor consiste de um ramo caulinar modificado com crescimento determinado e consiste basicamente de um *eixo caulinar* (receptáculo) com os *esporofilos* (verticilos estéreis que correspondem ao perianto: sépalas e pétalas e verticilos férteis: estames e carpelos), sustentados pelo *pedicelo*. Morfologicamente a flor pode ser representada pelo diagrama floral com arranjos de letras, números e símbolos que identificam as diferentes partes florais.

O desenvolvimento floral envolve uma série de alterações morfológicas e fisiológicas encerrando a atividade meristemática de um ápice vegetativo que é convertido em meristema floral. Esse meristema floral é mais amplo em superfície e consiste de uma zona superficial caracterizada por células com citoplasma denso que sofrem essencialmente divisões anticlinais e zona interna com células bastante vacuoladas semelhante à estrutura túnica-corpo do meristema apical caulinar. Quando em atividade, este meristema forma protuberâncias que darão origem aos futuros verticilos florais. Em geral, as primeiras protuberâncias do meristema floral formam os verticilos estéreis (sépalas e pétalas), enquanto as seguintes produzem os verticilos férteis – estames e carpelos.

O desenvolvimento floral é controlado por alguns genes homeóticos (que definem a posição) cuja atividade/atuação foi sintetizada no conhecido *sistema ABC* idealizado por Coen e Myerowitz (1991) em *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) – modelo molecular de plantas. Neste sistema cada letra corresponde a um ou mais genes que estão relacionados ao verticilo floral que originam assim: *APETALA 2* (A) – forma pétalas e sépalas, *APETALA3* e *PISTILLATA* (B) – formam pétalas e estames, *AGAMOUS* (C) – forma carpelos e estames.

A presença, forma e arranjo das estruturas da flor constituem importantes caracteres em estudos evolutivos e taxonômicos, sendo possível classificá-la quanto à presença de perianto (pétalas e sépalas): aclamídea – perianto ausente; monoclamídea – presença de

tépalas (pétalas e sépalas indiferenciadas); diclamídea – presença de pétalas e sépalas podendo ainda ser heteroclamídea – apresenta os dois verticilos e homoclamídea – apresenta apenas um dos verticilos. Classificam-se ainda quanto à fusão de peças podendo ser: gamosépalas (sépalas fundidas), gamopétalas (pétalas fundidas), dialis-sépalas (sépalas livres), dialipétalas (pétalas livres). Quanto ao plano de simetria, podem ser: actinomorfa – vários planos; zigomorfa – um único plano de simetria; assimétrica – nenhum plano.

Outros aspectos relevantes incluem: 1. números de verticilos: trímeras, tetrâmeras (4 ou múltiplo de 4), pentâmeras (5 ou múltiplo de 5), hexâmeras (6); 2. número de estames em relação ao número de pétalas: isostêmone (mesmo número), oligostêmone (menor número), polistêmone (maior número); 3. número de verticilos de estames: haplostêmone (1), diplostêmone (2), obdiplostêmone (2 alternos às pétalas); 4. fusão de estames (entre si ou entre outros verticilos): epipétalos (livres entre si), adelfos (filetes unidos entre si), monoadelfos (filetes unidos formando um grupo), simpétalos (estames adnatos à corola); 5. posição do filete na antera: basifixa (base), dorsifixa, apicefixa (ápice); 6. deiscência da antera: rimosa/longitudinal, porocida (poros), valvar (valvas); 7. número de lóculos (ex. unilocular) e carpelos (unicarpelar ou multicarpelar); 8. fusão de carpelos: apocárpico (carpelos livres), sincárpico (carpelos fundidos); 9. tipo de placentação: axial (eixo), marginal (margens do carpelo), parietal (paredes); 10. posição do ovário: súpero (flor hipógina), ínfero (flor epígina com hipanto) e semi-ínfero (flor perígina); 11. presença dos verticilos férteis (gineceu e androceu): monoclinas (gineceu e androceu numa mesma flor), diclinas ou unissexuais (gineceu e androceu em flores diferentes); 12. sexualidade da flor: espécies hermafroditas (com flores monoclinas), espécies monoicas (com flores diclinas), espécies dioicas (com flores diclinas em plantas diferentes); 13. padrões de prefloração observados ainda no botão floral: valvar (pétalas apenas se tocam), imbricada (uma pétala recobre a outra), podendo ser imbricativa imbricada (uma pétala recobre a seguinte) ou imbricativa contorta (uma pétala recobre a outra, mas uma permanece completamente externa). Vale salientar que o momento de abertura da flor é denominado de antese.

A flor apresenta uma estrutura anatômica bastante similar a de um caule em que o *receptáculo* consiste de feixes vasculares centrais em uma estrutura eustélica que comumente apresentam lacunas resultantes da saída de feixes que vascularizam os verticilos. As *sépalas* e *pétalas* apresentam uma estrutura idêntica à de uma folha

(fotossintetizante), na qual se observa epiderme com ou sem estômatos, paredes onduladas, mesofilo com parênquima lacunoso, cromoplastos, osmóforos – estruturas responsáveis pela secreção de substâncias aromáticas que atraem polinizadores (ver *Capítulo 10*). A presença de parênquima palicádico é considerada um caráter plesiomórfico em sépalas ou pétalas.

A *vascularização floral* é um caráter bastante utilizado em estudos taxonômicos e filogenéticos, podendo ou não refletir a fusão morfológica de peças auxiliando na compreensão dos eventos evolutivos relacionados com a diversidade dos órgãos florais.

O *gineceu* é a parte feminina da flor sendo representada pelos carpelos/pistilos que são constituídos pelo estigma, ovário e estilete podendo ser fistuloso (oco) ou sólido. É nesta estrutura que acontece a polinização e fecundação, na qual o estigma é a superfície receptiva aos grãos-de-pólen, enquanto que a base dilatada (ou ovário) contém os óvulos que serão fecundados dando início à formação do fruto e das sementes. O estilete interliga o estigma ao ovário guiando o tubo polínico em direção ao ovário e ao óvulo; no caso do estilete sólido se observa o tecido de transmissão em seu interior que permite a entrada do tubo polínico guiando-o em direção ao ovário. O gineceu pode ser formado por um único carpelo ou por vários que podem estar livres – *apocárpicos* ou fundidos – *sincárpicos*.

Do ponto de vista evolutivo, os carpelos são resultantes do dobramento parcial (*conduplicado* – em que as epidermes permanecem livres) ou total (*involuta* – em que ocorre fusão das epidermes) de folhas carpelares. O dobramento parcial é considerado um caráter plesiomórfico, sendo semelhante ao tipo encontrado em *Archaeanthus linnenbergeri*, um representante fóssil das primeiras angiospermas do Cretáceo.

Como mencionado anteriormente, o estigma é a superfície receptiva ao grão-de-pólen e pode ocorrer em diferentes posições, tamanhos (em superfície), bem como pelos e papilas secretoras que facilitam a aderência do pólen e estas características podem apresentar importantes implicações evolutivas.

A anatomia do carpelo consiste da epiderme externa e interna que, em geral, são camadas unisseriadas, intercaladas por camadas de células parenquimáticas além dos lóculos e óvulos (Figura 46). A vascularização do carpelo inclui dois feixes ventrais que podem estar fundidos ou marginais (provenientes do dobramento evolutivo da folha carpelar) e um feixe dorsal que representa a nervura principal da folha carpelar (Figura 46). Os feixes ventrais se ramificam para

vascularizar os óvulos apenas até o funículo. Os óvulos podem ocupar diferentes posições dentro do ovário sendo classificados basicamente em: ortótropos, campilótropos e anátropos, esses últimos são considerados mais derivados. Assim como nos outros órgãos da planta, na flor é comum a ocorrência de *feixes vestigiais* que podem indicar a “degeneração” evolutiva de órgãos/peças florais originalmente presentes no ancestral, mostrando a importância de estudos anatômicos florais na evolução e filogenia.

No interior do óvulo ocorrem os processos de *megasporogênese* e *megagametogênese*, os quais consistem basicamente na formação do megásporo funcional, bem como do megagametófito, sendo nas angiospermas uma estrutura extremamente reduzida formada por apenas sete células – *saco embrionário*. É nesta estrutura que ocorre a fecundação (dupla fecundação nas angiospermas) para formação do embrião (2n) e do endosperma (3n) – tecido nutritivo. Nas angiospermas o carpelo é o megasporofilo, contendo os óvulos cuja ontogênese se dá pela formação dos tegumentos que encerram o megasprângio (nucelo), a partir do qual se diferenciam as células-mãe de megásporo (n) em quatro células, das quais apenas uma permanece funcional (megásporo funcional). Nas gimnospermas as estruturas reprodutivas são os estróbilos e as estruturas que portam os óvulos são escamas (ovulíferas + bracteal) a partir das quais estes se diferenciam. O megásporo funcional, geralmente o mais próximo à calaza, sofre três divisões mitóticas produzindo oito núcleos (n) em um mesmo citoplasma (célula cenocítica). Esse processo é seguido pela formação de parede (celularização) produzindo sete células, assim dispostas: duas sinérgides e a oosfera adjacentes à micrópila, três antípodas adjacentes à calaza e a célula central (com dois núcleos) entre esses dois grupos de células. Esta é a estrutura do megagametófito maduro (saco embrionário) nas angiospermas. Nas gimnospermas o megagametófito é multicelular (com muitas células) e contém de dois a vários arquegônios com diversas oosferas por óvulo, podendo ocorrer a poliembrionia, mas em geral apenas um embrião sobrevive.

O ovário pode apresentar diferentes posições em relação ao receptáculo floral, podendo ser: *súpero* – acima e a flor é dita hipógina; *ínfero* – abaixo e a flor é dita epígina; *semi-ínfero* – posição intermediária entre o ovário ínfero e o súpero, e a flor é dita perígina. As paredes do ovário ínfero geralmente estão fundidas às demais partes florais (pétalas, sépalas e estames) formando uma estrutura denominada de *hipanto*, cuja origem é baseada nas seguintes teorias:

1. *Teoria Axial*: que descreve a coesão ou adnação de pétalas, sépalas e estames à parede do ovário, 2. *Teoria Apêndicular* (hipanto receptacular): em que o ovário estaria “mergulhado” no receptáculo floral, sendo esta última a mais aceita, cuja principal evidência é a inversão de feixes vasculares.

O *androceu* tem como unidade básica o estame que é constituído pelo filete, antera com suas tecas, além do conectivo (Figura 47). Da mesma forma que o carpelo, o estame também é resultante do dobramento de folhas – os microsporofilos. Uma secção transversal da antera mostra (do exterior para o interior): a epiderme em geral unisseriada, podendo apresentar estômatos, seguida pelo endotécio (algumas camadas de células com paredes espessadas ou fibrosas), camadas intermediárias e, mais internamente, o tapete (tecido nutritivo dos precursores dos grãos-de-pólen), juntamente com o tecido esporogênico – células-mãe dos grãos-de-pólen. Entre as tecas está o conectivo que é representado por um ou mais feixes vasculares que vascularizam o filete (Figura 47).

Nas Spermatophyta os *grãos-de-pólen* ou *microgametófitos* são resultantes dos processos de *microsporogênese* e *microgametogênese*, que nas angiospermas ocorrem no interior das anteras, componentes dos estames (unidades básicas do androceu). O estame consiste no microsporofilo (folha modificada) com as anteras contendo os microsporângios (sacos polínicos) e no interior destes as células-mãe de micrósporos (células $2n$), que por meiose irão formar quatro micrósporos (n) – tétrades de micrósporos durante a microsporogênese. Nas angiospermas, cada micrósporo sofre duas divisões mitóticas originando três células: uma maior que forma o tubo polínico (célula vegetativa ou sifonogamética) e uma menor que forma os gametas propriamente ditos – microgametogênese – que, durante o processo de fecundação (dupla fecundação), um desses gametas se funde com a oosfera formando o embrião, enquanto o outro se funde aos núcleos polares formando o endosperma ($3n$), que é o tecido nutritivo do embrião.

Como mencionado anteriormente, nas gimnospermas as estruturas reprodutivas são os estróbilos e as estruturas que portam os microsporângios são escamas a partir dos quais estes se diferenciam juntamente com os micrósporos. A ontogênese dos micrósporos é semelhante àquela observada nas angiospermas, entretanto a estrutura pode variar. Nas Cycadophyta (*Cycas* sp.), por exemplo, o grão-de-pólen jovem consiste em: duas células protalares, uma célula geradora e uma célula do tubo, sendo liberados neste estágio.

Nas Coniferophyta (*Pinus* sp.) apenas uma célula protalar está presente. A célula protalar em geral se degenera, enquanto a célula geradora se divide formando a célula estéril e a espermatogênica, que origina os gametas.

Nas angiospermas os grãos-de-pólen maduros são tricelulares podendo estar organizados em mônades, tétrades (em muitas Fabaceae) ou políneas (ex. Asclepiadaceae), enquanto que nas gimnospermas são alados relacionados à polinização pelo vento. Detalhes morfológicos desses grãos-de-pólen revelam que a estrutura da parede consiste da exina, camada externa rica em esporopolenina; polímeros, que conferem resistência, podendo apresentar diferentes ornamentações muito utilizadas na taxonomia; e a camada interna, ou intina rica em celulose; além de aberturas ou poros que permitem a germinação do tubo polínico. Os grãos-de-pólen apresentam ainda grande importância taxonômica (palinotaxonomia), médica (alergias), econômica (produção de mel), paleontológica (registros fósseis), etc.

O desenvolvimento e o sentido da diferenciação das estruturas florais podem ter importantes implicações sistemáticas e filogenéticas podendo ser: centrípeto (em direção ao centro), como em muitas Myrtaceae, ou centrífugo (em direção à periferia), como em Punicaceae.

Do ponto de vista ontogenético, a formação do *fruto* ocorre durante a fecundação, resultando da diferenciação da parede do ovário, produzindo o pericarpo, e da transformação dos óvulos em sementes. O fruto auxilia na proteção, bem como na dispersão das sementes dadas as propriedades de sua parede ou *pericarpo*, que é constituída pelo *epicarpo* ou *exocarpo* – o qual corresponde à epiderme externa do carpelo; *mesocarpo* – que representa o mesofilo da folha carpelar e *endocarpo* – que consiste na epiderme interna do carpelo.

Os frutos são classificados em *simples* ou *agregados (múltiplos)*, carnosos e secos, deiscentes e indeiscentes, utilizando como critérios principais: a natureza da parede do fruto, número de lóculos e carpelos e o padrão de deiscência. Os frutos *secos* apresentam pericarpo seco, podendo ser: 1. *deiscentes* (que se abrem para a dispersão das sementes) como: *legume* – se abre por duas fendas longitudinais e ocorrem em muitas leguminosas; *cápsula* – origina-se a partir de gineceu sincárpico (2 ou mais cárpeos fundidos) com abertura poricida, ex. *Portulaca* sp. (Portulacaceae); *siliqua* – originado a partir de ovário bicarpelar com deiscência por duas valvas laterais deixando

um eixo central, ex. mostarda (Cruciferae); *folículo* – deiscência por uma única fenda, ex. *Magnolia* sp. (Magnoliales); 2. *indeiscentes* (que não sofrem abertura) como: *aquênio* – originário de flor com ovário súpero ou ínfero, com pericarpo seco com uma única semente unida por um único ponto, ex. girassol (Asteraceae); *cariopse* – pericarpo seco adnato à testa da única semente, ex. Gramineae; esquizocarpo – originário de flor com gineceu sincárpico com carpelos que se separam (merocarpos), ex. Euphorbiaceae; *sâmara* – pericarpo seco com expansão lateral em forma de ala, ex. *Tipuana* sp. (Fabaceae). Alguns dos principais frutos *carneiros* são: baga, incluindo dois tipos especiais, *pepônio* – originário de flor com ovário ínfero, com hipanto e epicarpo carnoso, ex. pepino, melancia (Cucurbitaceae) e *hispe-ridio* – epicarpo coriáceo com glândulas oleíferas e endocarpo com bolsas cheias de suco, ex. laranja, limão (*Citrus* sp., Rutaceae). Outros tipos de fruto são os *acessórios* – formados a partir de partes acessórias, tecidos não-carpelares como hipanto espessado, ex. maçã e pêra (Rosaceae); brácteas e pedúnculo da inflorescência, ex. abacaxi (Bromeliaceae); pedúnculo da flor, ex. caju (Anacardiaceae). E, finalmente, os frutos *partenocárpicos* – que independem da fecundação, ex. banana (Musaceae).

A anatomia do fruto mostra que o epicarpo ou exocarpo consiste na epiderme externa sendo semelhante à epiderme de qualquer órgão vegetal sendo uni ou multisseriada, podendo apresentar cutícula, tricomas e estômatos, bem como ser substituída pela periderme (contínua ou descontínua), ou apresentar ainda lenticelas. O mesocarpo pode ser multisseriado e parenquimático, como em frutos carnosos, ou ser pouco desenvolvido e estar predominantemente constituído por esclerênquima, como nos frutos secos. Nesse mesocarpo podem ocorrer também: tecido colenquimático, feixes vasculares, estruturas secretoras e cristais. O endocarpo corresponde à epiderme interna, podendo ser uni ou multisseriado, parenquimático (em frutos carnosos) ou fibroso (em frutos secos).

No legume, por exemplo, o epicarpo é fibroso, o mesocarpo é pouco desenvolvido e apresenta em geral células parenquimáticas e feixes vasculares, enquanto o endocarpo é fibroso ou esclerificado. A zona de deiscência, geralmente, é constituída por células fortemente lignificadas. Como mencionado anteriormente, na cariopse o pericarpo está aderido à semente sendo pouco desenvolvido (em número de camadas), estando em geral, constituído (de fora para dentro) pela epiderme lignificada, seguida muitas vezes por uma hipoderme, além de algumas camadas de células com parede

delgada, juntamente com camadas de células lignificadas ou suberificadas adjacentes à testa da semente. Em uma baga como o tomate (*Lycopersicon esculentum*, Solanaceae), por exemplo, o epicarpo e o endocarpo são formados por uma única camada, enquanto o mesocarpo é multisseriado e parenquimático (parênquima aquífero), correspondendo ao tecido suculento. Na laranja (hisperídeo) o epicarpo consiste da epiderme e colênquima que compõem o flavedo (parte amarela), enquanto que o mesocarpo é multisseriado e parenquimático, representando o albedo (parte branca). O endocarpo é formado pelas vesículas de suco. Em um fruto acessório, como o da maçã, a parte carnosa tem origem do hipanto da flor sendo parenquimática, apresentando feixes vasculares (de pétalas e sépalas), enquanto o fruto propriamente dito corresponde à parte central.

O último órgão reprodutivo tratado aqui é a *semente* que ontogeneticamente corresponde ao óvulo fecundado. Nas gimnospermas a estrutura do óvulo consiste no tegumento (em geral apenas 1) + embrião + nucelo (representado por resquícios do megasporângio), enquanto que nas angiospermas ele é formado nos tegumentos (em geral 2) + embrião, podendo estar presente ainda o endosperma, o tecido (3n) nutritivo do embrião resultante da dupla fecundação. Nas angiospermas o nucelo é em geral “consumido” durante a formação do saco embrionário, podendo ocorrer apenas resquícios desse – *perisperma*. Nas gimnospermas o tegumento do óvulo dá origem a duas camadas que correspondem ao tegumento seminal: uma camada mais externa carnosa, que geralmente se degenera, e uma camada mais interna papirácea. O óvulo nas angiospermas é, em geral, bitegmentado, em que o tegumento externo se diferencia na *testa* e o interno no *tégmen*, podendo este último estar ausente. No processo de diferenciação do óvulo a micrópila se oblitera completamente e o funículo sofre abscisão deixando uma cicatriz – o hilo. Em óvulos anátropos o funículo se funde ao tegumento formando a rafe, ex. feijão, (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae).

A testa ou tegumento externo pode estar dividido em três extratos principais: exotesta ou epiderme externa, mesotesta e endotesta ou epiderme interna, enquanto o tegumento interno ou tégmen pode estar dividido em exotégmen (camada externa) e endotégmen (camada interna). O tégmen e a testa podem estar constituídos por esclerênquima e, dependendo de onde ocorre o tecido mecânico, as sementes podem ser classificadas em tégmicas ou testais, respectivamente. Quanto à presença de endosperma, as sementes podem ser exospermadas – sem endosperma, ex. feijão (*Phaseolus*

vulgaris, Fabaceae); ou endospermadas – com endosperma, ex. mamona (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae). Vale salientar que em muitas espécies a vascularização do óvulo atinge apenas o funículo, de modo que os tegumentos podem ou não ser vascularizados.

Na maioria das angiospermas o tegumento é seco, podendo ser carnoso protegendo o embrião, além de estar envolvido com a germinação. Certas sementes apresentam estruturas especiais relacionadas à dispersão como a *carúncula* – estrutura suculenta presente na extremidade da micrópila resultante da proliferação de células do tegumento externo, ex. mamona (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae); ou *arilo* – que tem origem a partir do funículo e envolve a semente como um todo, ex. Maracujá, *Paciflora* sp., Pacifloraceae.

O *embrião* multicelular constitui um dos principais eventos evolutivos relacionados com a conquista do ambiente terrestre pelas Embryophyta. Ontogeneticamente, o embrião é um dos produtos da dupla fecundação que resulta da fusão de um dos gametas masculinos (célula espermática) com a oosfera, processo que acontece no interior do saco embrionário. Após a fecundação ocorre a formação do zigoto, que passa por uma série de divisões e fases de desenvolvimento até seu amadurecimento e formação do esporófito jovem. A primeira divisão do zigoto é assimétrica e produz uma grande célula basal, o futuro suspensor é uma célula apical menor que dará origem a todo o embrião, determinando assim a sua polaridade (o eixo raiz-caule). A partir desta divisão inicial, o embrião sofre várias outras divisões passando pelos estágios de proembrião, globular, cordiforme e torpedo. Durante o estágio cordiforme se diferencia o meristema apical caulinar, na porção superior do embrião, e o meristema radicular, na porção basal, a partir da hipófise (célula do suspensor imediatamente adjacente ao embrião). O meristema radicular irá gerar o sistema radicular da planta e o meristema apical caulinar formará o sistema caulinar, e esses dois meristemas irão promover o crescimento da planta em comprimento (longitudinal), sendo resultante das modificações do óvulo (zigoto + tegumentos) para formar a semente que, quando madura, é constituída pelo: embrião, tegumentos e endosperma (quando presente). Neste momento, a semente está pronta para germinar e produzir um novo indivíduo iniciando o ciclo de vida novamente!

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

Anatomia dos órgãos reprodutivos: polinização, fecundação e manutenção da espécie

CARPELO

Objetivo: Observar o feixe dorsal (Fd) e os feixes ventrais (Fv) que vascularizam os óvulos anátropos (Ov) e o lóculo (Lc).

Ep-Epiderme; Pa-Parênquima.

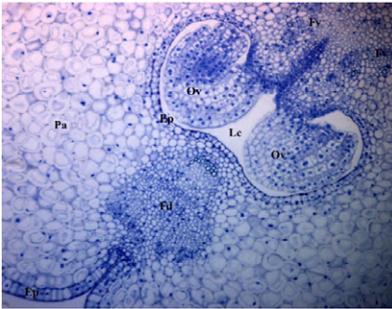


FIGURA 46: Corte transversal do carpelo (ovário) de uma espécie de lírio (Liliaceae, Monocotiledônea, ver Figura 28B, *Capítulo 8*)

FONTE: a autora.

ANTERA

Objetivo: Observar a epiderme (Ep), o endotécio (Ed), a camada média (Cm), o tapete (Tp), os grãos de pólen (Gp) e o feixe do conectivo (Cv).

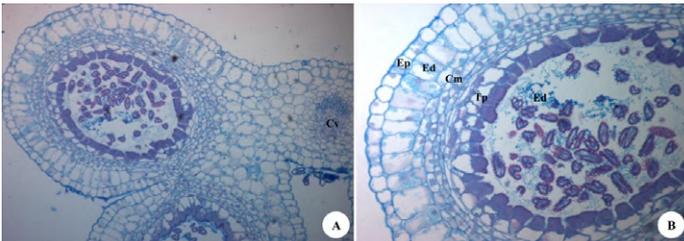


FIGURA 47: A-B. Cortes transversais da antera de uma espécie de lírio (ver Figura 28B, *Capítulo 8*)

FONTE: a autora.

EXERCÍCIO COMPLEMENTAR

- 01) Como se dá o desenvolvimento do fruto e da semente a partir da fecundação? Do ponto de vista do desenvolvimento, a que corresponde cada uma dessas?
- 02) O que é megasporogênese e megagametogênese?
- 03) O que é microesporogênese e microgametogênese?



REFERÊNCIAS

- ADAMOWICS, R.A.G. Estrutura, desenvolvimento, histoquímica e atividade antioxidante dos órgãos vegetativos de *Nymphaea amazonum* Mart & Zucc. (Nymphaeaceae) procedente do Pantanal/MS, Brasil. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Campo Grande, 2007.
- ANDRÉASSON, E. *et al.* Different myrosinase and idioblast distribution in *Arabidopsis* and *Brassica napus*. *Plant Physiology*, n. 127, p. 1750-1763, 2001.
- APEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. 2003. Anatomia vegetal. 2. ed. Minas Gerais: UFV, 2001.
- ARRUDA, E.; MELO-DE-PINNA, G.F. Wide-band tracheids in the photosynthetic and non-photosynthetic stem in species of Cactaceae. *Journal of the Torrey Botanical Society*, n.137, p. 16-29, 2010.
- BECK, C.B. An introduction to plant structure and development. Cambridge: University Press, 2005.
- BENZING, D.H. **Vascular epiphytes**. General biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.

- BERLYN, G.P.; MIKSCH, J.P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: The Iowa State Press, 1976.
- BISSING, D.R. Haupt's gelatin adhesive mixed with formalin for affixing paraffin sections to slides. **Biotechnic and Histochemistry**, n. 49, p. 116-117, 1964.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. **Microkosmos**, n. 61, p. 255, 1972.
- CARPENTER, K.J. Specialized structures in the leaf epidermis of basal Angiosperms: morphology, distribution, and homology. **American Journal of Botany**, n. 93, p. 665-681, 2006.
- CATTAL, M.B.; MENEZES, N.L. Primary and secondary thickening in the stem of *Cordyline fruticosa* (Agavaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, n. 82, p. 653-662, 2010.
- COEN, E.S.; MEYEROWITZ, E.M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. **Nature**, n. 353, p. 31-37, 1991.
- DICKISON, W.C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Academic Press, 2000.
- EAMES, A.; MACDANIELS, L.H. **An Introduction to Plant Anatomy**. New York and London: McGraw-Hill Book Company, 1947. 427p.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons, 1965.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: EdigardBlucher, 1974.
- EVERT, F.R. **Esau's plant anatomy. Meristems, cells and tissues of the body plant** – Their structure, function and development. 3th ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, Inc., 2006.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. 4th ed. Oxford: Pergamon Press, 1990.
- FAHN, A.; CUTLER, D. **Xerophytes**. Berlin: Gubrunder Borntraeger, 1992.
- FOSTER, A.S. **Practical plant anatomy**. New York: D. van Nostrand, Inc., 1949.
- FRANKLIN, G. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites and a new macerating method for wood. **Nature**, n. 155, p. 51, 1945.

- FUKUDA, H. Programmed cell death of tracheary elements as a paradigm in plants. **Plant Molecular Biology**, n.44, p. 245-253, 2000.
- GARZÓN-VENEGAS, J.; OROZCO, C.I. Organogénesis floral en *Acnistus arborescens*, *Dunalia solanacea*, *Deprea bitteriana*, *Larnax glabra* y *Larnax hawkesii-tribu* Physaleae (Solanaceae). **Caldasia**, n. 28, p. 227-242, 2006.
- GERLACH, P.B. **Botanischmikrotechnik**. Stuttgart: George Thieme Verlag, 1984.
- GIFFORD, E.M.; FOSTER, A.S. **Morphology and evolution of vascular plants**. New York: W.H. Freeman and Company, 1989.
- GOOVER, A.T. *et al.* The *Populus* homeobox gene *ARBORKNOX1* reveals overlapping mechanisms regulating the shoot apical meristem and the vascular cambium. **Plant Molecular Biology**, n. 61, p.917-932, 2006.
- IRGANG, B.E.; PEDRALLI, G.; WAECHTER, J.L. Macrófitos aquáticos da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. **Roesléria**, n. 6, p. 395-404, 1984.
- JENSEN W.A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1962.
- JOHANSEN, D. **Plant microtechnic**. New York: Mc Grow Hill Book Company, Inc., 1940.
- JUDD, W. *et al.* **Plant systematic – A phylogenetic approach**. 3th ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2008.
- KARNOVSKY, M.J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of light osmolality for use in electron microscopy. **The Journal of Cell Biology**, n. 27, p. 137A-138A, 1965.
- KRAUS, J.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Rio de Janeiro: EDUR, 1997.
- KRAUS, J.E.; SOUSA, H.C.; REZENDE, M.H.; CASTRO N.M.; VECCHI, C.; LUQUE, R. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant materials. **Biotechnic Histochemistry**, n. 73, p. 235-243, 1998.
- LEDBETTER, M.C.; PORTER, K.R. **Introduction to the fine structure of plant cells**. Berlin: Springer-Verlag, 1970.
- LEYSER, O.; DAY, S. **Mechanisms in plant development**. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2003.

- MENEZES, N.L. de *et al.* Meristematic activity of the endodermis and the pericycle in the primary thickening in monocotyledons: considerations on the "PTM". **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, n. 77, p. 259–274, 2005.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1950.
- OLIVEIRA, D.M.T.; MACHADO, S.R. **Álbum didático de anatomia vegetal**. Botucatu: Instituto de Biociências de Botucatu; UNESP, 2009.
- PRYCHID, C.J.; RUDALL, P.J.; GREGORY, M. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. **Botanical Review**, n. 69, p. 377–440, 2003.
- PURVIS, M.; COLLIER, D.; WALLS, D. **Laboratory techniques in botany**. London: Butterworths, 1964.
- RAUNKIAER, C. **The life forms of plants and statistical geography**. Oxford: Clarendon, 1934.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.E.; CURTIS, H. **Biology of plants**. 7. ed. New York: W.H. Freeman & Company, 2005.
- RUZIN, S.E. **Plant microtechnique and microscopy**. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- SASS, J.E. **Botanical microtechnique**. Iowa State College Press, 1951.
- SIMPSON, M.G. **Plant systematics**. California: Ed. Elsevier Academic Press, 2006.
- STEEVES, T.A. The shoot apical meristem and historical perspective. **Canadian Journal of Botany**, n. 84, p. 1629-1633, 2006.
- TOOKE, F.; BATTEY, N. Models of shoot apical meristem functions. **New Phytologist**, n. 159, p. 37-52, 2003.
- TURNER, G.W.; GERSHENZON, J.; CROTEAU, R.B. Development of pel-tate glandular trichomes of pepper mint. **Plant Physiology**, n. 124, p. 665-679, 2000.
- VOZNESENSKAYA, E.V. *et al.* Proof of C4 photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). **The Plant Journal**, n. 31, p. 649-662, 2002.



SOBRE A AUTORA

Emília Cristina Pereira de Arruda

Graduada em Bacharelado em Ciências Biológicas pela Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Mestre e Doutora em Ciências com Ênfase em Botânica pela Universidade de São Paulo (USP), Professora Associada 1 do Departamento de Botânica e docente do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) e coordenadora do Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg).

Título Guia teórico-prático de anatomia vegetal:
identificando células e tecidos
Autoria Emília Cristina Pereira de Arruda
Formato *E-book* (PDF)
Tipografia Open Sans
Desenvolvimento Editora UFPE



Rua Acadêmico Hélio Ramos, 20 | Várzea, Recife-PE
CEP: 50740-530 | Fone: (81) 2126.8397
E-mail: editora@ufpe.br | *Site:* www.editora.ufpe.br



PROGRAD
PRÓ-REITORIA DE GRADUAÇÃO