

Anaíze Borges Henriques
Cátia Henriques Callado
Cecília Maria Rizzini
Fernanda Reinert
Maura Da Cunha
Yocie Yoneshigue Valentin

Botânica I





Fundação

CECIERJ

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

Botânica I

Volume 2 - Módulo 2

Anaize Borges Henriques
Andrea Thompson Da Poian
Cátia Henriques Callado
Cecília Maria Rizzini
Fernanda Reinert
Maura Da Cunha
Yocie Yoneshigue Valentin



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação



Apoio:



Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

Presidente

Masako Oya Masuda

Vice-presidente

Mirian Crapez

Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Cibele Schwanke

Material Didático

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Anaize Borges Henriques

Andrea Thompson Da Poian

Cátia Henriques Callado

Cecília Maria Rizzini

Fernanda Reinert

Maura da Cunha

Yocie Yoneshigue Valentin

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Nilce Rangel Del Rio

Marcia Pinheiro

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

Departamento de Produção

EDITORA

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Kátia Ferreira dos Santos

Patrícia Paula

COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Andréa Dias Fiães

Alexandre d'Oliveira

Katy Araújo

ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

Fabiana Rocha

Jefferson Caçador

Wellington Rodrigues de Matos

CAPA

Morvan de Araujo Neto

PRODUÇÃO GRÁFICA

Oséias Ferraz

Patricia Seabra

Copyright © 2005, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

H547b

Henriques, Anaize Borges.

Botânica I. Anaize Borges Henriques – Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010. 240p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-010-7

1. Raízes. 2. Nutrição vegetal. 3. Fotossíntese.
4. Anatomia vegetal. I. Callado, Cátia H. II. Rizzini, Cecília Maria. III. Reinert, Fernanda. IV. Cunha, Maura da . V. Valentin, Yocie Yoneshigue. VI. Título

CDD: 581

Governo do Estado do Rio de Janeiro

Governador
Sérgio Cabral Filho

Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia
Alexandre Cardoso

Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Vieiralves

UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL
DO RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO
DO RIO DE JANEIRO**
Reitora: Malvina Tania Tuttman

SUMÁRIO

Aula 18 – Organização estrutural da raiz _____	7
Aula 19 – Adaptações de raiz _____	21
Aula 20 – Absorção de água em plantas _____	39
Aula 21 – Translocação de solutos orgânicos _____	51
Aula 22 – Nutrição vegetal _____	59
Aula 23 – Sustentação e organização estrutural do caule _____	81
Aula 24 – Adaptações dos caules _____	101
Aula 25 – (Prática) Raiz _____	113
Aula 26 – (Prática) Morfologia externa, interna (anatomia) e transporte de solutos no caule _____	117
Aula 27 – Organização estrutural da folha _____	125
Aula 28 – Fotossíntese _____	139
Aula 29 – Transpiração _____	163
Aula 30 – Adaptação das folhas _____	185
Aula 31 – Morfologia externa, interna (anatomia) e transporte de solutos no caule _____	205
Aula 32 – Folha II: fisiologia _____	211
Gabarito _____	219
Referências _____	237

Ao longo desta aula, você aprenderá a reconhecer uma raiz através da estrutura interna, seus tecidos e funções. Ao final, deverá estar apto a:

- Caracterizar uma raiz através da estrutura interna.
- Descrever a origem e formação dos tecidos.
- Caracterizar a estrutura primária e secundária da raiz.
- Conhecer o desenvolvimento de raízes laterais.
- Conhecer as raízes adventícias.

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, aprendemos a caracterizar os órgãos vegetativos das plantas. Observamos detalhes da morfologia externa das raízes, dos caules e das folhas. Nesta aula serão analisados então a morfologia interna das raízes, os tipos de tecidos encontrados e suas funções relacionadas.

O QUE ENCONTRAMOS NA ESTRUTURA INTERNA DAS RAÍZES?

A raiz é um órgão vegetativo que apresenta como principais funções a absorção de água e sais minerais e a fixação do vegetal ao substrato. Pode também atuar como órgão de armazenamento, conforme ocorre em raízes de cenoura, batata-doce, beterraba, entre outras. Observe em detalhe, na **Figura 18.1**. As raízes são ainda responsáveis pelo transporte de substâncias através do xilema e do floema. Para desenvolver tais funções e adaptações ao meio, a estrutura interna da raiz apresenta tecidos associados a essas funções e/ou adaptações que serão descritas a seguir.

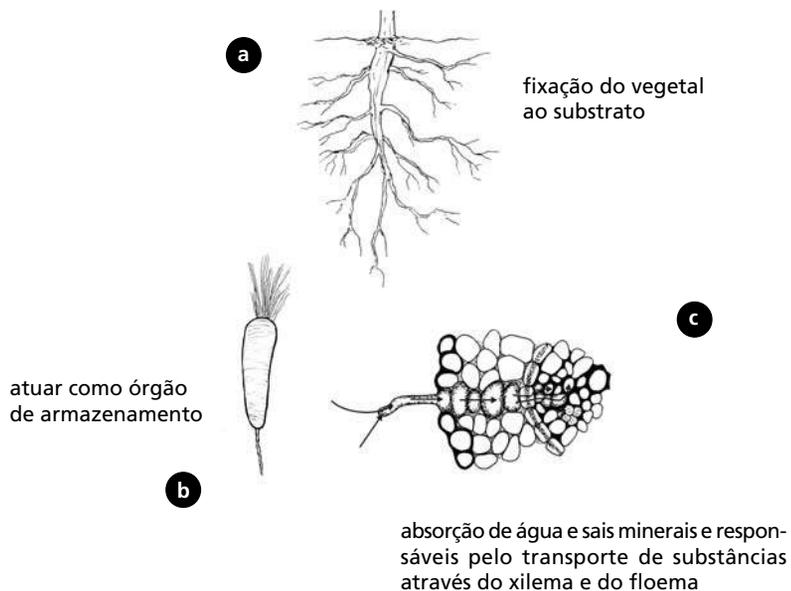


Figura 18.1: Funções da raiz: (a) esquema de uma raiz principal. (b) esquema de uma cenoura. (c) corte transversal de uma raiz.

COMO OCORREM A ORIGEM E A FORMAÇÃO DOS TECIDOS?

A raiz inicia seu desenvolvimento na radícula do embrião. Uma importante diferença entre grupos vegetais é evidenciado durante o desenvolvimento da radícula. Nas Gimnospermas e Dicotiledôneas, a radícula cresce formando a raiz principal que, mais tarde, dará origem às raízes laterais, passando a formar o sistema radicular axial ou pivotante (rever definições na Aula 17). O sistema radicular pode sofrer ou não um crescimento em espessura ou um crescimento secundário. Nas Monocotiledôneas, a raiz principal tem vida curta e o sistema radicular é formado por raízes adventícias que se originam do caule. Essas raízes adventícias e suas raízes laterais darão origem ao sistema radicular fasciculado ou em cabeleira e não sofrem crescimento secundário.

Em geral, o meristema apical, na extremidade inferior do hipocótilo, origina a raiz do embrião, exceto nas Gimnospermas. Conforme já foi dito antes na Aula 6, durante o seu desenvolvimento, o ápice da raiz é coberto por um tecido que irá proteger a região meristemática, conhecida como coifa ou caliptra; por isso, o meristema da raiz ou ápice radicular é denominado subapical. As células da coifa secretam mucopolissacarídeos que auxiliam na penetração da raiz no solo durante seu crescimento. Acredita-se ainda que a coifa seja responsável pelo crescimento geotrópico positivo das raízes subterrâneas. Essa função é atribuída aos grandes e numerosos grãos de amido – estatólitos – existentes, que transmitiriam estímulos gravitacionais à membrana plasmática das células que os possuem.

O meristema que dará origem à coifa recebe o nome de caliptrogênio. A coifa se desenvolve continuamente, renovando suas células durante toda vida da planta. Em muitas plantas, as células centrais da coifa constituem uma estrutura mais diferenciada que normalmente recebe o nome de columela. A coifa é aparentemente encontrada nas raízes de quase todas as plantas, exceto em algumas parasitas.

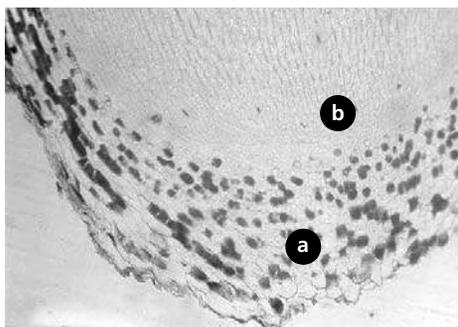


Figura 18.2: Corte longitudinal de uma espécie de aráceas. Detalhe da ponta da raiz. Em algumas células da coifa (a), podemos observar conteúdo vacuolar de compostos fenólicos; (b) região meristemática.

Na região subopical da raiz, o promeristema tem disposição definida e variável nos diferentes grupos vegetais. Observamos, então, dois tipos principais de organização: no primeiro caso, o cilindro vascular, o córtex e a coifa que tem fileira própria de células iniciais; no segundo, todas as regiões têm iniciais comuns. Ainda nessa região meristemática, é bom lembrar que o termo inicial, meristema, é utilizado para denominar a célula que se divide repetidamente; no entanto, ela mesma permanece meristemática. Estudos do promeristema radicular indicam certa inatividade das células iniciais, apesar de uma atividade mitótica mais intensa ocorrer a uma pequena distância dessas células. Assim, o promeristema é constituído por um corpo de células iniciais centrais, quiescentes, que chamaremos de centro quiescente, e pelas camadas celulares periféricas que se dividem ativamente.

Os tecidos meristemáticos como protoderme, meristema fundamental e procâmbio dão origem, respectivamente, à epiderme, ao córtex e ao sistema vascular, constituindo a estrutura primária da raiz. Uma das características marcantes da diferenciação epidérmica é o aparecimento dos pêlos radiculares, também denominados pêlos absorventes, que atingem seu maior desenvolvimento após a região de diferenciação ou alongamento, aproximadamente no mesmo ponto em que tem início a maturação do xilema. O córtex aumenta em diâmetro, em decorrência de divisões periclinais e do aumento radial das células. A camada mais interna é denominada endoderme, caracterizada por um espessamento de suberina, conhecido como estria de Caspary. Logo após a endoderme, identificamos a parte mais interna da raiz – o cilindro vascular – e a primeira camada é conhecida como periciclo. A diferenciação vascular tem início com uma crescente vacuolização e alongamento dos elementos do floema, formando assim o protofloema e, a seguir, os primeiros elementos do protoxilema localizados junto ao periciclo.

ESTRUTURA PRIMÁRIA DA RAIZ

Para facilitar o entendimento da estrutura primária da raiz, utilizaremos um corte transversal. Com isso, podemos observar a clara separação entre os três sistemas de tecidos: o revestimento, o fundamental e o vascular que serão descritos a seguir.

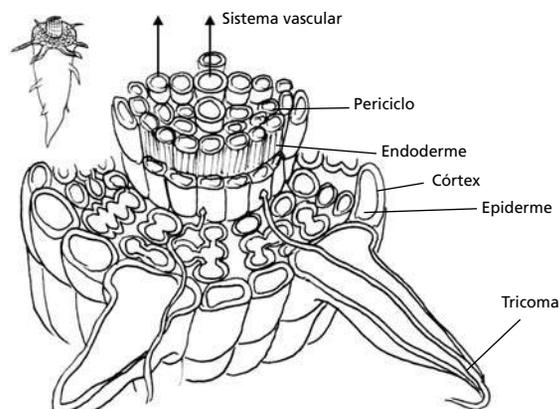


Figura 18.3: Esquema de um corte transversal de raiz em estrutura primária.

Sistema de revestimento

De maneira geral, a epiderme apresenta apenas uma camada de células que denominamos uniestratificada, com exceção do **VELAME** de algumas plantas aéreas, que será visto no próximo capítulo sobre adaptações de raiz. Na região pilífera de raízes subterrâneas, as células epidérmicas normalmente apresentam paredes delgadas e desprovidas de cutícula. Na região mais madura da raiz, porém, onde a epiderme persiste por maior tempo, as paredes mais externas podem sofrer espessamento e se tornarem lignificadas. Geralmente, a superfície da raiz é desprovida de cutícula.

O **VELAME** é um tecido encontrado em raízes de orquídeas que se origina de tecidos não diferenciados da protoderme e na maturidade consiste em múltiplas camadas de células mortas.

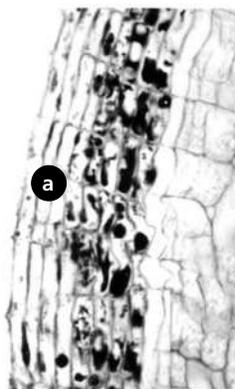


Figura 18.4: Corte transversal da raiz de *Orquidea sp.*; (a) detalhe do velame.

Uma importante característica da epiderme de raízes, como se viu, é a formação dos pêlos radiculares ou absorventes. Esses pêlos se originam no ápice da raiz, a partir de divisões desiguais de células da protoderme, formando projeções tubulares que aumentam a área da célula epidérmica. Eles são adaptados à absorção de água e dos solutos nela dissolvidos. A região dos pêlos absorventes é limitada a poucos centímetros acima do meristema apical e anterior às porções mais maduras da raiz onde pode ser observada a formação das raízes laterais. Algumas plantas herbáceas e, especialmente, as aquáticas, não apresentam pêlos absorventes.

Sistema fundamental

Atribuímos ao sistema fundamental o nome córtex, região entre a epiderme e o sistema vascular. Na maioria das Dicotiledôneas e das Gimnospermas, o córtex da raiz está constituído principalmente por células parenquimáticas. Nas Monocotiledôneas, além do parênquima, o esclerênquima também está muito bem representado. É comum observar que o córtex nas raízes é mais bem desenvolvido que nos caules, porque essa região, de maneira geral, desempenha um importante papel no armazenamento de substâncias. No córtex da raiz é muito freqüente a existência de espaços intercelulares de origem esquizógena. Em algumas plantas, como, por exemplo, em espécies dos gêneros *Smilax* (Figura 5.3), *Iris* e *Citrus*, ocorre uma camada diferenciada de células por baixo da epiderme, denominada exoderme. A exoderme corresponde à parte mais externa do córtex, com uma ou mais camadas de células. Tem como característica paredes suberizadas e/ou lignificadas. A exoderme é considerada um tecido protetor.

A camada mais interna do córtex é representada pela endoderme. Observamos que a endoderme apresenta camada unisseriada e compacta e está presente nas plantas vasculares. Durante seu desenvolvimento, ocorre a formação de um espessamento de suberina que constitui uma faixa contínua nas paredes radiais e transversais (paredes anticlinais) de suas células. A estrutura definida por esse espessamento se denomina estria de Caspary e é responsável pelo direcionamento do fluxo hídrico para o sistema vascular da planta. As células da endoderme podem sofrer ainda um espessamento adicional de suberina e lignina em suas paredes, como é freqüentemente observado nas Monocotiledôneas.

Esse espessamento, contudo, não acontece simultaneamente em todas as células endodérmicas. O espessamento parietal ocorre primeiro nas células situadas em frente aos pólos de floema e, progressivamente, se difunde em direção aos pólos de xilema. Quando isso sucede, efetua-se o aparecimento de células de passagem. Essas células nada mais são que algumas células da endoderme, localizadas em frente aos pólos de xilema que apresentam apenas as estrias de Caspary e, portanto, não sofreram o espessamento adicional de suberina e lignina. As células de passagem podem permanecer durante toda a vida da raiz ou desenvolver paredes lignificadas, como as demais células endodérmicas.

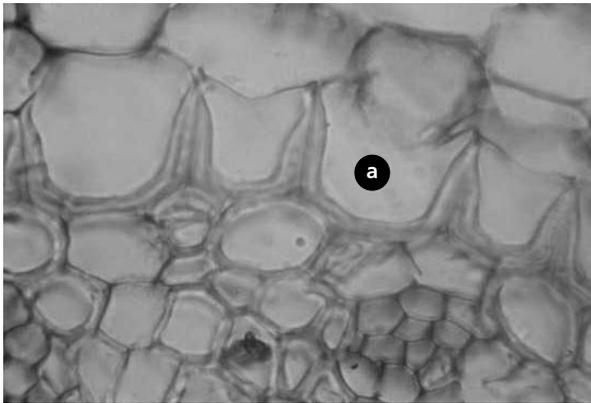


Figura 18.5: Corte transversal da raiz de *Sansevieria* sp. Detalhe da camada da endoderme (a), com espessamento adicional em forma de "U".

SISTEMA VASCULAR

O sistema vascular é constituído pelos tecidos vasculares e por uma ou mais camadas de células não vasculares denominadas periciclo. O periciclo está localizado entre a endoderme e o sistema vascular e é constituído de elementos do xilema e do floema. É esse tecido que dará origem às raízes laterais e à parte do câmbio vascular e, em muitas espécies, também dará origem ao felogênio, meristema secundário da casca. Os tecidos vasculares são compostos pelos diversos tipos celulares encontrados no xilema, geralmente em forma de um maciço sólido, provido de projeções denominadas arcos que se dirigem ao periciclo; neste caso, o cilindro vascular é sólido. Os feixes floemáticos alternam-se com os arcos do xilema.

O número de arcos é variável e as raízes podem ser denominadas diarcas quando apresentam dois arcos, triarcas com três arcos, e poliarcas com vários.

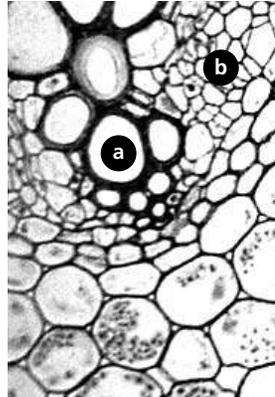


Figura 18.6: Corte transversal de uma raiz. Detalhe da posição alternada nos feixes de xilema (a) e floema (b).

DESENVOLVIMENTO DAS RAÍZES LATERAIS

Uma importante diferença entre caules e raízes pode ser observada na origem dos órgãos laterais. Enquanto folhas e gemas axilares desenvolvem-se na superfície da protoderme, apresentando uma procedência do tipo exógeno, as raízes laterais se originam endogenamente da raiz principal e com alguma distância do ápice radicular, em resposta a estímulo hormonal. Pelo tipo de disposição das raízes laterais, elas aumentam a superfície de contato e tornam a água e os nutrientes mais acessíveis à planta. Esse aspecto do crescimento da planta tem uma considerável importância econômica, porque pode alterar o vigor da soja e das plantas de horticultura, sob mudança de condições de crescimento. Na maioria das plantas com sementes, as raízes laterais se originam do periciclo.

Conforme já foi dito, portanto, as raízes laterais são formadas a partir do periciclo da raiz principal, apresentando assim uma origem interna ou endógena. A primeira indicação do início da formação dessa raiz é a presença de divisões anticlinais e periclinais do periciclo e o aumento da densidade do citoplasma em células específicas desse tecido. Ao contrário da maioria das células, as do periciclo estão presas à fase G2 do ciclo celular, não podendo finalizar sua divisão durante a iniciação da raiz. Raízes laterais geralmente surgem e estão dispostas em círculos opostos ao pólo protoxilema da raiz principal ou estão opostas aos pólos do floema em algumas Monocotiledôneas. Portanto, é necessária

a divisão celular anticlinal precoce e a subsequente divisão anticlinal do periciclo altamente programada e ordenada, onde a célula do primórdio da raiz lateral assume a sua identidade bastante cedo.

Durante o início da ontogênese, o primórdio processa um pequeno e rudimentar ápice que rapidamente se torna organizado. O meristema secundário recém-formado geralmente não se torna muito ativo até o desenvolvimento da raiz ter sido suficiente para emergir da raiz principal. As divisões do periciclo que dão início à formação das raízes laterais ocorrem próximo à região de alongamento, nos tecidos da raiz parcial ou totalmente diferenciados.

Nas raízes das Angiospermas, as células derivadas, tanto do periciclo como da endoderme, comumente contribuem para a formação do primórdio da nova raiz, embora em muitos casos, as derivadas da endoderme tenham vida curta. Enquanto a raiz lateral jovem aumenta em tamanho, a raiz principal começa a formar espaço mecanicamente através do córtex. Isso ocorre possivelmente secretando enzimas que digerem algumas das células corticais localizadas em seu caminho. Enquanto ainda jovens, os primórdios da raiz desenvolvem a coifa e o meristema apical e surgem os meristemas primários. Inicialmente, os sistemas vasculares da raiz lateral e da raiz principal não estão conectados entre si. São conectados posteriormente, quando as células derivadas do parênquima entre eles diferenciam-se em xilema e floema.

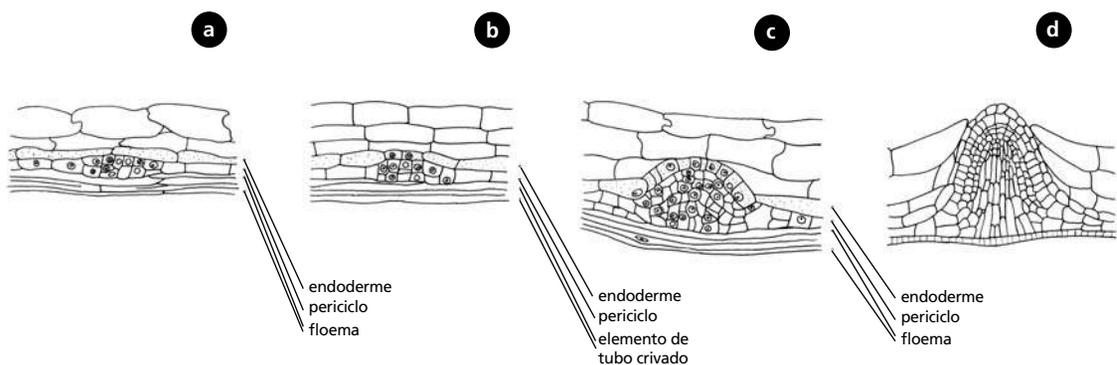


Figura 18.7: Esquema do desenvolvimento de uma raiz lateral.

ESTRUTURA SECUNDÁRIA

Ao mesmo tempo que observamos o crescimento secundário do caule, inicia-se também o crescimento em espessura da raiz. Esse crescimento começa com uma ruptura em seu corpo primário, quando feixes do floema primário são separados do xilema também primário, através da formação de elementos vasculares secundários por meio do câmbio vascular. Então, o crescimento secundário da raiz e também de caules consiste na formação de tecidos vasculares – elementos de xilema e floema secundários – a partir do câmbio vascular e da periderme, que é composta, predominantemente, de súber para formar a casca. Em geral, as raízes de Monocotiledôneas não apresentam crescimento secundário e, assim, consistem inteiramente em tecidos primários. Além disso, as raízes de muitas eudicotiledôneas herbáceas desenvolvem pouco ou nenhum crescimento secundário e permanecem com uma composição predominantemente primária.

Podemos observar, então, que em raízes que apresentam crescimento secundário, o câmbio vascular se inicia por divisões das células do procâmbio que permanecem meristemática e estão localizadas entre o xilema e o floema primários, nas regiões de atividade cambial. Logo a seguir, as células do periciclo, opostas aos pólos do protoxilema, também se dividem e as células-irmãs internas, resultantes daquelas divisões, contribuem para formar o câmbio vascular. Neste momento, então, observamos o câmbio vascular envolvendo completamente a massa central de xilema.

Conforme também ocorre no caule, o câmbio da raiz produz elementos do xilema para o interior e elementos do floema para o exterior. Por intermédio de uma atividade acentuada nas regiões situadas entre os raios do xilema, tais atividades são preenchidas com elementos de parênquima radial. Assim, finalmente, resulta uma parte lenhosa central em forma de coluna.

É bom ficar atento à mudança de organização de tecidos durante o aparecimento do crescimento secundário na raiz. Na estrutura primária, o xilema se alterna com o floema. O câmbio vascular é formado opostamente aos feixes de floema e começa a produzir xilema secundário para o lado de dentro, enquanto os feixes de floema primário são deslocados para fora de suas posições anteriores, entre as projeções do xilema primário.

Quando a região do câmbio oposta aos pólos de protoxilema estiver em divisão ativa, o câmbio vascular, como um todo, apresentará um contorno circular e o floema primário já estará separado do xilema também primário. Com o grande aumento em largura pelo crescimento secundário, uma boa parte do floema primário é comprimido ou obliterado. Suas fibras podem ser seus únicos componentes remanescentes distinguíveis nas raízes que apresentaram crescimento secundário. O xilema secundário da raiz que dará origem ao lenho é bastante semelhante ao do caule. No entanto, ele difere pela presença de um sistema vascular primário central, na medida em que nessa região do caule é encontrado um tecido medular parenquimático. Enquanto os raios do lenho são estabelecidos opostamente aos pólos do xilema do sistema vascular, no decorrer do crescimento em espessura nascem outros desse tipo.

Outro meristema secundário é formado para completar o crescimento secundário da raiz. Na maioria das raízes lenhosas, uma camada protetora de origem secundária – a periderme – substitui a epiderme como o tecido de revestimento dessa região da raiz. A formação da periderme usualmente segue o início da formação do xilema e do floema secundários. Divisões das células do periciclo produzem um aumento no número de camadas numa extensão radial. Um cilindro completo de câmbio da casca – o felogênio – produz súber para o lado externo e feloderma para o lado interno. Coletivamente, esses três tecidos – súber, felogênio e feloderma – formam a periderme. Algumas regiões da periderme permitem as trocas gasosas entre a raiz e a atmosfera do solo. São as lenticelas, áreas esponjosas na periderme com numerosos espaços intercelulares que permitem a passagem do ar.

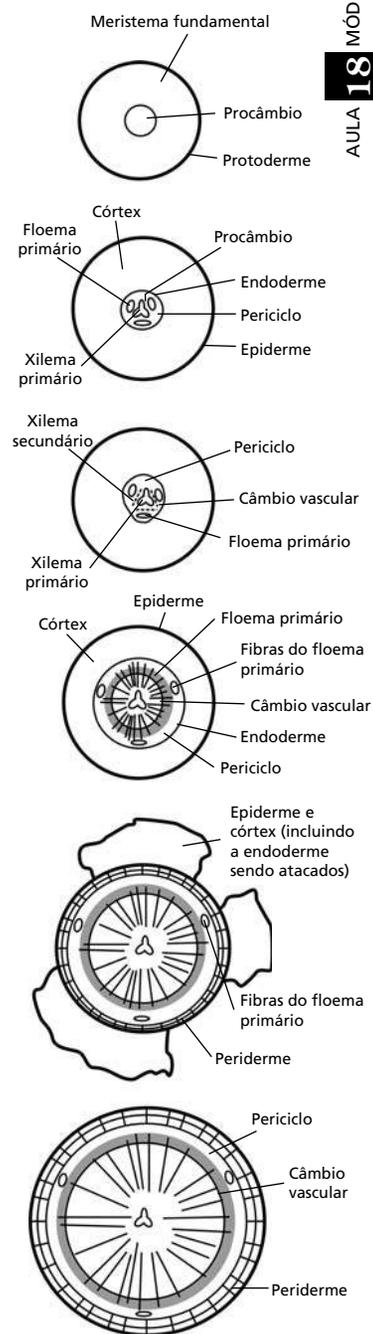


Figura 18.8: Esquema resumindo a diferenciação da raiz no meristema subapical, em estrutura primária e em estrutura secundária.

ANATOMIA DAS RAÍZES ADVENTÍCIAS

Raízes adventícias são aquelas, que se originam em partes aéreas das plantas, em caules e, algumas vezes, em folhas, em caules subterrâneos e em regiões mais ou menos velhas das próprias raízes. Podem desenvolver-se em plantas intactas, crescendo em condições naturais ou após sofrer algum tipo de estímulo. A origem dessas raízes, assim como a das laterais, é endógena. As raízes adventícias formam-se nas proximidades dos tecidos vasculares na região do periciclo e crescem entre os tecidos localizados ao redor do seu ponto de origem. Seu desenvolvimento é semelhante ao das laterais. Em caules mais velhos, as raízes adventícias podem encontrar um obstáculo ao seu crescimento, devido à presença de uma bainha esclerenquimática perivascular que pode desviar a raiz de seu curso normalmente radial. Em geral, as raízes adventícias são **SIFONOSTÉLICAS**. Já nas Dicotiledôneas e nas Gimnospermas, as raízes geralmente são protostélicas, pois o cilindro vascular é sólido.

SIFONOSTELO

Tipo de estelo – cilindro central do eixo (caule e raiz) – em que o sistema vascular aparece em forma de cilindro oco, isto é, a medula está presente; protostélicas: tipo mais simples de estelo contendo uma coluna sólida de tecido vascular.

RESUMO

A raiz é um órgão vegetativo que apresenta como principais funções a absorção (de água e sais minerais), fixação no substrato, armazenamento e transporte de substâncias. Na raiz encontramos os três sistemas localizados em outros órgãos e os tecidos que aparecem na epiderme, no córtex e no sistema vascular tiveram origem, respectivamente, na protoderme, no meristema fundamental e no procâmbio. O sistema de revestimento é geralmente composto por uma única camada de células e tem como característica o desenvolvimento de pêlos absorventes. O sistema fundamental pode ser bastante variado, mas é formado principalmente por células parenquimáticas. Em algumas espécies, encontramos nesse sistema a exoderme que é uma camada protetora com espessamento de suberina ou lignina e também a última camada do córtex, denominada de endoderme e que tem como característica as estrias de Caspary. O sistema vascular é formado por tecidos vasculares e por uma camada não vascular: o periciclo. Os tecidos vasculares na raiz, xilema e floema, se alternam em estrutura primária. Diferente da formação das ramificações laterais dos caules, a formação de raízes laterais é endógena, iniciando-se no periciclo. Durante o crescimento das raízes existe o incremento também em largura, quando ocorre diferenciação secundária da raiz.

ATIVIDADES

1. Qual a importância da coifa para a raiz?
2. Com relação ao estágio primário de crescimento das raízes, responda:
 - a) Uma seção transversal de uma raiz, em estrutura primária, revela nítida separação entre três sistemas de tecidos. Quais são eles?
 - b) Esquematize uma raiz primária típica.
3. Assinale (V) se for verdadeiro ou (F) se for falso, nas sentenças abaixo:
 - () Pêlos radiculares e velame são especializações típicas de células da epiderme;
 - () O crescimento secundário em raízes é resultante da atividade do câmbio e do felogênio;
 - () Endoderme é uma barreira efetiva ao transporte simplástico de nutrientes;
 - () A atividade do câmbio produz xilema para fora e floema para dentro.
4. Caracterize anatomicamente a endoderme.
5. Como ocorre o crescimento secundário?
6. Descreva o desenvolvimento das raízes laterais.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como as variações morfológicas nesse órgão se refletem na estrutura interna da raiz e como essas variações se relacionam às diferentes estratégias de colonização desempenhadas pelas plantas.

objetivos

Os objetivos desta aula são:

- Caracterizar os diferentes tipos de adaptações em raízes aéreas, subterrâneas e aquáticas.
- Conhecer as mudanças adaptativas das raízes em situações de estresse.
- Entender as diversas associações simbióticas que ocorrem nas raízes.

Pré-requisitos

Para uma melhor compreensão desta aula, é preciso que você reveja as Aulas 17 e 18.

INTRODUÇÃO

As raízes, da mesma forma que os caules e folhas, apresentam adaptações a condições em diferentes habitats. Essas adaptações podem ocorrer tanto nas raízes aéreas, como nas subterrâneas e aquáticas.

Como complemento desta aula, trataremos também das mudanças adaptativas decorrentes de estresse por seca e encharcamento do solo, assim como de algumas associações simbióticas entre raízes de plantas com fungos e bactérias.

ADAPTAÇÕES EM RAÍZES AÉREAS

Como sabemos, a maioria das raízes penetra no solo. No entanto, muitas não o fazem, permitindo a certas plantas uma adaptação melhor às condições especiais de vida. Podemos exemplificar isso citando as plantas parasitas, trepadeiras, epífitas, paludosas, rupícolas, entre outras.

As raízes aéreas se originam geralmente do caule, sendo então adventícias (veja Aula 17). Suas funções variam de acordo com o tipo de adaptação ao habitat. Ocorrem em muitas plantas e alcançam o seu maior desenvolvimento entre as espécies tropicais. A seguir, veremos os principais tipos de adaptações em raízes aéreas:

SUGADORAS ou **HAUSTÓRIOS**: são raízes encontradas em plantas semiparasitas ou parasitas, servindo para a retirada de seiva inorgânica e orgânica. A erva-de-passarinho (várias espécies de Loranthaceae) possui folhas normais clorofiladas e suga do hospedeiro a seiva inorgânica (**Figura 19.1**). Já o cipó-chumbo (*Cuscuta sp.*, Cuscutaceae) é afilo, aclorofilado e retira do hospedeiro a seiva orgânica (**Figura 19.2.a e b**). Os apressórios são os órgãos de contato com o hospedeiro; possuem em seu interior raízes finas denominadas haustórios, que penetram na planta hospedeira e absorvem a seiva.

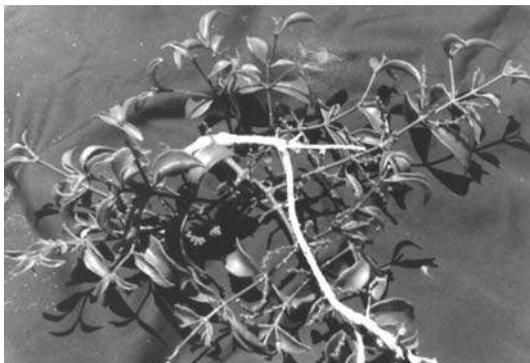


Figura 19.1: Planta semiparasita (erva-de-passarinho).

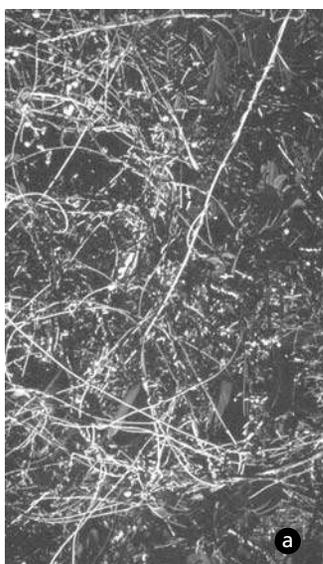


Figura 19.2: (a) Planta parasita (cipó-chumbo) – aspecto geral; (b) detalhe dos haustórios.

GRAMPIFORMES: são raízes que ocorrem em plantas trepadeiras; apresentam-se em forma de gancho, o que permite a fixação do vegetal ao suporte (seja outra planta ou não). Ex.: hera (*Hera sp.*, Moraceae), planta que pode se fixar a locais íngremes, como muros e pedras (Figura 19.3).

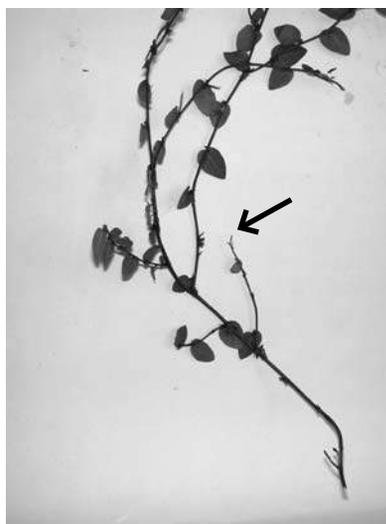


Figura 19.3: Planta trepadeira (hera) com raízes grampiformes (seta).

SUPORTES ou ESCORAS: são raízes que partem do caule em direção ao solo, aumentando a área de sustentação do vegetal (Figura 19.4). São encontradas, geralmente, em plantas que se desenvolvem em pântanos e manguesais. Ex.: pândano (*Pandanus sp.*, Pandanaceae); mangue-vermelho (*Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae); milho (*Zea mays*, Gramineae).



Figura 19.4: Planta com raízes do tipo suporte ou escora (*Pandanus sp.*).

RESPIRATÓRIAS ou PNEUMATÓFOROS: são raízes típicas de plantas que se desenvolvem em solos alagados, como o mangue (Figura 19.5). Crescem com geotropismo negativo até ficarem expostas ao ar. Apresentam externamente diversos orifícios (lenticelas), denominados pneumatódios, e, internamente, possuem em um aerênquima bem desenvolvido; essas estruturas permitem uma perfeita aeração das raízes que permanecem submersas no lodo ou cobertas de água. No mangue, elas atingem o nível das marés altas. Ex.: mangue-preto (*Avicennia spp.*, Verbenaceae).



Figura 19.5: Planta com raízes respiratórias ou pneumatóforos (Gimnosperma).

ASSIMILADORAS: são raízes, expostas à luz, que possuem clorofila e, portanto, realizam a fotossíntese (Figura 19.6). Comuns em orquídeas epífitas. As raízes maduras de orquídeas são compostas pela exoderme, o eixo vascular central e o córtex que contém uma camada de endoderme. Uma camada externa, conhecida como velame, cobre esses tecidos. O velame origina-se de tecidos não diferenciados da protoderme e, na maturidade, consiste em múltiplas camadas de células mortas. Atualmente, o velame tem recebido a atribuição de estar diretamente envolvido na captação, acúmulo e movimento da água e dos sais, sob condições de poucos minerais disponíveis. Parece, contudo, que o velame atua em um grande número de funções, incluindo fotossíntese e adesão de raízes ao substrato.



Figura 19.6: Planta com raízes do tipo assimiladora (orquídea).

COLETORAS: são raízes que ocorrem em algumas plantas rupícolas (desenvolvem-se sobre pedras) ou em plantas epífitas (desenvolvem-se sobre outro vegetal). Essas raízes apresentam geotropismo negativo e crescem intensamente em torno da planta, servindo, assim, para retenção de matéria orgânica. Ex.: sumaré (*Cyrtopodium sp.*, Orquidaceae).

TABULARES: são raízes lateralmente achatadas, como tábuas, e atingem grande desenvolvimento (Figura 19.7). Partindo do caule, chegam ao solo, aumentando a superfície de fixação do vegetal. Possuem uma parte aérea e outra subterrânea. São encontradas em árvores de grande porte, como a figueira (*Ficus sp.*, Moraceae) e o pau-d'alho (*Galesia sp.*, Phytolaccaceae).



Figura 19.7: Planta com raízes tabulares (sumaúma).

ESTRANGULADORAS: são raízes que, ao crescerem, envolvem o substrato (Figura 19.8), que pode ser o caule de outro vegetal, ou muros, pedras, paredes etc. Ex.: mata-pau (*Ficus sp.*, Moraceae).



Figura 19.8: Planta com raízes estranguladoras (mata-pau).

ADAPTAÇÕES EM RAÍZES SUBTERRÂNEAS

O principal mecanismo de adaptação em raízes subterrâneas é a tuberização, ou seja, a transformação das raízes em órgão de armazenamento de reservas. Abordaremos também neste tópico as características das raízes de plantas xerófitas, comuns em algumas formações fitogeográficas do Brasil.

RAÍZES TUBEROSAS: são hipertrofiadas, devido ao acúmulo de reservas nutritivas, como o amido. A raiz apresenta-se com consistência carnosa e volumosa, tomando formas especiais (**Figura 19.9**). A tuberização tanto atinge a raiz primária (ex.: cenoura, beterraba, nabo, rabanete) como as secundárias (ex.: batata-doce, mandioca); pode ocorrer também em raízes adventícias, como na dália (*Dahlia pinnata*). Anatomicamente, as raízes tuberosas se desenvolvem de três maneiras diferentes dependendo da espécie. Pode ocorrer através da proliferação de parênquima nos tecidos vasculares secundários (ex.: cenoura); através de câmbios acessórios (ex.: beterraba); ou através de câmbios adicionais, que se desenvolvem ao redor de elementos de vasos isolados ou agrupados, dando origem ao parênquima de reserva em ambas as direções (ex.: batata-doce).

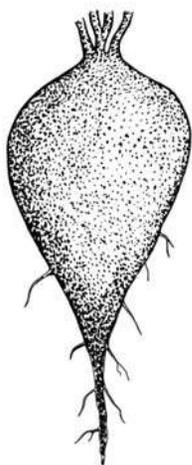


Figura 19.9: Desenho de uma raiz tuberosa.

RAÍZES XEROMÓRFICAS: as raízes de certas xerófitas são amplamente expandidas e superficiais para otimização da absorção de água. Uma característica comum nessas raízes é a pouca tuberização e a ausência de pêlos absorventes. Essas raízes também podem ser suculentas por apresentarem células grandes de reserva de água no córtex. Algumas plantas de regiões de seca apresentam a casca com desenvolvimento espesso, esclerificado e com descamações e rachaduras. Cactáceas e outras plantas suculentas conservam água durante prolongados períodos de seca tendo pouca ou nenhuma ramificação de raízes laterais. Quando há o aumento de potencial de água no solo, esse sistema dormente de raízes forma rapidamente outras novas raízes laterais, capazes de absorver grandes quantidades de água.

ADAPTAÇÕES EM RAÍZES AQUÁTICAS

As plantas aquáticas, assim como as terrestres, apresentam um bom desenvolvimento das raízes, apesar dos vários graus de especialização, incluindo o **DIMORFISMO** das raízes com relação à presença ou não de pêlos absorventes. Podemos dizer que o sistema radicular dessas plantas é composto de **RAÍZES HIDROMÓRFICAS**. Como consequência da pouca necessidade do suporte mecânico e da eficiência de condução, o sistema vascular é estreito e reduzido. Essa redução tem sido relacionada com seu grau de especialização. Por exemplo, as plantas aquáticas emergentes têm pouca redução desses tecidos em relação às submersas. Outra característica encontrada em raízes aquáticas é o aerênquima, tecido parenquimático especializado em armazenar ar entre as células. Esse tecido tem como principal característica a presença de grandes e numerosos espaços intercelulares ou lacunas onde o ar é acumulado. Dentro da água, a solubilidade do oxigênio é menor. Como o O_2 é imprescindível à manutenção das células, nessas raízes este tecido é destinado ao armazenamento de gases, que também auxilia na flutuação.

DIMORFISMO

Que apresenta duas formas.

ADAPTAÇÕES EM SITUAÇÕES DE ESTRESSE (SECA E ENCHARCAMENTO)

As raízes também podem promover grandes mudanças adaptativas durante períodos de transição entre as condições hídricas adequadas e a seca ou o encharcamento, que levam ao estresse. A maioria das plantas sem suprimento de água apresentam morte celular nas raízes, começando da epiderme para o centro no sistema vascular. Esse processo pode ser detido na endoderme. Em *Allium cepa* (Liliaceae), a estria de Caspary e a lamela de suberina da endoderme (veja Aulas 20 e 23) têm se mostrado resistentes ao movimento da água da base da raiz para o solo seco, permitindo que as camadas internas sobrevivam por mais de 24 semanas em um meio que não contém água livre.

Uma resposta anatômica comum das raízes em zonas de encharcamento é o desenvolvimento do aerênquima (veja a Aula 8) no córtex (para suprir a falta de oxigênio) e a suberização da exoderme e da endoderme. O crescimento de raízes em solo encharcado e em condições de salinidade é um problema muito difundido da agricultura. Algumas espécies respondem ao estresse salino do solo, desenvolvendo um grande número de mecanismos adaptativos que permitem a manutenção de algum crescimento sob essas condições. O estresse por salinidade é conhecido por induzir a redução na taxa de crescimento da raiz, reduzindo a formação de raízes laterais (diminuição da superfície de perda de água para o meio) e por provocar mudanças no tempo de maturação da célula e no incremento da vacuolização celular, além de outras alterações citológicas.

ASSOCIAÇÕES SIMBIÓTICAS

Devido à importância de sua utilização em programas de recuperação de solos pobres de áreas degradadas e do uso agrícola, detalharemos nesta aula as associações simbióticas de raízes de plantas com fungos e bactérias.

MICORRIZAS

As micorrizas são associações simbióticas entre o micélio de fungos e as raízes de plantas. Como a ocorrência é muito alta, elas são consideradas um dos principais tipos de simbiose na natureza. Os fungos crescem dentro e fora do corpo da raiz, conseqüentemente aumentando a área de absorção de água e também dos íons nela dissolvidos que são usados como nutrientes. Os fungos recebem da planta compostos orgânicos, como carboidratos, que são utilizados para o crescimento das hifas e das estruturas de reprodução, permitindo que o fungo complete seu ciclo de vida.

Além da ampliação da área de absorção, as hifas fúngicas também são capazes de aumentar a disponibilidade de alguns nutrientes, por degradação de matéria orgânica do solo onde eles estão retidos, tornando-os solúveis na solução do solo. O exemplo mais importante de nutriente é o fósforo. Em solos agriculturáveis, ricos em matéria orgânica, 30 a 70% do fósforo está complexado à matéria orgânica presente no solo, na forma de fosfato (em solos de florestas, esse valor pode chegar a 95%). A hidrólise desse fosfato orgânico pode ser feita por fosfatases ácidas da própria planta, do fungo e até de bactérias. Assim, as hifas do fungo que possuem enzimas do tipo fosfatases ácidas, aumentam consideravelmente a quantidade de fósforo disponível para a planta. Como você verá na Aula 22, o fósforo é um elemento essencial ao crescimento dos vegetais. Desse modo, a planta micorrizada é capaz de captar da solução do solo mais água e nutrientes do que aquela não micorrizada, o que a faz crescer mais e melhor. Os indivíduos bem nutridos são, por essa razão, mais resistentes às adversidades, como o excesso de calor e a falta de água, e também ao ataque de patógenos na raiz. O fungo, por sua vez, recebe fotoassimilados, além de estar protegido dentro do corpo da raiz.

Essa associação é dividida em dois tipos principais: as endomicorrizas e as ectomicorrizas. No primeiro caso, o micélio do fungo entra no protoplasma das células corticais – endomicorrizas – formando estruturas como vesículas e arbúsculos. O tipo principal é denominado Micorriza Vesicular Arbuscular, muito comum em plantas herbáceas (Figura 19.10.a, Figura 19.11). As hifas crescem dentro das células do córtex sem lhes causar qualquer dano. As vesículas são estruturas

de reserva do fungo que armazenam lipídios e glicogênio e podem ser formadas dentro ou fora da célula do córtex sem lhes causar qualquer dano. Já os arbúsculos são obrigatoriamente intercelulares, formam-se graças a ramificações das hifas dentro da célula que são rodeadas por invaginações da membrana plasmática, sendo os arbúsculos portanto o principal local de troca de nutrientes com a planta. O micélio que cresce fora da raiz – micélio extraradicular – é o principal local de captação de água e de nutrientes.

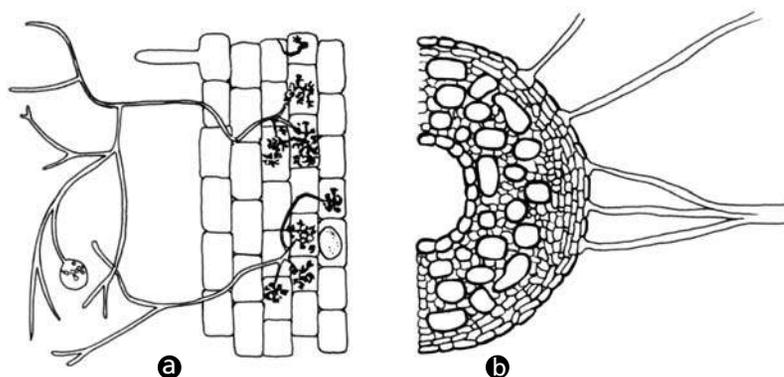


Figura 19.10: Representação esquemática de endomicorrizas vesiculares arbusculares, com os arbúsculos no interior das células do córtex (a), e de ectomicorrizas, com o manto fúngico crescendo fora do ambiente da raiz (b).

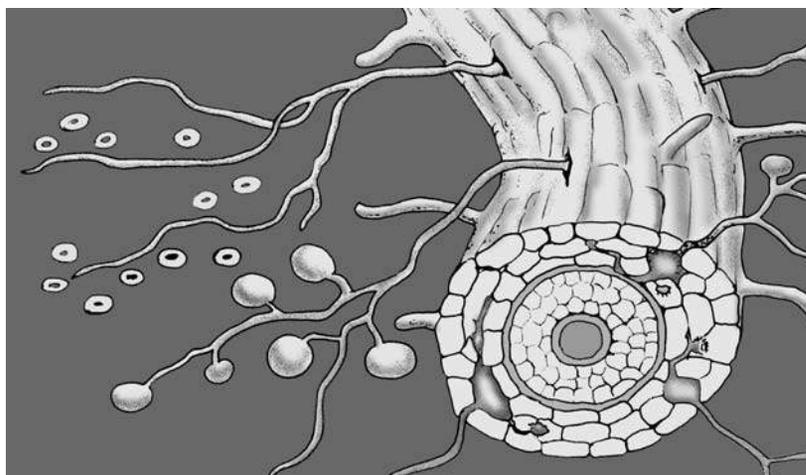


Figura 19.11: Detalhe da endomicorriza vesicular arbuscular.

As ectomicorrizas mais comuns em plantas lenhosas não apresentam crescimento de hifas dentro do protoplasma das células do córtex e da epiderme, e sim ao redor delas, formando a **Rede de Harting**. Nesse caso, as hifas crescem e se ramificam nos espaços intercelulares, que constituem o principal local de troca de substâncias com a raiz. As hifas também crescem em profusão fora da raiz, formando o manto que pode atingir grandes distâncias, e estruturando uma rede de conexões que aumenta consideravelmente a área de solo explorada pela planta (**Figura 19.10.b**). Nesse tipo de associação, a produção dos pêlos radiculares é inibida e as raízes colonizadas são morfologicamente diferentes (**Figura 19.12**), menores e envolvidas pelo manto do fúngico, com cores distintas (dependendo da cor do micélio do fungo). Assim, tal associação pode ser visualizada mais facilmente do que as endomicorrizas, que só serão observadas ao microscópio.

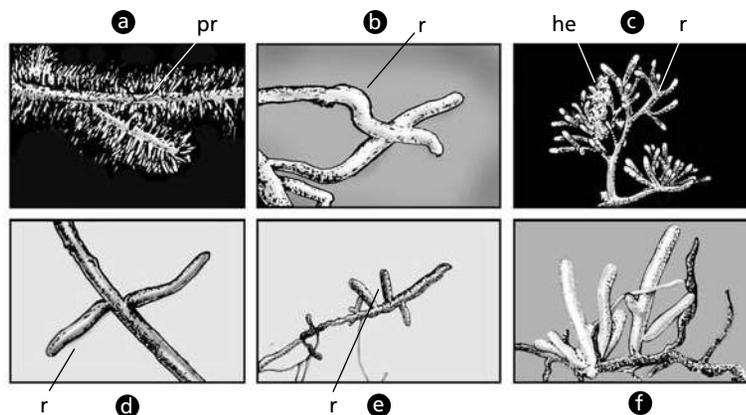


Figura 19.12: Alterações morfológicas do sistema radicular em decorrência da micorrização: em (a) a raiz não colonizada, com pêlos radiculares (pr) e de (b) a (f) diferentes tipos morfológicos observados em hospedeiros florestais, com rizomorfos (r) e hifas emanadas (he).

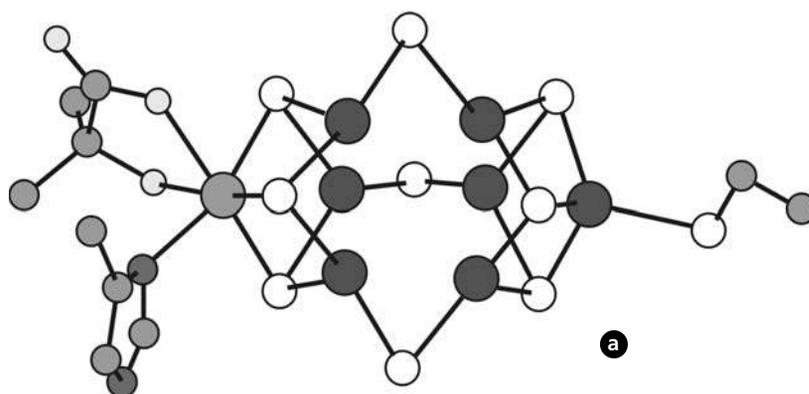
Em ambos os tipos de associação micorrízica, a colonização da raiz pelo fungo também apresenta vantagens adicionais. Melhora o aporte de água e nutrientes, não possibilitando a colonização por outros tipos de fungos, especialmente os patogênicos nas células da raiz. As plantas micorrizadas são também mais tolerantes à presença de metais pesados no solo – que são tóxicos e inibem o crescimento do vegetal. Esses metais podem ser complexados ou armazenados pelo fungo, sem interferir no crescimento da planta. Dessa forma, além de a planta apresentar um crescimento melhor do que as não micorrizadas, ela possui também maior longevidade e resistência.

SIMBIOSE COM BACTÉRIAS FIXADORAS DE NITROGÊNIO ATMOSFÉRICO

Outro tipo de associação simbiótica que também ocorre em raízes de plantas é aquela com bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico. O nitrogênio é o principal elemento mineral e é retirado do solo nas suas formas iônicas (NO_3 , NH_3) ou orgânicas (amidas, amins), porém o vegetal não consegue utilizar a principal fonte de nitrogênio disponível, que é o nitrogênio atmosférico (N_2). Somente essas bactérias possuem tal capacidade, graças à presença da enzima nitrogenase, que reduz o nitrogênio atmosférico a orgânico (Figura 19.13). Esta associação é bastante comum em leguminosas (mas não exclusiva); a seleção de linhagens de bactérias mais bem adaptadas à planta e às condições ambientais, como no caso da soja, possibilitou uma economia de milhões de dólares em INSUMOS AGRÍCOLAS.

INSUMOS AGRÍCOLAS

Elementos que entram no processo de produção agrícola.



Hoje, o Brasil é o principal produtor de soja que utiliza o nitrogênio do ar na produção, economizando recursos e preservando o ambiente, pois o excesso de nitrogênio pode contaminar o lençol freático, alterando o balanço de nutrientes nos corpos d'água.

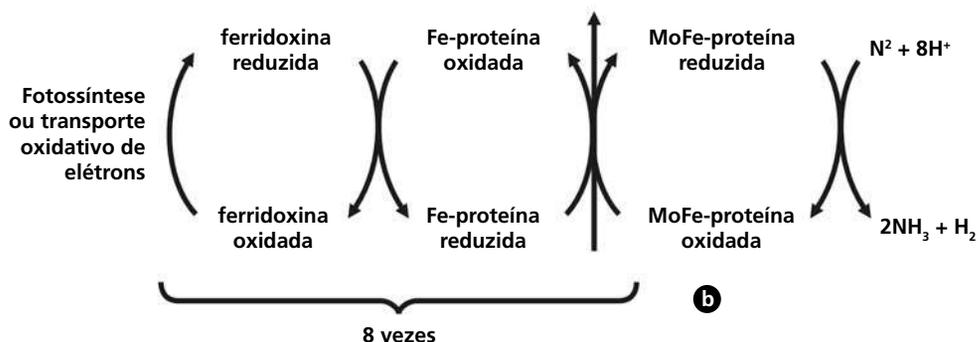


Figura 19.13: Estrutura da nitrogenase (a) e redução do nitrogênio atmosférico (b).

A simbiose pode ocorrer de diversas formas:

- a) com a formação de nódulos na raiz
(*Rhizobium* e *Bradyrhizobium*);
- b) por associação simples, ou seja, com a bactéria sobre a raiz – de forma epifítica – sem induzir nodulação (*Azospillum* e *Azotobacter*);
- c) com bactérias de vida livre, que vivem no ambiente da rizosfera (*Azotobacter*, *Klebsiella*, *Rhodospirillum* etc.).

O estabelecimento do processo de simbiose, envolvendo a formação de nódulos, que ocorre principalmente entre leguminosas e bactérias do tipo *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*, tem que ocorrer para que a capacidade de fixação seja ativada (**Figura 19.14**). Esse processo inicia-se pelo reconhecimento, por parte da bactéria, de exsudatos da raiz da planta. Tais exsudatos – compostos fenólicos como os flavonóides – são capazes de estimular a expressão dos genes da bactéria, responsáveis pela nodulação – genes *nod*. Com isso, a bactéria inicia a produção de compostos como lectinas, que serão reconhecidas pela planta, conseguindo aderir à superfície dos pêlos radiculares. Os pêlos se dobram envolvendo a bactéria e as células corticais começam a se dividir, em função dos sinais liberados pela bactéria. Dentro do córtex da raiz surge o meristema do nódulo, e o citoplasma dessas células é, então, invadido pela bactéria, que é empacotada dentro de uma membrana, formada pelo vegetal – a membrana peribacteriódica. A bactéria dentro do nódulo fica muito diferente do que era, quando em vida livre. Ela se torna muito maior, não possuindo mais parede celular, sendo por isso denominada bacteriódica (**Figura 19.15**). Como as bactérias se dividem muito rapidamente, dentro de cada célula são encontrados centenas de milhares de bacteriódicas.

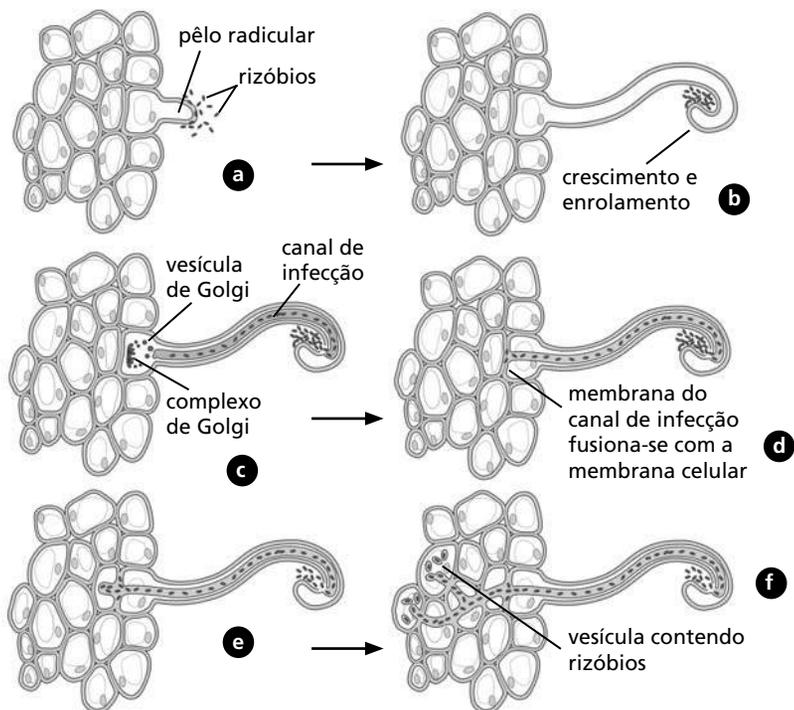


Figura 19.14: Estabelecimento do processo de simbiose com bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico.

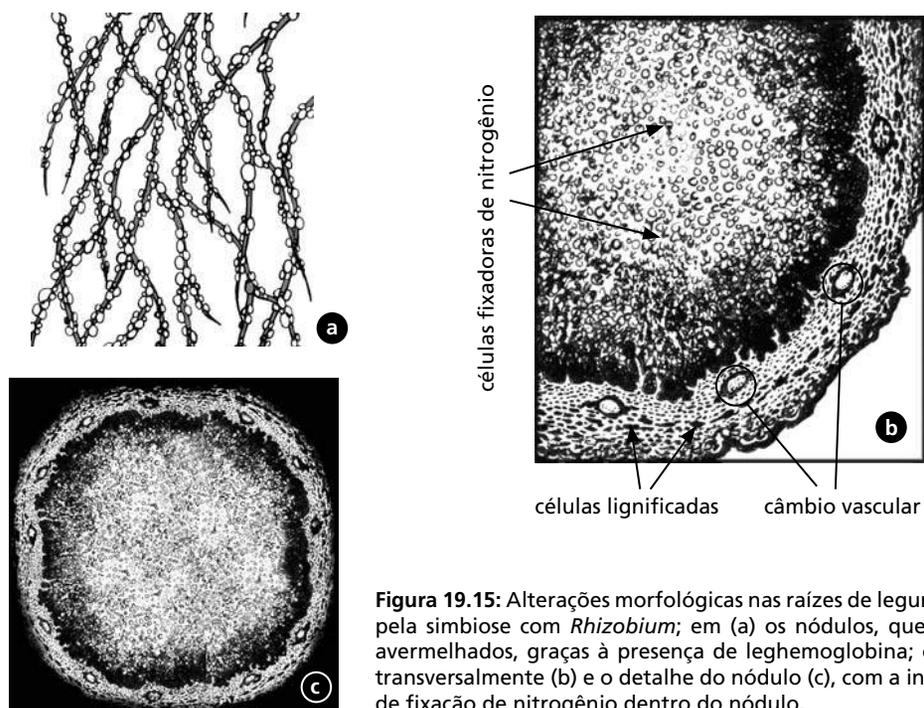


Figura 19.15: Alterações morfológicas nas raízes de leguminosas induzidas pela simbiose com *Rhizobium*; em (a) os nódulos, que na natureza são avermelhados, graças à presença de leghemoglobina; o nódulo cortado transversalmente (b) e o detalhe do nódulo (c), com a indicação da região de fixação de nitrogênio dentro do nódulo.

Todas essas alterações morfológicas criam um microambiente para o bacterióide sintetizar as enzimas necessárias à fixação do nitrogênio atmosférico, especialmente a nitrogenase, que somente funciona em ambientes com baixas concentrações de O_2 . Isso é garantido pela limitação da difusão de O_2 no córtex do nódulo e pela presença de Leghemoglobina. Esta enzima possui um anel porfirínico com um átomo central de ferro, igual ao dos citocromos e da hemoglobina, e, como esta, também possui cor vermelha, fazendo com que o nódulo seja bastante avermelhado. Ela é extremamente eficiente na captação e no direcionamento do oxigênio para a cadeia de transporte de elétrons da respiração, que ocorre graças aos fotoassimilados cedidos pela planta. Dessa forma, a energia necessária ao processo de fixação é garantida, devido às altas taxas de respiração do nódulo, mas os teores de O_2 livres são sempre mantidos muito baixos, fazendo com que a nitrogenase possa funcionar bem.

A nitrogenase é uma holoenzima, com duas subunidades, uma ferro-proteína e outra ferro-molibdênio-proteína. Com a respiração, os carreadores dos elétrons do tipo ferredoxinas e flavodoxinas podem doar elétrons para a nitrogenase, que, por sua vez, consegue reduzir o Nitrogênio atmosférico à amônia. Esse processo é tão importante como a passagem e a redução dos elétrons na clorofila dos fotossistemas, que garante a fixação do CO_2 em compostos orgânicos. Assim, as plantas em associação com bactérias nitrificantes são autotróficas para o carbono e também para o nitrogênio! Tal independência justifica sua utilização em programas de recuperação de solos pobres e de áreas degradadas. Também por isso é recomendável intercalar o cultivo de leguminosas a outras culturas, já que o aproveitamento do nitrogênio por elas fixado restaura os níveis do solo, diminuídos pelos cultivos intensivos.

RESUMO

Nessa aula você conheceu as principais adaptações das raízes em diferentes habitats e em situações de estresse. Lembre-se de que existem outras mudanças adaptativas e que nós aqui só colocamos o essencial. Vimos, também, as diferentes associações simbióticas que ocorrem nas raízes: as micorrizas e as bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico.

ATIVIDADES

1. As plantas parasitas prejudicam a arborização de nossa cidade. É comum vermos árvores parasitadas por ervas-de-passarinho. No entanto, a falta de conhecimento gera confusões. Por exemplo, há quem ache bonito o cipó-chumbo, semelhante a fios de ovos, sobre os arbustos. Você é capaz de distinguir uma planta parasita de uma epífita? As plantas com raízes estranguladoras, como o mata-pau, são parasitas?
2. Cite duas adaptações de raízes que podemos encontrar em nossos mangues. Explique a função de cada uma.
3. Por que as raízes hidromórficas possuem um sistema vascular estreito e reduzido?
4. O crescimento de raízes em solo encharcado e em condições de salinidade é um problema muito difundido da agricultura. Cite algumas respostas adaptativas das espécies sob estresse salino.
5. Explique as vantagens da utilização de plantas micorrizadas e de plantas inoculadas com bactérias, como a *Crotalaria spp.* (Leguminosae), na recuperação de áreas degradadas.

INFORMAÇÕES SOBRE AS PRÓXIMAS AULAS

Em aulas posteriores você estudará também as adaptações ao meio ambiente do caule (Aula 24) e das folhas (Aula 30). Terá oportunidade de vivenciar na prática os diferentes tipos morfológicos dos órgãos vegetativos e também de algumas adaptações existentes (Raiz: Aula 25; Caule: Aula 26; Folha: Aulas 31 e 32).

Aproveitem!

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Compreender os processos que explicam o movimento de água no interior das plantas.
- Reconhecer por onde a água se movimenta durante esse seu deslocamento.

Pré-requisitos

Para que você obtenha um melhor proveito na leitura desta aula, é preciso que reveja as Aulas 2 e 3 de Bioquímica I (Propriedades da água); a Aula 9 (Sistema vascular – Xilema) e a Aula 19 (Adaptações de raiz).

INTRODUÇÃO

INDIVÍDUOS SÉSSEIS

São os organismos que estão fixados ao substrato, incapazes de se deslocar por seus próprios meios, ou seja, não possuem capacidade de locomoção, como os animais.

PLANTAS EPÍFITAS

De *epi* = sobre; *phyto* = plantas, como algumas bromélias e orquídeas que vivem sobre as árvores.

A grande variedade morfológica observada entre os tipos de sistemas radiculares de plantas espelha as funções do órgão raiz e as estratégias adaptativas destes sistemas aos ambientes naturais. Como as plantas são **INDIVÍDUOS SÉSSEIS**, elas possuem mecanismos distintos que garantem a sua sobrevivência sob condições ambientais. Tais condições, obviamente, variam ao longo do dia, entre os ambientes, e também durante toda a vida da planta. Assim, esses diferentes mecanismos garantem sua sobrevivência em ambientes extremos, seja em regiões áridas, onde o calor é excessivo e a água limitada, seja em ambientes costeiros, recebendo inundação do mar, como o que ocorre nos manguezais.

Mesmo diferentes, as raízes desempenham funções vitais comuns, exercidas por células e tecidos altamente especializados. O sistema radicular garante a sustentabilidade do vegetal, fixando-o ao substrato, como, por exemplo, o solo – o mais comum –, sobre rochas ou, ainda, sobre outras plantas – como é o caso das **PLANTAS EPÍFITAS**. Conseqüentemente, o crescimento do sistema radicular sustenta e garante o crescimento da parte aérea do vegetal. Imagine o quão instável seria uma árvore de 8 metros de altura com um sistema radicular de 20cm! Esse organismo hipotético é fisicamente inviável, pois o peso da copa não seria suportado, comprometendo a estabilidade estrutural da parte aérea, que tombaria com o mais leve empurrão.

As raízes são responsáveis pela absorção do principal componente dos seres vivos, a água, onde se encontram dissolvidos os elementos químicos utilizados em sua nutrição. Vale lembrar que a fotossíntese confere aos vegetais a capacidade de produzir o próprio alimento, isto é, o autotrofismo para o carbono, embora não proporcione isso aos demais elementos químicos.

ABSORÇÃO DE ÁGUA PELAS RAÍZES

O principal sítio de absorção de água nas raízes é a zona pilífera. Os pêlos radiculares dessa região formam projeções que aumentam substancialmente a área epidérmica, estabelecendo um estreito contato com as partículas de solo e aumentando, conseqüentemente, a superfície de absorção.

Os espaços entre as partículas de solo levemente carregados eletricamente funcionam como minúsculos capilares, onde a água forma uma coluna. Graças às propriedades físico-químicas da água, já vistas em Bioquímica I (Aulas 2 e 3), como a coesão (alta atração mútua entre as moléculas de água) e a adesão (alta atração das moléculas de água

com diferentes superfícies, como a superfície das partículas de solo e a de moléculas formadoras da parede celular ou do vidro), que você certamente já viu, numa pequena poça, como a água se move através de papel absorvente, quando o colocamos em contato com ela. Da mesma forma, as raízes retiram água de suas proximidades, gerando um gradiente de água entre elas e as regiões adjacentes. Com isso, a água dessas regiões migra para as proximidades da raiz.

Ao chegar à raiz, a água pode então fluir através de dois caminhos (Figura 20.1), entrando ou não no protoplasma (interior) da célula. Na via apoplástica, a água move-se exclusivamente pelo *continuum* formado pelas paredes celulares e pelos espaços intercelulares, fora do protoplasma; ou seja, ela se move pelo espaço livre de células da raiz. Na rota simplástica, a água passa necessariamente pela membrana plasmática, entrando no protoplasma, e passando de uma célula a outra via plasmodesmos (prolongamentos celulares que conectam células adjacentes). O simplasto, ao contrário do apoplasto, é considerado o *continuum* de citoplasmas, interconectado por plasmodesmatas.

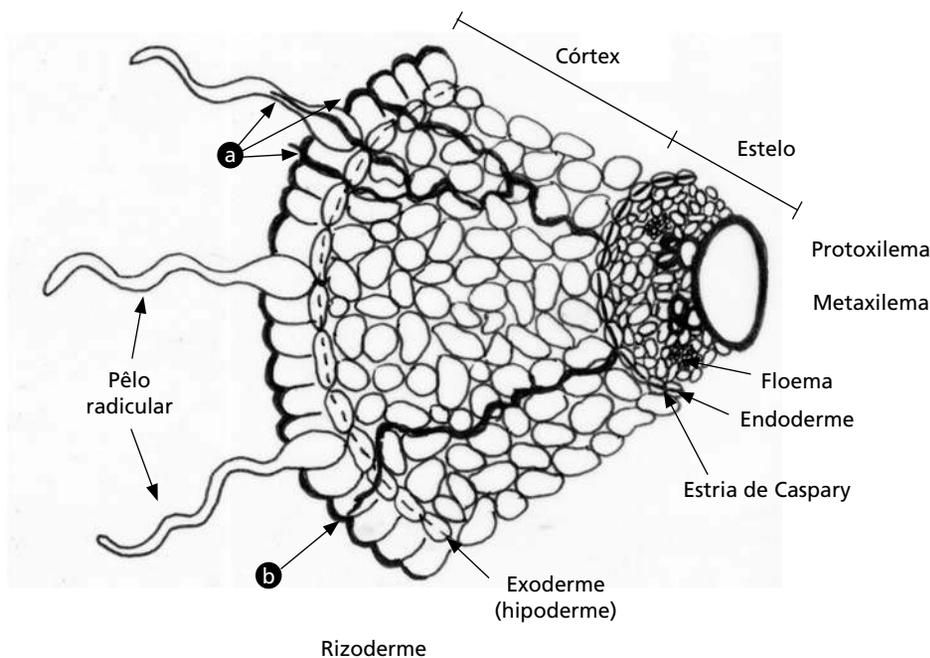


Figura 20.1: Rotas de entrada de água na raiz: (a) rota simplástica e (b) rota apoplástica.

A água pode mover-se dentro do córtex, mas o movimento via apoplasto sofrerá restrição, com a chegada da água nas células da endoderme. Como você já viu, as células da endoderme apresentam um espessamento de suberina em suas paredes, que são as estrias de Caspary (Figura 20.2). A suberina é um composto altamente impermeabilizante, que impossibilita a continuidade do movimento de água pela parede celular. Assim, ela força a passagem de água através da membrana plasmática das células da endoderme. Até esse momento, a água e os solutos nela dissolvidos moveram-se pelo córtex da raiz, sem que qualquer discriminação seletiva lhes fosse imposta. Sempre ao entrar nessas células, os íons dissolvidos terão que atravessar a membrana plasmática, quando então são primeiramente selecionados.

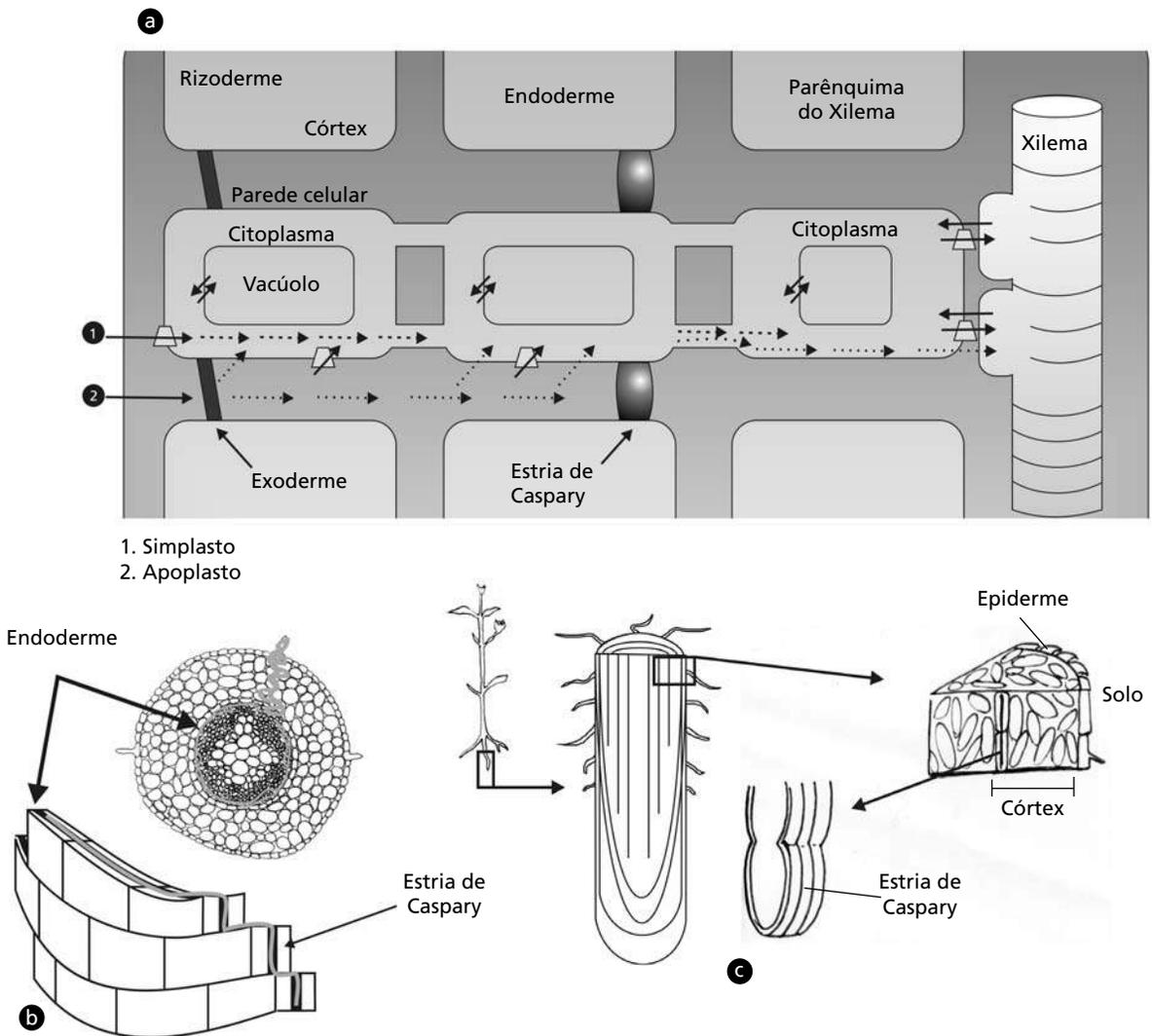


Figura 20.2: Estria de Caspary. A figura é constituída por três pequenas figuras: (a) mostra a localização e a passagem de água na Estria de Caspary; (b) mostra a localização da estria de Caspary na Endoderme; (c) mostra uma visão geral da localização da estria de Caspary no corpo todo da planta.

Ao passar pela endoderme, a água atinge o cilindro vascular; ela é direcionada então aos vasos do xilema, e destes para o caule e folhas. Os vasos são altamente especializados para esse transporte. Mas, pergunta-se, o que garante toda esta movimentação de água?

COMO E POR QUE A H₂O ENTRA NA PLANTA: O POTENCIAL HÍDRICO E SEUS COMPONENTES

Você já sabe que o movimento espontâneo de partículas ocorre ao longo de seu gradiente de potencial químico, partindo sempre do local onde esse potencial é maior para onde ele é menor. No caso da água, quando esse movimento ocorre, há liberação de energia livre que é utilizada para realizar trabalho. Como o potencial químico é bem difícil de medir, pois é dado em termos de energia, os estudos com plantas utilizam-se das medições do potencial hídrico ($\Psi_{\text{água}}$), facilmente medido em unidades de pressão. O potencial hídrico nada mais é do que uma representação do potencial químico, pois indica o trabalho necessário para levar determinada amostra de água ao nível potencial da água pura. Como na água pura a capacidade de realizar trabalho é máxima, o seu potencial hídrico em **CNTP** é, por definição, ZERO. À medida que as moléculas de água vão sendo ocupadas com qualquer função (como, por exemplo, dissolver outras moléculas), a disponibilidade de água vai diminuindo os valores vão ficando cada vez mais negativos. Para as células vegetais, os dois principais componentes do potencial hídrico são: potencial osmótico ou potencial de solutos, e potencial de pressão.

Ψ

Letra grega *Psi*, símbolo de potencial.

CNTP

Condições normais de temperatura e pressão.

$$\Psi_{\text{H}_2\text{O}} = \Psi_p + \Psi_s$$



A unidade de pressão do Sistema Internacional para os estudos em fisiologia vegetal é o Pascal (Pa), que equivale a um Newton por metro quadrado ($\text{N}\cdot\text{m}^{-2}$ ou $\text{Kg}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$). O nome dessa unidade foi uma homenagem ao grande matemático francês Blaise Pascal (1623-1662). A equivalência dessa unidade é de $1\text{MPa} = 1\text{bar} = 0,987\text{atm}$.

Potencial Osmótico ou Potencial de Solutos (Ψ_s)

Toda vez que solutos entram em contato com a água, uma parte das moléculas encarrega-se de dissolvê-los. Conseqüentemente, a energia livre da água diminui, pois a quantidade de moléculas disponíveis para realizar trabalho também diminuiu (a atividade química da água diminuiu). Assim, em CNTP, a água pura também tem potencial osmótico ZERO (todas as moléculas de água disponíveis), e à medida que solutos são a ela adicionados, os valores de potencial osmótico tendem a ficar cada vez mais negativos. Você já conhece a Pressão Osmótica (π) que está relacionada à concentração de solutos osmoticamente ativos em solução, e que, portanto, tem sinal positivo; e como o potencial osmótico está relacionado à diminuição da atividade química da água pelos solutos, ele tem sinal negativo ($\pi = -\Psi_s$). Ambos os termos, porém, podem ser utilizados na determinação do potencial hídrico, desde que os sinais sejam respeitados.

$$\pi = -\Psi_s$$

Potencial de Pressão (Ψ_p)

Como as células vegetais possuem uma parede bastante rígida, ao longo do gradiente de potencial hídrico, o movimento de entrada de água para o protoplasma irá gerar uma pressão de água (chamada Pressão Hidrostática = P) sobre as estruturas celulares, pressão essa que se difunde ao longo da membrana plasmática, que, por sua vez, é comprimida contra a parede celular. A célula túrgida, isto é, cheia de água, possui valores altos de potencial de pressão (Ψ_p). Assim, os valores de Pressão Hidrostática são iguais aos valores do Potencial de Pressão (note que, para os solutos, a relação é inversa). A pressão hidrostática é positiva e a célula fica túrgida – cheia de água. Essa pressão exercida também é chamada Pressão de Turgescência. Tal mecanismo é fundamental para o crescimento da célula vegetal, considerando-se que a parede é altamente resistente e a força interna gerada auxilia os processos de desestabilização da parede celular quando a célula está crescendo. Assim, pressões positivas elevam os valores de $\Psi_{\text{água}}$.

As duas formulações que se seguem podem ser utilizadas para definir o potencial hídrico:

$$\text{em termos potenciais: } \Psi_{\text{H}_2\text{O}} = \Psi_{\text{P}} + \Psi_{\text{S}};$$

$$\text{ou em termos de pressão: } \Psi_{\text{H}_2\text{O}} = P - \pi.$$

Dessa forma, a água sempre irá se mover ao longo do seu gradiente de potencial hídrico. No entanto, seria bom conhecer os mecanismos que garantem esse transporte.

PROCESSOS RELACIONADOS AO TRANSPORTE DE ÁGUA

Se a água ou qualquer outra substância vai se mover entre compartimentos, esse deslocamento pode necessitar de energia para que ocorra o PROCESSO ATIVO, ou, ao contrário, pode ocorrer sem gasto de energia, no PROCESSO PASSIVO. No caso da água, todo o deslocamento irá ocorrer sem gasto de energia, principalmente por difusão, fluxo de massa e osmose.

Difusão

A distribuição de moléculas ocorre ao acaso, pela colisão que gera energia cinética. Você pode verificar esse fenômeno abrindo um vidro de perfume no fundo de uma sala. As pessoas mais próximas ao frasco perceberão mais rapidamente e mais intensamente o perfume do que aquelas mais distantes. Isso ocorre por que a concentração das moléculas é maior no ponto de dispersão, logo, o cheiro é mais forte perto do frasco. Com o passar do tempo, as moléculas vão se espalhando pela sala, sua concentração vai diminuindo. A difusão é tanto mais eficiente quanto maior for o gradiente de concentração da substância entre os compartimentos, e menor a distância a ser percorrida (Figura 20.3.a).

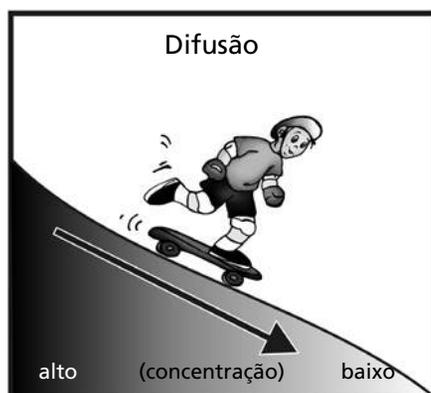


Figura 20.3.a: Processo de transporte de água. (a) Difusão.

A água vai se difundir entre células em função do potencial hídrico. Por exemplo, quando você retira um fragmento de tecido vegetal e o coloca na água pura, a tendência do movimento de água é entrar na célula, que possui um valor de potencial hídrico menor, pois tem solutos dissolvidos e menos água disponível, enquanto o potencial da água pura é zero. Assim, a água pode entrar na planta a partir do solo. A difusão também é importante no transporte radial de água, isto é, naquele que ocorre ao longo do raio da raiz ou do caule. Assim, a difusão é responsável pelo transporte de água em pequenas distâncias, e, conseqüentemente, torna-se fundamental para o transporte de água em plantas de pequeno porte, como as Briófitas, que não possuem um sistema condutor, como o xilema das Gimnospermas e dos Angiospermas.

Fluxo de massa

Nesse caso, o movimento das moléculas é concentrado e ocorre em função da aplicação de uma força (gravidade, pressão etc). Esse tipo de processo é facilmente observado pelo deslocamento da água em rios, em cachoeiras, ou dentro de canos em sua casa. Para aumentar a velocidade de deslocamento da água, o bombeiro hidráulico normalmente reduz o diâmetro do cano, ou usa uma bomba, da mesma forma como a velocidade de deslocamento da água no rio aumenta quando há um estreitamento do leito. Esse é o principal tipo de processo de transporte de água que ocorre ao longo do xilema (Figura 20.3.b).

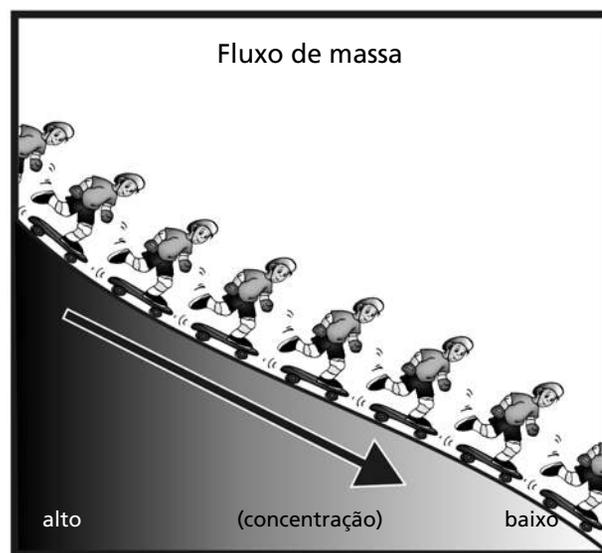


Figura 20.3.b: Fluxo de massa.

OSMOSE

Quando a água, ao se deslocar, passa pela membrana, o processo é chamado de osmose (Figura 20.3.c). As membranas são semipermeáveis, o que significa dizer que elas permitem muito mais rapidamente o movimento de pequenas moléculas de carga líquida neutra, como a água, do que moléculas grandes e com carga, como os solutos nela dissolvidos. Nesse processo, pode ocorrer o movimento de água por difusão de suas moléculas pela membrana, e também por fluxo de massa, através dos microporos da membrana que estão cheios de água. Tudo isso acontece sempre a favor do gradiente de potencial hídrico. Recentemente, foram descobertas proteínas de membrana especializadas exclusivamente no transporte de água – as aquaporinas.

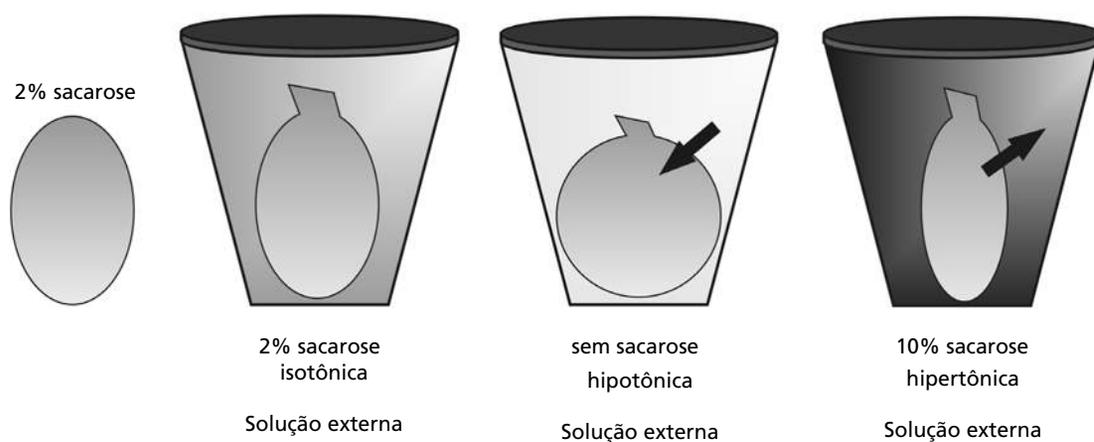


Figura 20.3.c: Osmose.

Dessa forma, a água vai se movimentar entre células que possuam diferentes valores de potencial hídrico ($\Psi_{\text{água}}$). Por exemplo, quando uma célula vegetal é colocada em uma solução, ela poderá absorver ou perder água, caso o seu $\Psi_{\text{água}}$ seja menor ou maior do que o da solução onde ela se encontra (Figura 20.3). Assim, quando a célula perder água para o meio, o $\Psi_{\text{água}}$ da célula será maior do que o da solução; e como a água sairá principalmente do vacúolo, o protoplasma vai encolhendo, até que se separa da parede celular. Esse processo é denominado Plasmólise; e o contrário, quando a célula absorve água e volta ao estado original, é chamado Deplasmólise. Tais processos serão por nós observados em nossa atividade prática. Assim, por osmose, a água poderá se mover entre o xilema e o floema, ou por dentro de células adjacentes, desde que passando pela membrana.

RELAÇÕES HÍDRICAS NO VEGETAL

A água irá se mover no solo e deste para o corpo da planta, mas sempre da região onde ela está mais disponível para a que ela está menos disponível; ou seja, do maior para o menor potencial hídrico. Na solução do solo, onde os solutos estão pouco dissolvidos e o sistema não está submetido a nenhuma pressão, os valores de potencial hídrico encontram-se mais próximos de zero. Nas células da raiz existem solutos dissolvidos no citoplasma e nos vacúolos, além de o componente de pressão do potencial hídrico ser bastante significativo. Logo, as células da raiz têm valores de potencial hídrico menores do que as do solo, o que garante a entrada de água.

Ajuste osmótico

Como a água sempre se move a favor do gradiente de potencial hídrico, as raízes possuem um mecanismo bastante eficiente de tornar esse seu potencial ainda mais negativo do que o do solo, ampliando a diferença entre o potencial do solo e o da raiz. Durante o ajuste osmótico, as células da raiz aumentam a quantidade de solutos osmoticamente ativos (ácidos orgânicos e açúcares), o que aumenta também o valor do potencial osmótico da célula e diminui ainda mais o seu potencial hídrico. Esse mecanismo amplia a diferença entre os dois compartimentos (célula da raiz-solo), e aumenta a eficiência do processo de entrada de água por difusão e fluxo de massa.

Pressão de raiz

Ao entrar na raiz, a água segue para os vasos do xilema e destes para o restante do corpo da planta. Lembre-se de que a água prefere capilares, como os vasos do xilema. As forças adesivas e coesivas garantem o preenchimento do vaso. Mas, pergunta-se, o que faz a água mover-se para as partes superiores da planta? Inicialmente, pensou-se que, por difusão, a água saturaria o córtex da raiz, entrando nos vasos do xilema; com isso, a coluna de água subiria graças à compressão de uma molécula sobre a outra. Esse mecanismo é denominado Pressão de Raiz e é observado nas plantas de pequeno a médio porte, em solos que possuem água em

abundância, bastando cortar a parte aérea da planta na região próxima ao solo e observar o aparecimento de água no caule decapitado. Também é esse o principal mecanismo que garante a **GUTAÇÃO** em plantas pequenas. Mas quando o corte é realizado em regiões cada vez mais distantes do solo, o processo não mais ocorre. Assim, somente a pressão de raiz não justificaria o transporte de água até a copa das árvores.

GUTAÇÃO

Eliminação de água pelas plantas, sob a forma de gotas.

Como a água sobe dentro da planta?

Mesmo preferindo movimentar-se em capilares, esse movimento será contido pelo peso da coluna de água, como acontece quando colocamos canudos dentro de refrigerante. O líquido sobe espontaneamente até determinada altura, e se não for gerada uma pressão negativa dentro do canudinho, que puxa a coluna de líquido, o refrigerante não subirá. O processo de transporte por fluxo de massa é garantido pela pressão negativa que é gerada por sucção dentro do canudinho. Ora, quem exerce esse papel na planta é a transpiração que ocorre nas folhas. A água rodeia as células da folha, refrigerando-as, como em um radiador. Quando as células estão em intensa atividade metabólica – fotossíntese e respiração –, essa água passa para a fase de vapor, com o calor gerado nesses processos. Dessa forma, ela sai pelos estômatos abertos, seguindo o gradiente de potencial hídrico. Na fase de vapor, as moléculas estão mais dispersas, menos disponíveis para realizar trabalho e os valores de potencial de vapor são, então, muito mais negativos que os de potencial hídrico da folha. E como a água tem alta coesão entre as moléculas, quando elas saem da fase líquida para a de vapor, novas moléculas de água são sugadas de dentro dos vasos do xilema. Assim, a água se move do solo para as raízes, ou seja, para dentro dos vasos do xilema e destes para as folhas, saindo como vapor para a atmosfera.

Mas, lembre-se: a planta não absorve água pura, e sim água com vários solutos dissolvidos. O que são e para que servem esses solutos? É o que discutiremos na Aula 22.

RESUMO

A entrada e o movimento de água dentro da planta acontece sempre em função do gradiente de potencial hídrico.

O movimento de água ocorre por difusão, fluxo de massa e osmose.

O movimento de subida de água durante o transporte entre o solo, a planta e a atmosfera é garantido pela transpiração associada às propriedades coesivas e adesivas da água.

ATIVIDADES

1. O que é potencial hídrico? Inclua em sua resposta os seus principais componentes.
2. Quais são os principais processos de transporte de água?
3. Como o sistema radicular pode aumentar a quantidade de água absorvida do solo?
4. Explique como o sistema radicular pode contribuir com a subida de água para dentro do corpo da planta. Este processo é contido por qual fator?
5. Elabore um texto explicando o processo pelo qual a água sobe dentro do corpo do vegetal e sai na atmosfera.

AUTO-AVALIAÇÃO

Ao final da leitura desta aula, esperamos que você tenha compreendido como ocorre o transporte de água nos vegetais. Tais conhecimentos são fundamentais para a próxima aula, quando discutiremos a importância dos elementos minerais, dissolvidos na água, durante a nutrição das plantas. Caso você tenha alguma dúvida, entre em contato com os tutores e, só após esclarecê-la, siga para a próxima aula. Parabéns e até lá!

Translocação de solutos orgânicos

objetivos

Durante a leitura desta aula você irá aprender como ocorre a distribuição dos produtos da fotossíntese dentro do vegetal. Ao final, você deverá ser capaz de:

- Identificar o tecido envolvido nesse tipo de transporte.
- Compreender como ocorre a translocação de solutos orgânicos e a importância desse processo para o desenvolvimento das plantas.

Pré-requisitos

Para melhor aproveitamento do conteúdo desta aula, você deve rever a Aula 10 (Sistema vascular: Floema) e a Aula 20 (Absorção de água em plantas).

INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você aprendeu como as plantas captam e distribuem a água dentro do seu corpo, através do xilema. Nesta aula, iremos discutir como o açúcar produzido na fotossíntese é distribuído pelo floema dentro da planta. Para isso, o conteúdo da aula sobre floema deve estar bastante claro para você, pois iremos discutir as principais funções que suas células exercem nesse transporte.

O QUE SÃO SOLUTOS ORGÂNICOS?

Você já sabe que a fotossíntese é responsável pela fixação do carbono atmosférico em um esqueleto carbônico, e como tal, orgânico. Esse açúcar será utilizado pela planta de várias formas, nos mecanismos de produção de energia, na produção de compostos orgânicos de outras classes químicas, como: lipídeos, proteínas, ácidos nucleicos etc., além de também poder ser armazenado na forma de amido. Todas essas substâncias são consideradas moléculas vitais à planta, pois constituem as partes estruturais que a fazem um ser vivo. Por isso é utilizado o termo soluto orgânico para descrever esse transporte. Na próxima aula, que tratará de nutrição vegetal, serão abordadas as funções dos elementos inorgânicos – ou seja, dos elementos minerais dissolvidos na água que a planta capta pela raiz.

Essa denominação também é importante para entendermos as diferenças entre o que você conhece por SEIVA BRUTA e SEIVA ELABORADA: a primeira é composta de elementos minerais dissolvidos na água, isto é, elementos brutos, não incorporados em uma molécula orgânica e que são transportados via xilema. Já a seiva elaborada, como o nome diz, passou por uma “elaboração”, que nada mais é do que a formação de moléculas orgânicas – principalmente o açúcar produzido na fotossíntese, que também é dissolvido em água e transportado pelo floema. Assim, o principal componente de ambos os tipos de seiva é a água. A seiva elaborada contém principalmente sacarose (entre 0,3 a até 1 M), aminoácidos, alguns deles utilizados como forma de transporte de nitrogênio, proteínas, poucos solutos inorgânicos e possui pH básico. A grande maioria dos hormônios de plantas é também distribuída através da seiva elaborada. Já a seiva bruta tem pH perto da neutralidade e é composta de vários íons dissolvidos, como você verá na próxima aula.

COMO SE DÁ A TRANSLOCAÇÃO DE SOLUTOS ORGÂNICOS?

Por incrível que pareça, os primeiros estudos de translocação de solutos orgânicos foram realizados em 1668, pelo cientista italiano Marcello Malpighi, grande anatomista, que realizou diversos estudos em animais e vegetais. Em uma de suas experiências mais famosas, ele retirou um anel de casca, ao redor do tronco de uma árvore (**Figura 21.1**) e constatou que após algum tempo a árvore morria. Essa técnica chamada anelamento é até hoje utilizada para matar árvores. Ora, o que ocasiona a morte da árvore? Pense um pouco antes de prosseguir e veja se você descobre.

Pensou? Então vamos conferir: quando o anelamento é feito, boa parte do floema (na Aula 10) é removido; o xilema, que é a parte mais dura do tronco e que fica bem no interior do caule (como já visto na Aula 9), permanece praticamente intacto. Assim, os açúcares produzidos na fotossíntese não conseguem chegar às raízes, que estão abaixo da região de corte e se acumulam acima dessa região. A água continua a entrar na planta, os açúcares continuam a ser produzidos; ou seja, as folhas continuam a fazer fotossíntese e a transpirar, mas a raiz passa a não mais receber alimento e, obviamente, começa a morrer, assim como toda a planta.

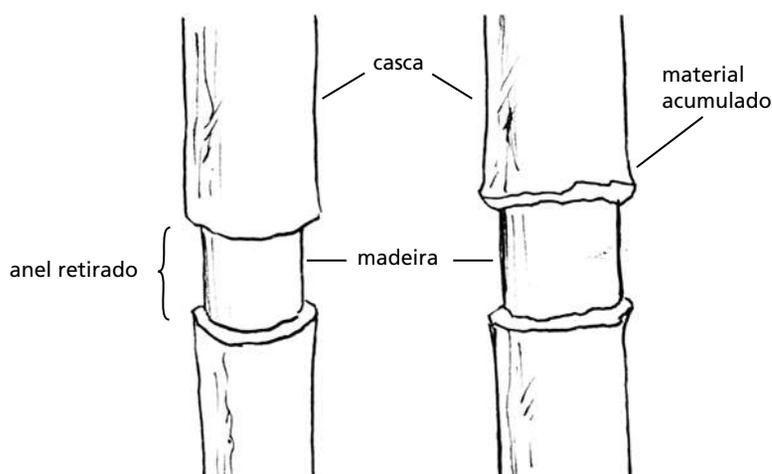


Figura 21.1: Detalhe do processo de anelamento do caule.

Essa simples experiência demonstra que para o perfeito funcionamento do organismo, é necessário que ocorra a distribuição do açúcar produzido na fotossíntese para todo o vegetal.

A partir de 1940, quando os cientistas já podiam utilizar elementos radioativos em suas investigações, iniciaram-se as pesquisas com carbono marcado (^{14}C ou ^{11}C), tão mais requintadas e precisas, que permitiram verificar a distribuição desse carbono durante a translocação.

Ora, se as folhas são o principal local de produção do açúcar que é utilizado pelas raízes, você poderia concluir que tal transporte deve ocorrer simplesmente pela descida da seiva elaborada dentro do floema, certo? **COMPLETAMENTE ERRADO:** o transporte do floema é bidirecional. Por quê? Simples: nem todas as folhas produzem a quantidade de açúcar de que necessitam, precisam do que é produzido por outras folhas para crescer. Assim, as folhas que já estão plenamente formadas têm altas taxas de fotossíntese e exportam carbono para as mais jovens, para as raízes, isto é, para qualquer outro tecido que não faça fotossíntese ou que esteja em fase de crescimento.

As folhas que exportam carbono são consideradas FONTE e as que o consomem, DRENO ou regiões consumidoras. Estes dois conceitos são utilizados para diversos tecidos e órgãos do vegetal, e pode ocorrer que uma região seja considerada dreno em uma fase de sua vida, e depois passe à categoria de região fonte. É o que acontece com as plantas que possuem órgãos de armazenamento, como raízes tuberosas, bulbos, tubérculos etc. Enquanto esses órgãos estão crescendo, devem armazenar grandes quantidades de carbono, e são por isso drenos muito potentes. Eles se formam, ou, em linguagem popular, se enchem, pois crescem muito, armazenando carbono para quando a planta precisar. É óbvio que as práticas agrícolas desses tipos de órgãos que utilizamos em nossa alimentação preconizam a necessidade de serem colhidos tão logo atinjam um tamanho ideal; mas, na natureza, o que deveria acontecer?

Essas estruturas iriam ceder o carbono armazenado para a planta, durante a fase de crescimento reprodutivo, seja ele sexual ou vegetativo, comportando-se assim como fonte de carbono. É o que acontece com batatas, nabos, beterrabas etc. que começam a murchar assim que os brotos iniciam o crescimento, como muitas vezes observamos ocorrer dentro da nossa geladeira.

Pergunta-se: que outros tecidos e órgãos irão se comportar como drenos? Aqueles onde a taxa de crescimento é, ou está, muito alta, como, por exemplo, os tecidos meristemáticos, que formam todo o corpo da planta com crescimento indefinido, tal os meristemas apicais de caules e raízes ou os meristemas laterais, câmbio vascular e felogênio em plantas com crescimento secundário. Outros tipos de meristemas possuem crescimento determinado, como os florais e aqueles presentes nos frutos. Imagine a quantidade de carbono que deve ser alocada para uma região meristemática milimétrica transformar-se em uma flor, que possui um ovário também minúsculo, e este, depois em um fruto, que pode ser do tipo melancia, jaca, abóbora etc. Veja só o quanto esse tipo de dreno é forte!

Assim, o carbono fixado na fotossíntese é distribuído dentro dos critérios estabelecidos pelas relações fonte e dreno. Mas vamos olhar mais de perto esse processo de transporte: o que significa dizer que o açúcar produzido em uma célula da região fonte deve se dirigir para dentro dos vasos do floema, a fim de ser distribuído até a região do dreno, sair do floema e assim entrar na célula que dele necessita? Repare que estamos falando de dois mecanismos de transporte: o carregamento e o descarregamento do floema.

CARREGAMENTO DO FLOEMA

Qual caminho o açúcar irá percorrer? Em uma folha fotossinteticamente ativa, a principal região produtora de açúcar é o mesófilo; esse açúcar deve chegar aos elementos crivados, e esse transporte é denominado Transporte a Curta Distância. Assim, o açúcar produzido dentro do cloroplasto sai para o citoplasma da célula do parênquima clorofiliano no mesófilo, e por meio dos filamentos dos plasmodesmas, segue para fora da célula e chega às células do floema. Os açúcares são concentrados nas células companheiras e nos elementos de tubo crivado, no caso das Angiospermas; ou nas células albuminosas e nas células crivadas, no caso das Gimnospermas. Esses dois pares de células distintos formam unidades funcionais únicas, pois atuam juntas na captação do açúcar. Lembre-se de que os elementos crivados constituem os elementos de condução propriamente dito e que eles sofrem desintegração de seus núcleos, o que

os torna dependentes funcionalmente das células companheiras ou albuminosas, como já visto na Aula 10. Quando então ocorrer a exportação para dreno, o transporte será realizado através dos elementos crivados, sendo denominado Transporte a Longa Distância.

Dentro do floema, o transporte do açúcar se dá por fluxo de massa, também, seguindo o gradiente de pressão hidrostática (exatamente como discutimos na aula anterior, em relação ao xilema). Já o carregamento de sacarose para dentro das células do floema ocorre necessariamente com gasto de energia, ou seja, contra o gradiente de concentração. Esse carregamento depende, então, do funcionamento de ATPases, especificamente de um tipo de H^+ - ATPase encontrada na membrana da célula companheira. Quando a sacarose entra na célula, diminui o potencial hídrico dessa célula, permitindo a entrada de água, por osmose, o que aumenta a pressão da seiva elaborada dentro do tubo.

Assim, a seiva flui sempre de acordo com o gradiente de potencial hídrico, para a área de menor pressão – o dreno. Como nessa área o consumo de açúcar é muito grande, a sacarose é rapidamente retirada, para ser utilizada nos processos metabólicos e na manutenção estrutural do dreno, mantendo o gradiente. No caso dos órgãos de armazenamento, a sacarose pode ser convertida em amido e no caso dos frutos, em diversos outros tipos de açúcar. Repare que o amido é osmoticamente inativo, enquanto os frutos também necessitam de muita água para o próprio crescimento; assim a existência de outros tipos de açúcares possibilita a manutenção do gradiente de potencial hídrico e a garantia do transporte por fluxo de massa.

DESCARREGAMENTO DO FLOEMA

Esse processo é basicamente o inverso do carregamento, quando a sacarose deve sair de dentro das células do floema para as células do dreno que dela necessitam. Há, então, o descarregamento dos elementos crivados e de suas células associadas: companheira ou albuminosa, como vocês já sabem, que também ocorre com gasto de energia. Assim, tanto o carregamento quanto o descarregamento do floema dependem do transporte de sacarose pelas membranas celulares das plantas, que é realizado por uma proteína de membrana específica que depende de ATP.

A saída do açúcar dos elementos crivados é também acompanhada da saída de água. Assim, como o processo é o inverso do carregamento, ocorre a redução da pressão hidrostática e conseqüente diminuição do potencial hídrico, e assim a seiva elaborada flui de áreas de maior pressão para as de menor pressão.

Como o processo de translocação tem por base o gradiente de pressão entre a fonte e o dreno, ele também é conhecido como modelo de fluxo-pressão para a translocação no floema (**Figura 21.2**). Assim, a água caminha ao longo do gradiente de pressão dentro do floema, levando consigo a sacarose nela dissolvida entre a região produtora (ou fonte) e o dreno. Podemos utilizar a mesma analogia que utilizamos na aula passada para o transporte de água via fluxo de massa no xilema, sendo que lá, a transpiração da parte aérea é a responsável pela subida da água. No caso do floema, a pressão hidrostática, gerada pela entrada de água e de sacarose nos elementos crivados nas células da fonte, é a responsável pelo transporte por fluxo de massa.

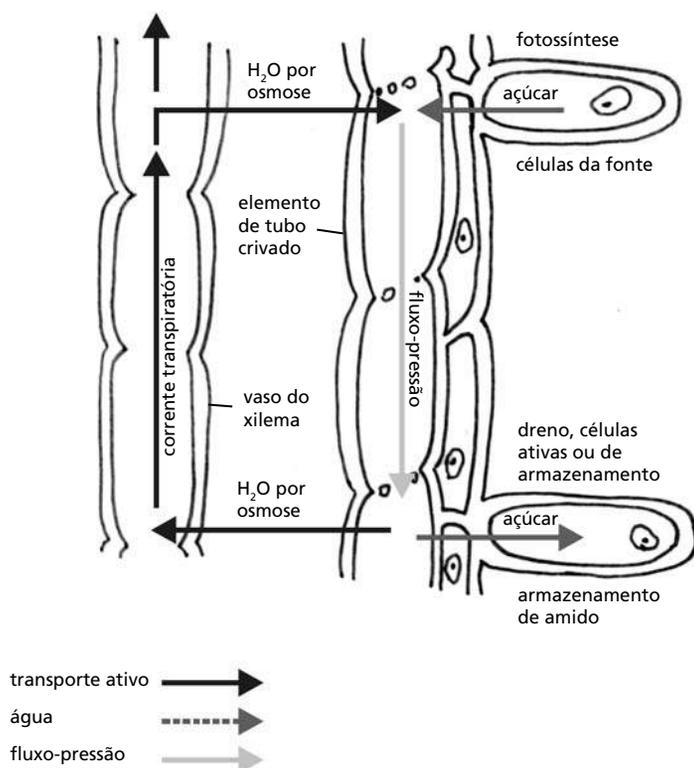


Figura 21.2: Transporte no floema pelo modelo de fluxo e pressão.

Você deve agora estar pensando porque tanto trabalho para carregar e descarregar um soluto, que poderia chegar por difusão para as células do dreno. A questão tem por base a eficiência do processo. Em valores médios, o transporte do floema ocorre em uma velocidade de 1 metro por hora. Para percorrer a mesma distância, via difusão, seriam necessários 32 anos!

RESUMO

O floema é o tecido responsável pela translocação de solutos orgânicos nos vegetais. A distribuição dos fotoassimilados ocorre dentro das relações fonte-dreno. As células fotossinteticamente ativas são as exportadoras de sacarose, para as regiões consumidoras ou drenos, como os tecidos meristemáticos localizados nas folhas jovens, nas flores e nos frutos, e também nos órgãos de armazenamento. O transporte no floema ocorre bidirecionalmente, dentro do modelo de fluxo e pressão; ou seja, dentro do gradiente de potencial hídrico (gerado pelo carregamento de água e sacarose nas células da fonte), via fluxo de massa, seguido do descarregamento nas células do dreno. Tanto o carregamento quanto o descarregamento de sacarose ocorrem com gasto de energia.

ATIVIDADES

1. Cite as principais diferenças entre seiva bruta e seiva elaborada.
2. Qual a importância da translocação de solutos orgânicos para o desenvolvimento do vegetal? Como são classificadas as diferentes regiões do vegetal que produzem ou consomem carbono?

objetivos

Durante esta aula, você irá conhecer os elementos necessários à manutenção da vida dos vegetais. Ao final, você deverá ser capaz de:

- Identificar os elementos minerais essenciais às plantas.
- Compreender as principais funções dos elementos minerais.
- Entender como os elementos minerais são absorvidos pelas plantas.

Pré-requisitos

Para uma compreensão mais eficaz desta aula, você precisa rever as Aulas 10, 11 e 12 do Módulo 2 de Biologia Celular, e a Aula 20 (Absorção de água em plantas).

INTRODUÇÃO

Você já viu, na Aula 20, que as plantas são capazes de retirar água do solo e distribuí-la dentro de seu corpo. Junto com a água, são também retirados da solução do solo a maioria dos elementos químicos necessários à sua manutenção. Nesta aula, iremos verificar a importância desses elementos para a planta.

DO QUE AS PLANTAS SE ALIMENTAM?

Você sabe que os seres vivos necessitam adquirir os elementos indispensáveis à manutenção de suas estruturas e de suas atividades funcionais. A vida na terra tem como base 4 elementos: C (carbono), H (hidrogênio), O (oxigênio), N (nitrogênio). Os três primeiros são captados como água ou gás. Mas os vegetais são, por definição, autotróficos para o carbono, graças à fotossíntese, que também produz O_2 . Por essa razão, os seres fotossintetizantes são considerados a base das cadeias alimentares. Como então saber o que é mais necessário à nutrição? Justus von Liebig (1803-1873) foi o primeiro cientista a discriminar os elementos químicos necessários ao crescimento das plantas. Naquela época, nove elementos minerais foram propostos, mas com a evolução das técnicas analíticas, hoje, além de C, H e O, 14 outros elementos são considerados imprescindíveis. Isso não quer dizer que dentro do corpo da planta só existam esses 17 elementos. Análises diversas da composição do corpo do vegetal indicam que nele também existem dezenas de outros elementos químicos. Então, como definir os que são necessários a todos os vegetais?

CRITÉRIO DE ESSENCIALIDADE

Após analisarem a composição química das plantas, os cientistas verificaram que muitos elementos apareciam em concentrações variáveis. Em 1939, Arnon e Stout estabeleceram o Critério de Essencialidade, para enquadrar os elementos realmente indispensáveis ao crescimento da planta.

CRITÉRIOS DE ESSENCIALIDADE DOS ELEMENTOS MINERAIS

- 1) a planta não é capaz de completar seu ciclo de vida na ausência do elemento;
- 2) a função do elemento não pode ser exercida por outro; ou seja, ele é insubstituível;
- 3) o elemento está diretamente envolvido no metabolismo vegetal, em uma etapa específica e conhecida. Por exemplo, ele pode ser um componente estrutural de uma enzima, ou de ácidos nucleicos, ou de proteínas etc.; ou, ainda, pode ser necessário para compor uma parte conhecida do metabolismo, atuando, por exemplo, como co-fator de uma reação enzimática.

Com esse critério, ficou mais fácil classificar os elementos utilizados pelas plantas: C, H e O são também denominados essenciais não-minerais e os restantes caracterizam-se como elementos minerais essenciais. Eles também foram classificados de acordo com sua quantidade no corpo da planta. Os que aparecem em maior concentração são denominados macronutrientes, e aqueles que ocorrem em diminutas quantidades, são conhecidos como micronutrientes. Repare que essa classificação nada tem a ver com o tamanho do elemento ou sua importância, já que todos são essenciais! A maioria dos micronutrientes são constituintes de regiões muito específicas de enzimas (como o centro de reação), tornando-se essenciais em baixas concentrações; já os macronutrientes são constituintes estruturais de proteínas – e, assim, de todas as enzimas, de ácidos nucleicos e de outras macromoléculas – ou atuam como agentes osmóticos, sendo necessários em maiores quantidades. Na **Tabela 22.1** você encontra as quantidades relativas de cada um dos macro e micronutrientes dentro do corpo da planta.

Tabela 22.1: Níveis médios dos elementos necessários às plantas

Elemento	Símbolo	Concentração na matéria seca (% ou ppm)	Número relativo de átomos em relação ao Molibdênio (Mo)
Elementos obtidos da água ou do CO ₂			
Hidrogênio	H	6%	60.000.000
Carbono	C	45%	40.000.000
Oxigênio	O	45%	30.000.000
Elementos obtidos do solo			
MACRONUTRIENTES			
Nitrogênio	N	1,5%	1.000.000
Potássio	K	1,0%	250.000
Cálcio	Ca	0,5%	125.000
Magnésio	Mg	0,2%	80.000
Fósforo	P	0,2%	60.000
Enxofre	S	0,1%	30.000
MICRONUTRIENTES			
Cloro	Cl	100ppm	3.000
Ferro	Fe	100ppm	2.000
Boro	B	20ppm	1.000
Manganês	Mn	50ppm	400
Zinco	Zn	20ppm	100
Cobre	Cu	6ppm	2
Níquel	Ni	0,1ppm	1
Molibdênio	Mo	0,1ppm	

Adaptado de Epstein, 1972.

Observe que as concentrações dos macronutrientes estão expressas em termos de porcentagem (uma parte em 100 partes), ou seja, um grama em 100 gramas de matéria seca, enquanto os micronutrientes estão em ppm, partes por milhão, ou 1mg em 1kg! Você também pode comparar a quantidade de moléculas, em relação ao molibdênio, que é o elemento encontrado em menor quantidade. Mas vamos passar às funções de cada elemento, ressaltando que a classificação com base na quantidade do composto não desmerece sua importância, por se tratar apenas de uma forma didática de estudar a nutrição em plantas.

MACRONUTRIENTES

Nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), fósforo (P) e enxofre (S) são elementos minerais que aparecem em maiores concentrações e podem atingir até 5% do peso seco, o que é muito, considerando-se que o corpo do vegetal pode ter aproximadamente 90% de água.

NITROGÊNIO (N)

O nitrogênio está presente na estrutura de todos os aminoácidos e, conseqüentemente, em todas as proteínas, sejam elas estruturais (proteínas de membrana, regulatórias etc.) ou catalíticas (enzimas); veja o boxe. Os animais retiram o nitrogênio de sua dieta, enquanto as plantas podem absorvê-lo da solução do solo nas formas iônicas (níttrica = NO_3^- ou amoniacal = NH_4^+), ou orgânica (amidas e aminas) e assim incorporá-los em outras moléculas (Figura 22.1).

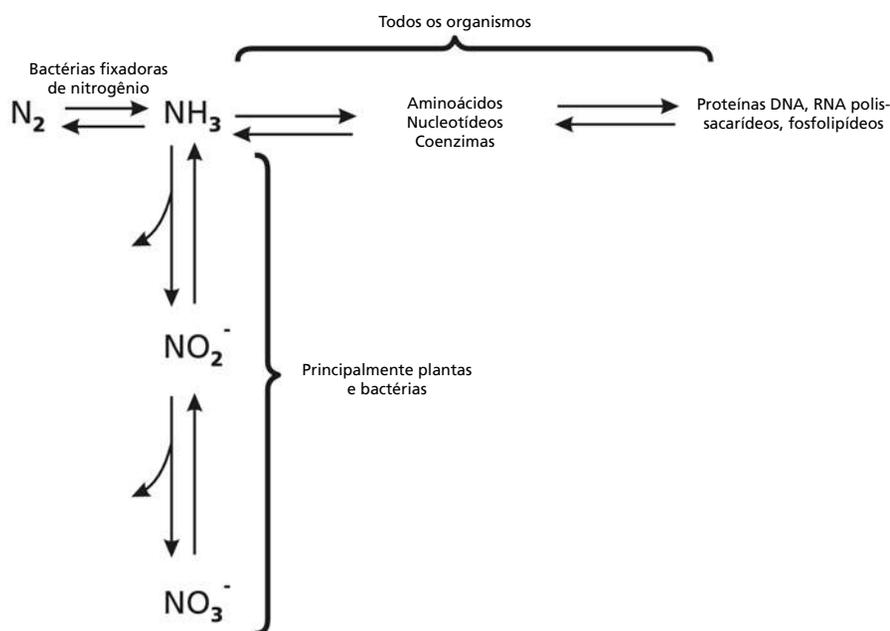
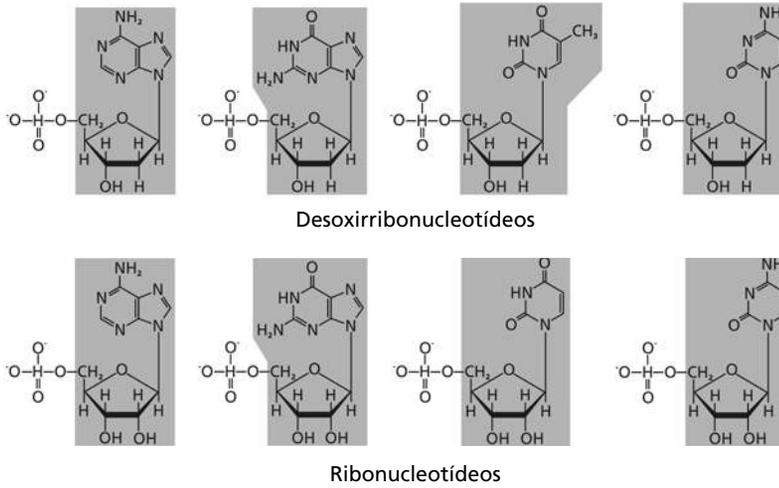


Figura 22.1: Formas de nitrogênio e sua utilização.

a) Estrutura do nucleotídeo



b) Arranjo dos nucleotídeos

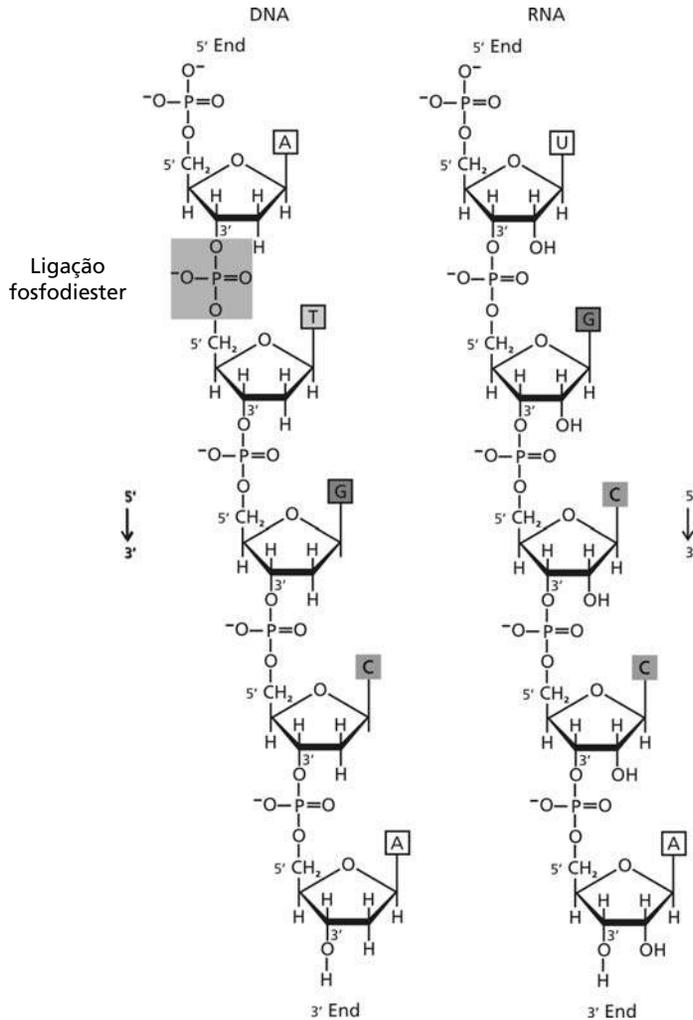


Figura 22.2: Estrutura e arranjo dos nucleotídeos: DNA e RNA.

PRINCIPAIS FUNÇÕES DO NITROGÊNIO EM PLANTAS

Componentes de todos os aminoácidos	Presente em todas as proteínas e todas as enzimas
Componentes de bases nitrogenadas Uracil, Adenina, Guanina, Timina	DNA e RNA (Figura 22.2)
Componente de metabólitos secundários ou especiais	Alcalóides
Proteínas ligadas a DNA	Nucleoproteínas: regulam a expressão de genes
Proteínas ligadas a lipídeos	Lipoproteínas: funcionamento e seletividade das membranas
Proteínas ligadas a carboidratos	Carboidratos de reserva de sementes e órgãos de reserva
Proteínas ligadas à flavina	Flavoproteínas = Grupos heme e citocromos

Você já sabe que o nitrogênio atmosférico é o mais abundante no ambiente; ele somente é utilizado pela planta quando em associação com microorganismos fixadores (vide Aula 19), através da ação da nitrogenase (Figura 22.3) presente nos microorganismos que fixam nitrogênio.

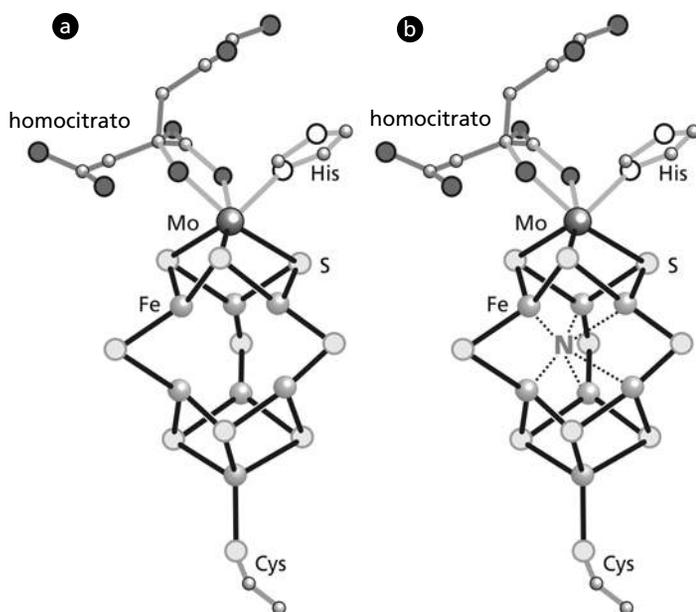


Figura 22.3: Nitrogenase.

As principais formas de nitrogênio utilizadas pela maioria das plantas são as nítrica e amoniacal (NO_3 e NH_4 , respectivamente) que chegam até elas principalmente por mineralização, ou seja, pela decomposição da matéria orgânica realizada pelos microorganismos do solo.

POTÁSSIO (K)

O potássio (K) é considerado o principal ativador enzimático em vegetais, atuando em diversos tipos de reação de fosforilação, na síntese de ATP, na síntese de carboidratos, na migração de fotoassimilados, na respiração e na síntese de proteínas.

O potássio também é considerado o principal íon de regulação osmótica, ou osmorregulação, especialmente importante no mecanismo de abertura e fechamento estomático, como você verá na Aula 29.

CÁLCIO (Ca)

Diferente dos outros macroelementos, normalmente a maior proporção de cálcio nas células é encontrada na parede celular e na lamela média, fazendo ligações entre os radicais dos ácidos poligacturônicos (pectinas) da parede celular e auxiliando assim na sua estabilização. Essa função estabilizadora também é exercida no sistema de membrana das células, garantindo seu funcionamento e a seletividade, pela ligação a grupos fosfato e carboxilato dos fosfolipídeos de membrana.

A quantidade de cálcio livre no citoplasma costuma ser baixa (0,1 a 0,2 μM), mas é considerada um dos principais mecanismos de sinalização celular ou transdução de sinal em plantas, funcionando como segundo mensageiro. Sinais externos podem ativar canais de cálcio, aumentando o influxo e a quantidade de cálcio livre na célula, como ocorre durante a infecção de patógenos, na resposta a estímulos luminosos, ou na resposta hormonal, como no caso do ácido abscísico.

MAGNÉSIO (Mg)

O magnésio tem uma função estrutural importantíssima nos vegetais, pois é o átomo central da molécula de clorofila (Figura 22.4). Como já foi visto, a síntese de clorofila e a de hemoglobina têm etapas iniciais comuns, e o grupo heme é preenchido com um átomo de ferro para o caso da síntese de hemoglobina ou com um átomo de magnésio, para a síntese de clorofila.

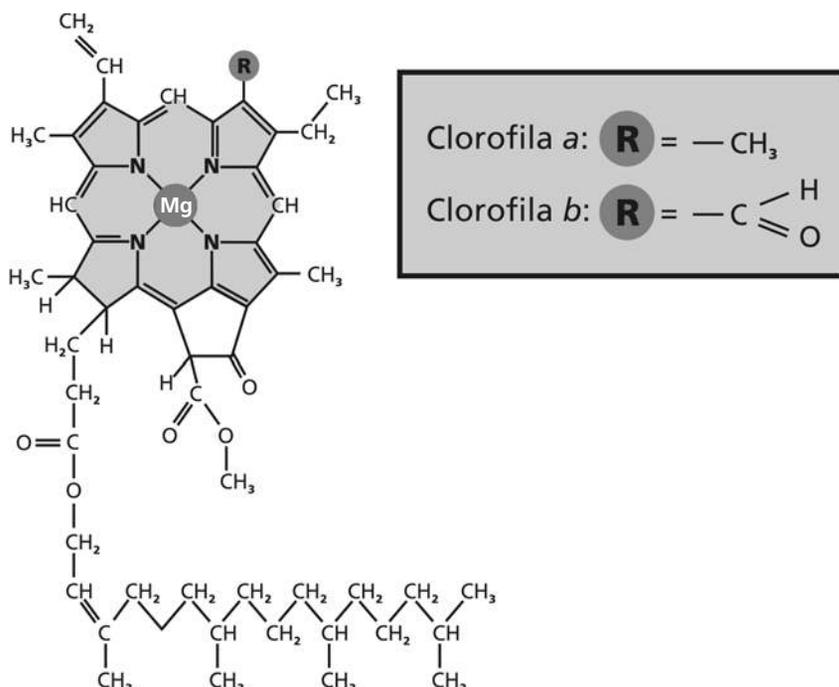


Figura 22.4: Molécula de clorofila, com Mg como átomo central.

Outra função relevante do magnésio é sua participação como co-fator enzimático, no caso dos processos de interconversão de energia. É sabido que a síntese de ATP e de outros compostos intermediários de alta energia requerem o acoplamento da molécula de ADP à enzima ATPase, para que então ocorra a ligação do terceiro P e o acoplamento seja garantido pelo Mg (ADP~Mg~P).

De forma análoga, o Mg auxilia na agregação e configuração dos ribossomos e também na ativação dos aminoácidos, durante a transformação acil t-RNA na cadeia peptídica, sendo assim imprescindível à síntese de proteínas.

FÓSFORO (P)

O fósforo está presente em 0,1 a 0,5% da matéria seca do vegetal. Sua principal função é a transferência de energia, pois ele se encontra nos compostos ricos em energia de todos os eucariotos, como:

ATP – Adenosina trifosfato (Figura 22.5)

GTP – Guanina trifosfato

UTP – Uridina trifosfato

PPi – Pirofosfato

Como você já viu, o P se une através de uma ligação covalente, e quando ela é quebrada libera grande quantidade de energia. Para recompor essa ligação, é necessário, portanto, captar mais energia. Assim, esses compostos funcionam como moeda de troca de energia entre os compartimentos celulares, tanto na respiração como na fotossíntese.

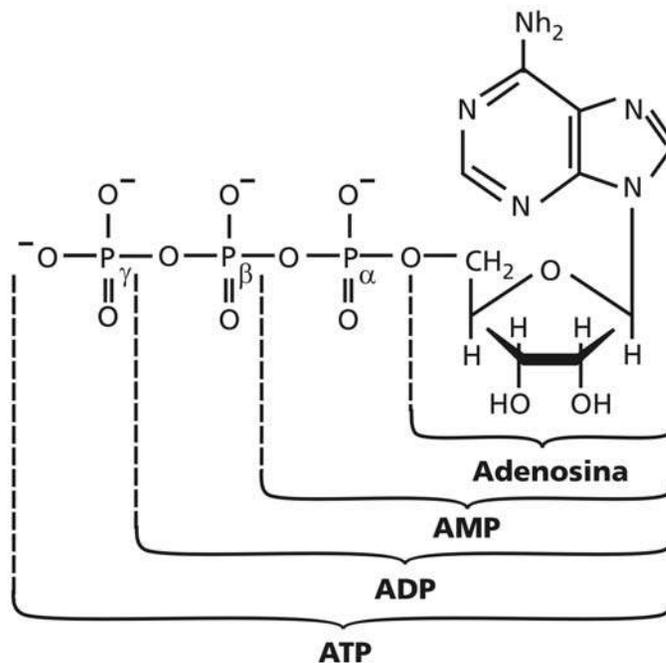


Figura 22.5: Estrutura do ATP.

Como tais compostos (ATP, GTP, UTP e PPi) liberam fosfato e energia para as células, eles são importantes para a manutenção metabólica delas, sendo usados na síntese e desdobramento de proteínas, carboidratos e lipídeos. Lembre-se de que tanto os fosfolipídeos como as proteínas de membrana atuam na manutenção da fluidez e da seletividade das membranas celulares.

Além dessas funções metabólicas, o P é componente estrutural dos ácidos nucleicos (Figura 22.2), fazendo a ligação da base nitrogenada ao açúcar. Você também já sabe que muitas proteínas regulatórias possuem sítios de fosforilação e defosforilação bastante específicos, que determinam os próprios níveis de atividade, como quinases e fosfatases. Elas participam das diferentes rotas de sinalização celular ou transdução de sinal, que informam à célula quais rotas metabólicas devem ser ligadas ou desligadas, em resposta a um determinado tipo de sinal.

ENXOFRE (S)

O enxofre (S) é componente estrutural dos aminoácidos sulfurados, como cisteína e metionina (Figura 22.6). Como você já sabe, esses aminoácidos normalmente estão presentes nos centros de reação das enzimas e/ou são fundamentais à manutenção de suas estruturas secundárias, terciárias e quaternárias – os grupamentos SH. Dessa forma, o S, assim como o N, está presente em todas as proteínas e enzimas. A fixação biológica de N_2 também depende de S, visto que o enxofre é constituinte da ferredoxina e da nitrogenase (Figura 22.3).

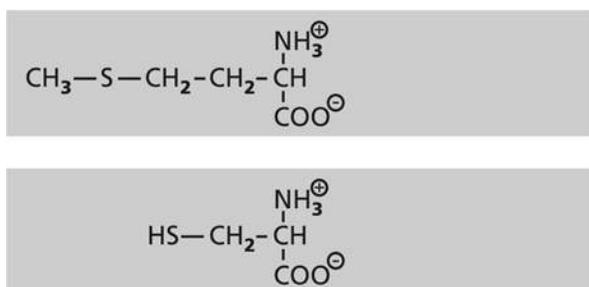


Figura 22.6: Cisteína e metionina.

Esses aminoácidos são também precursores de outros compostos que contêm enxofre, como coenzimas (succinil coenzima A) e produtos do metabolismo especial ou secundário, além das fitoquelatinas, que são ótimos ligantes de metais pesados como Cd, Zn e Cu. Essa capacidade de ligação das fitoquelatinas confere uma capacidade de detoxificação

ao sistema radicular, evitando que níveis tóxicos desses elementos atinjam as células do vegetal. Outro composto que contém S e que você já estudou em Bioquímica é a glutatona, um dos mais eficientes antioxidantes conhecidos, especialmente importante nos cloroplastos. Ele promove a detoxificação de radicais de oxigênio e peróxido de hidrogênio produzidos na fotossíntese, além de ser também o precursor das fitoquelatinas.

Essa função de remover radicais livres é importantíssima tanto para animais como para os vegetais; no entanto, existe uma rota metabólica que só ocorre em plantas onde o S é altamente relevante: trata-se da síntese de clorofila, que se inicia com succinil coenzima A.

MICRONUTRIENTES

Os micronutrientes são encontrados em quantidades reduzidas dentro do corpo do vegetal (menos de 0,01%); são principalmente co-fatores ou ativadores enzimáticos, como:

- cloro
- ferro
- boro
- manganês
- zinco
- cobre
- níquel
- molibdênio.

CLORO (Cl)

O cloro é considerado um co-fator da fotossíntese, pois atua na evolução do O₂, além de ser um ativador das ATPases do tonoplasto. Exerce também um papel fundamental no mecanismo de regulação do funcionamento dos estômatos, e, assim como o K, auxilia nos processos de osmorregulação, como você verá na aula de transpiração.

FERRO (Fe)

O ferro é um dos componentes estruturais dos citocromos e das ferredoxinas das cadeias de transporte de elétrons, na respiração e na fotossíntese. Também é um ativador de várias enzimas da síntese de proteínas, do metabolismo de ácidos nucleicos e da síntese de clorofila.

BORO (B)

Auxilia na formação de complexos orgânicos estáveis, com fenóis e boratos e na síntese de lignina na parede celular, no metabolismo e transporte de açúcares e no metabolismo de ácidos nucleicos.

MANGANÊS (Mn)

O manganês é um dos ativadores enzimáticos da síntese protéica, do Ciclo de Krebs, da fotossíntese e da formação de clorofila; ele garante o funcionamento do cloroplasto (a evolução do O_2 é Mn dependente). Na síntese de proteínas, ele exerce função estrutural, garantindo a manutenção dos ribossomos e tem também função regulatória, ordenando a atividade da RNA polimerase.

ZINCO (Zn)

O zinco é um ativador de várias enzimas de síntese, de:

- triptofano, que além de aminoácido essencial é também precursor das auxinas (uma classe de hormônio vegetal);
- SOD – Superóxido dismutase (enzima que remove radicais superóxido formado a partir do O_2);
- de RNAase e DNAase.

COBRE (Cu)

O cobre também é um ativador, especialmente de várias enzimas de óxidorredução, como nos seguintes metabolismos:

- do ácido ascórbico,
- das oxidases do citocromo,
- das enzimas da fotossíntese, como a plastocianina e a rubisco,
- da SOD – Superóxido dismutase,
- de polifenóis,
- do ABA – Ácido Abscísico, um hormônio vegetal.

NÍQUEL (Ni)

O níquel é necessário à atividade enzimática de ureases, no metabolismo de N e também de enzimas ligantes de S.

MOLIBDÊNIO (Mo)

Atua especificamente no metabolismo do nitrogênio, pois é constituinte das enzimas nitrogenase (que fixa o N_2) e redutase do nitrato (que garante a redução do nitrato para incorporação em compostos orgânicos).

ELEMENTOS BENÉFICOS

Além dos macro e micronutrientes, alguns elementos, quando adicionados às plantas, são capazes de incrementar o crescimento. Embora não sejam considerados essenciais ou o sejam apenas para determinada espécie de planta ou em algumas condições específicas, esses estimulantes do crescimento são tidos como elementos benéficos, conforme apresentado no box a seguir:

ELEMENTOS BENÉFICOS

SÓDIO (Na)

Essencial para algumas espécies de halófitas, como *Atriplex*;

Pode ser substituído por K^+ ;

Tem efeito estimulatório em algumas não-halófitas, com:

- aumento da área foliar;
- aumento do número de estômatos e, conseqüentemente, melhora do balanço hídrico.

SILÍCIO (Si)

Em algumas Gramíneas, a deposição de sílica em células epidérmicas e nos tricomas aumenta a estabilidade da parede celular.

COBALTO (Co)

Fundamental à fixação de N_2 nos nódulos das raízes de leguminosas, em associação com bactérias fixadoras.

SELÊNIO (Se)

Semelhante ao S, compete com os mesmos sítios.

Deficiência de Se em folhas de *Astragalus* leva ao acúmulo de níveis tóxicos de fosfato.

ALUMÍNIO (Al)

Normalmente tóxico, em baixas concentrações (entre 70 e 180 μM), pode estimular o crescimento de algumas plantas.

CLASSIFICAÇÃO DOS NUTRIENTES PELA FUNÇÃO

Foi proposta por Evans e Sorger, em 1966, e recentemente por Mengel e Kirkby, em 1987, uma forma de classificação dos elementos minerais com base nas diferentes funções bioquímicas que exercem na planta, conforme apresentado no box que se segue. Observe que essa classificação agrupa os macro e micronutrientes e os elementos benéficos dentro dos diferentes grupos. Mas é uma ótima forma de revisarmos suas diferentes funções.

CLASSIFICAÇÃO DOS ELEMENTOS MINERAIS BASEADA EM SUA FUNÇÃO BIOQUÍMICA

(Evans e Sorger e Mengel e Kirkby, 1987)

GRUPO 1 – Nutrientes que fazem parte de compostos carbônicos:

N – presente em todos os aminoácidos, amidas, proteínas, nucleotídeos e ácidos nucleicos, coenzimas etc.

S – componente dos aminoácidos sulfurados, como cisteína, cistina e metionina e, conseqüentemente, de proteínas; presente no ácido lipóico, tiamina pirofosfato, coenzima A, glutationa e biotina.

GRUPO 2 – Nutrientes que são fundamentais ao armazenamento de energia ou à integridade estrutural de componentes celulares:

P – presente em açúcares fosfatados, e em nucleotídeos e ácidos nucleicos, coenzimas, fosfolipídeos, diretamente relacionados às reações que envolvem ATP.

Si – está depositado como sílica amorfa na parede celular e assim contribui para a manutenção das propriedades mecânicas da parede, principalmente em relação à rigidez e à elasticidade.

B – forma complexos diversos com os constituintes da parede celular, como ácidos polimanuróico, mananas e manitol; relacionado ao alongamento celular e ao metabolismo de ácido nucleicos.

GRUPO 3 – Nutrientes que permanecem na forma iônica:

K – é o principal íon de troca, responsável pelo controle de turgor da célula e pela manutenção da eletroneutralidade. Atua também como co-fator enzimático de mais de 40 enzimas.

Ca – presente na lamela média da parede celular. Atua também como co-fator enzimático durante a hidrólise de ATP e fosfolipídeos (lembre-se de que plantas possuem Ca-ATPases). Também é considerado o principal íon que atua como mensageiro secundário durante diversos processos de regulação metabólica.

Mg – constituinte de clorofilas; também é necessário em todos os processos de transferência de fosfato.

Cl – na fotossíntese, está associado à evolução do O₂.

Mn – na fotossíntese, está também associado à evolução do O₂ e é co-fator de várias enzimas ativadas por cátions, como desidrogenases, descarboxilases, quinases, oxidases e peroxidases.

Na – especialmente envolvido na regeneração do fosfoenolpiruvato em plantas C₄ e CAM e pode substituir o K em algumas funções.

GRUPO 4 – Nutrientes envolvidos em reações de oxirredução:

Fe – constituinte dos citocromos e das ferro-proteínas que atuam na fotossíntese, na fixação do nitrogênio e na respiração.

Zn – constituinte da anidrase carbônica, desidrogenase alcoólica e desidrogenase glutâmica etc.

Cu – constituinte da citocromo oxidase, ácido ascórbico oxidase, plastocianina etc.

Ni – constituinte da urease e do processo de fixação de N₂ por bactérias, constituinte das hidroxigenases.

Mo – no metabolismo de nitrogênio, constituinte da nitrogenase (fixação biológica) e da redutase do nitrato.

CARÊNCIA NUTRICIONAL EM PLANTAS: DEFICIÊNCIA DE NUTRIENTES

Agora que você já conhece bem as funções dos elementos minerais, vamos discutir o que acontece com as plantas quando não conseguem adquirir os níveis adequados desses elementos do ambiente, como apresentados na **Tabela 22.1**. No caso dos animais, a carência nutricional está associada a uma série de doenças que comprometem o desenvolvimento do indivíduo. Com as plantas não seria diferente: quando ocorrer limitação no fornecimento de um elemento, o pleno desenvolvimento do organismo também será comprometido e se manifestará através de sintomas visuais de deficiência. Obviamente, cada espécie tenderá a apresentar sintomas característicos, que estão associados à rota metabólica que foi comprometida pela deficiência.

Como os elementos são retirados da solução do solo e distribuídos pelo sistema vascular, você pode imaginar que dentro da planta eles também serão redistribuídos. Realmente, essa redistribuição é muito importante, principalmente porque cada elemento tem características de solubilidade distintas. Por exemplo, os elementos considerados mais móveis são: nitrogênio, potássio, magnésio, cloro, zinco e o molibdênio; já os menos móveis são: cálcio, enxofre, ferro, boro e cobre.

Repare que a maioria dos considerados quase imóveis são divalentes e estão fortemente complexados, o que explica a sua dificuldade de movimento. Assim, quando uma situação de deficiência se instalar em um dos elementos menos móveis, ela será primeiramente visualizada nas folhas mais jovens, enquanto nos mais móveis, a deficiência irá aparecer inicialmente nas folhas mais velhas.

A melhor maneira de estudar os sintomas de deficiência é começar pela comparação de plantas que estão sob limitação com outras, crescendo em uma solução conhecida, composta da mistura de todos os elementos essenciais. Mas pela função que o elemento exerce, você pode concluir qual será, ou quais serão os sintomas associados de deficiência. Por exemplo, na falta de magnésio, obviamente a síntese de clorofila estará comprometida e as folhas mais velhas da planta apresentarão sintomas de clorose; ou seja, as folhas tenderão a ficar amareladas. O padrão de clorose também é bastante característico, começando na região entre as nervuras da folha, pois as células próximas aos feixes vasculares tenderão

a manter a clorofila por mais tempo. A clorose é um dos sintomas mais comuns, pois a síntese de clorofila constitui uma rota metabólica que tem a participação de diversas enzimas e envolve diversos nutrientes, podendo evoluir até a morte localizada de células, formando pontos necróticos, como no caso da deficiência severa de nitrogênio.

MECANISMOS DE ABSORÇÃO DOS NUTRIENTES

Até então, discutimos a importância dos nutrientes e suas respectivas funções na planta. Mas, pergunta-se, como esses elementos entram na célula para então desempenhar as funções estudadas? Você sabe, pois já estudou esse assunto em Biologia Celular (Aulas 7 a 12 do Módulo 1). Para recordar, a seletividade da membrana e os tipos de transporte a ela associados (transporte ativo ou passivo) são garantidos graças à presença de canais, carreadores e bombas (Figura 22.7). O que é diferente então? A principal diferença é o tipo de bomba e o íon acompanhante: para animais, a bomba mais estudada que você já conhece é a $\text{Na}^+\text{-K}^+$ -ATPase, que não ocorre em plantas. Nos vegetais, o transporte ativo de prótons é feito principalmente por H^+ -ATPases e Ca^{2+} -ATPases (Figura 22.8), através da membrana que gera e sustenta os gradientes de potencial eletroquímico para o transporte ativo de solutos.

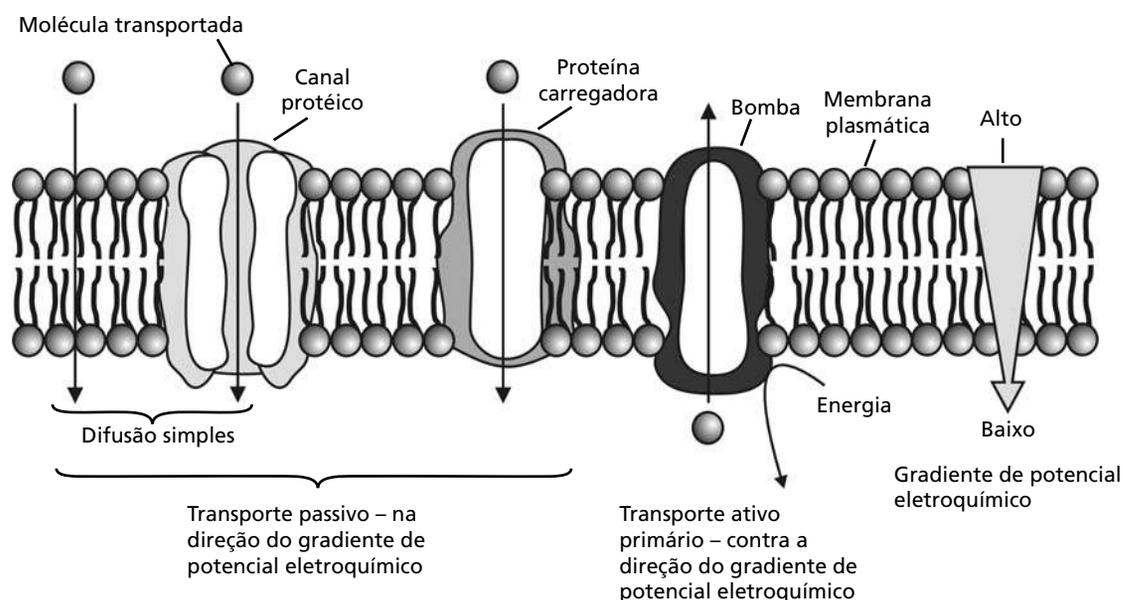


Figura 22.7: Sumário dos transportadores de membrana.

Outra grande diferença é que as células vegetais têm dois sistemas de membranas: a membrana plasmática propriamente dita e o tonoplasto – que é a membrana do vacúolo (Figura 22.8). Como o vacúolo é fundamental para o armazenamento de substâncias e de água, ele possui uma H^+ -ATPase específica, chamada V-ATPase, que pertence à família de ATPases do sistema interno de membrana dos eucariotos em geral. Também no tonoplasto ocorre uma outra bomba de prótons, denominada H^+ pirofosfatase ou H^+ -Ppase, que trabalha cooperativamente com as V-ATPases. Em vez de usar ATP, essa enzima quebra pirofosfato inorgânico (PPi) e usa a energia liberada no transporte.

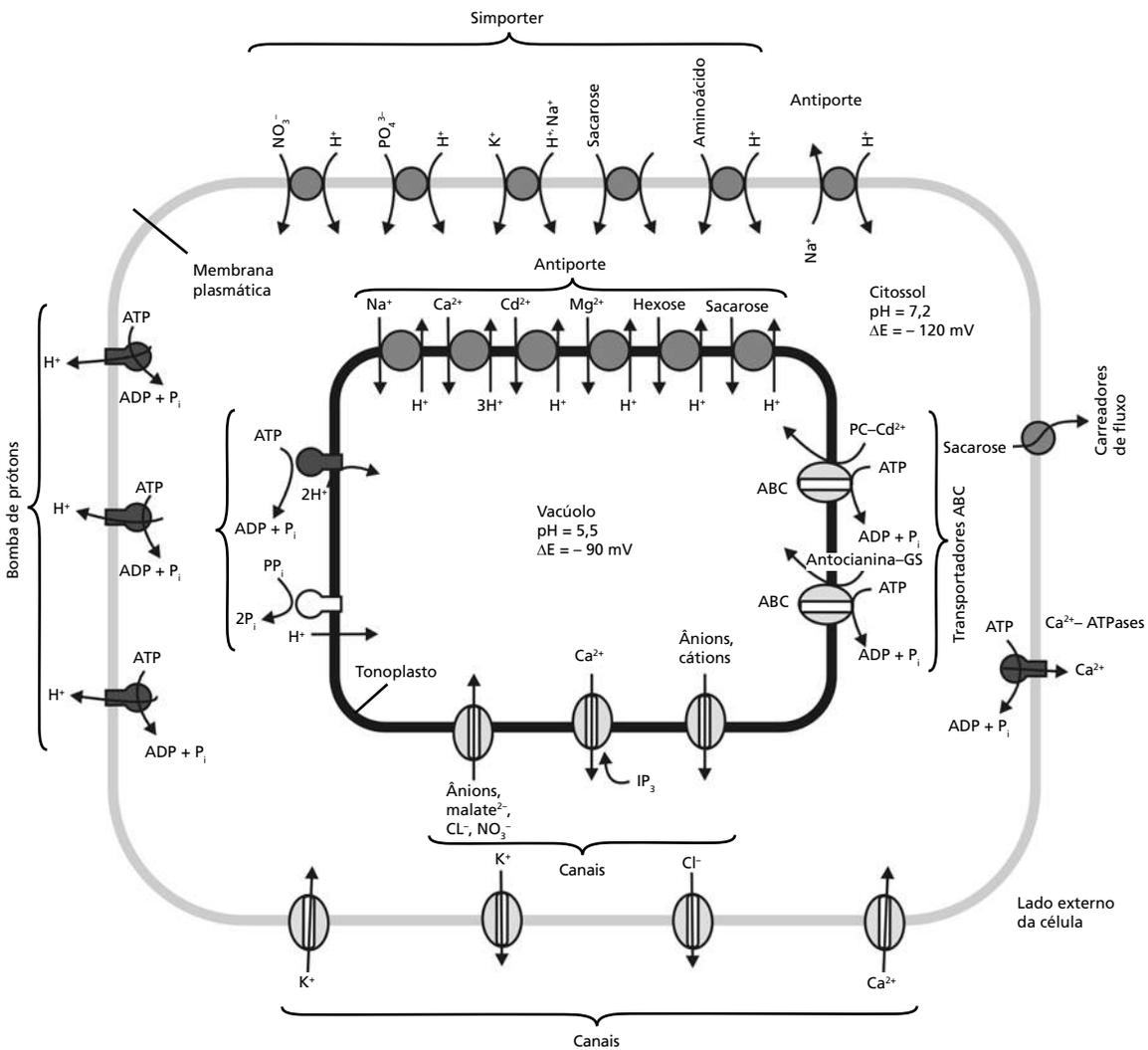


Figura 22.8: Sumário dos processos de transporte de solutos em plantas.

O tonoplasto também possui um sistema de transporte específico para moléculas maiores, principalmente os produtos do metabolismo secundário ou especial, como os flavonóides e as antocianinas produzidos no citoplasma, que são armazenados no vacúolo. Esse sistema de transporte é denominado ABC, de *ATP binding cassette transporters*, ou transportadores ligantes de ATP em cassete (Figura 22.8).

RESUMO

Os Macronutrientes – nitrogênio (N), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), fósforo (P) e enxofre (S); os micronutrientes – cloro (Cl), ferro (Fe), boro (B), manganês (Mn), zinco (Zn), cobre (Cu), níquel (Ni) e molibdênio (Mo) são os elementos minerais classificados de acordo com o critério de essencialidade. Cada elemento exerce funções específicas, mas em geral, os Macronutrientes são constituintes estruturais de aminoácidos, proteínas e ácidos nucleicos, sendo assim utilizados em maior quantidade que os Micronutrientes, que, preponderantemente, exercem funções de co-fatores enzimáticos, utilizados em menores quantidades.

Os diferentes elementos são absorvidos pela célula segundo os processos de transporte comuns aos eucariotos – transporte passivo ou ativo.

ATIVIDADES

1. Quais os elementos químicos considerados imprescindíveis aos vegetais?
2. O que significa critério de essencialidade?
3. Qual o principal elemento mineral essencial? Cite duas de suas funções.
4. O que são elementos benéficos?
5. Como os elementos minerais entram na célula vegetal?

Sustentação e organização estrutural do caule

AULA 23

objetivos

Os objetivos desta aula são:

- Entender o motivo pelo qual o caule representou um importante passo para a evolução das plantas terrestres.
- Definir a organização interna do caule, identificando a origem de seus tecidos.
- Reconhecer as diferenças anatômicas entre os tipos de caule e sua relação com os órgãos que sustenta.
- Compreender sua importância não só para a economia como também para avaliar a influência de fatores climáticos.

Pré-requisitos

Para você entender bem esta aula, é preciso que tenha compreendido a organização morfológica do caule apresentada na Aula 17 e que tenha pleno conhecimento da organização dos meristemas primários e secundários (Aula 6), bem como dos sistemas de revestimento (Aula 7), fundamental (Aula 8) e vascular (Aulas 9 e 10).

POR QUE ALGUMAS PLANTAS CHEGAM AOS 100 METROS DE ALTURA?

Na conquista do ambiente terrestre, as plantas abandonaram o ambiente imerso da água, para residir em um meio aéreo. Inúmeras modificações foram necessárias para que essa conquista fosse bem-sucedida. A análise evolutiva das plantas evidencia claramente os degraus galgados por esses incríveis seres vivos em relação a isso (Aulas 12, 13, 14 e 17). Destacamos, em tal contexto:

- a necessidade de sustentar o próprio corpo e os demais órgãos aéreos a ele ligados;
- a necessidade de suportar os pesados movimentos desses órgãos contra a força da gravidade.

Como já sabemos, suporte mecânico e transporte de água a longa distância são as duas mais importantes funções desempenhadas pelo xilema secundário, devido ao surgimento das células lignificadas. Esse advento permitiu a algumas espécies terrestres alcançar alturas bastante elevadas, como, por exemplo, as sequóias (*Sequoiadendron giganteum*) que podem atingir mais de 100 metros de altura (Figura 23.1).

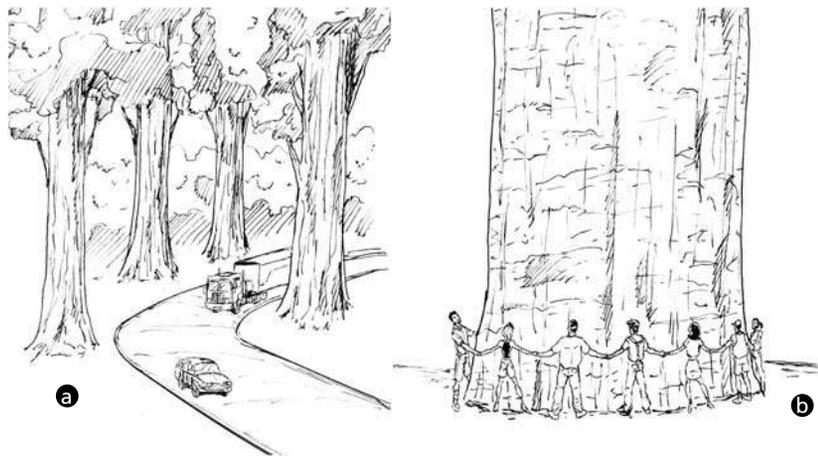


Figura 23.1: Os indivíduos de Sequoia (*Sequoiadendron giganteum*), uma espécie da zona temperada, se destacam entre as árvores mais altas (a) e de maior diâmetro no mundo (b).

O caule é o principal responsável pela sustentação dos órgãos aéreos. A posição ereta da maioria deles e o arranjo das folhas nele inseridas possibilitam a cada folha absorver o máximo de luz para ser utilizada na fotossíntese. As estruturas reprodutivas, também sustentadas pelo caule, são por ele posicionadas em áreas acessíveis aos insetos, pássaros, vento etc., os quais transferem o pólen de flor a flor e auxiliam a dispersão das sementes.

Além da função de sustentação, o caule – como órgão comunicador entre as raízes e as folhas, flores e frutos – participa ativamente do processo de condução de água e sais minerais e dos produtos elaborados a partir da fotossíntese. O caule pode ainda armazenar reservas nutritivas, realizar fotossíntese e, em alguns casos, efetuar a propagação vegetativa de espécies.

Os caules apresentam grande variedade de formas (Aula 17). Podem ser aéreos, aquáticos ou subterrâneos. Nesta última condição, eles são frequentemente confundidos com as raízes; distinguem-se, porém, dos outros órgãos vegetais, principalmente por consistir em um eixo com nós e entrenós (Figura 23.2). Em sua porção terminal, encontra-se a **gema apical** ou terminal (Figura 23.2) que é constituída por uma região meristemática – o promeristema – que é recoberta por primórdios foliares (veja a Aula 6). Ao contrário das raízes, as ramificações do caule são exógenas e promovidas pelo desenvolvimento das gemas axilares ou laterais, que se formam na superfície desse órgão. O caule continua seu crescimento ao longo de toda a vida da planta, formando gemas que darão origem a novas folhas, ramos e órgãos reprodutivos.

COMO OCORRE O DESENVOLVIMENTO DO CAULE?

O caule inicia seu desenvolvimento a partir da plúmula do embrião que, na verdade, constitui sua primeira gema apical. Esse crescimento é mantido pela atividade do **meristema apical caulinar** localizado nessa gema (Figura 23.2)

Na porção terminal desse meristema, está localizado o promeristema (veja, na Aula 6, meristema apical caulinar).



Um bom exemplo de promeristema caulinar conhecido por vocês é o palmito (*Euterpe edulis*).

As **gemas axilares** apresentam estrutura idêntica à gema apical e podem tanto ser vegetativas (**Figura 23.2**), dando origem a novos ramos caulinares, como florais que dão origem a uma flor ou inflorescência. As gemas florais diferem das vegetativas em tamanho, padrão e área de atividade mitótica. Em alguns caules, as gemas laterais podem sofrer modificações e formar espinhos ou gavinhas, contribuindo, respectivamente, para a proteção e sustentação da planta (veja a Aula 17).

Quando em crescimento ativo, o meristema apical do sistema caulinar origina primórdios foliares em uma sucessão tão rápida que os nós e os entrenós não podem, a princípio, ser distinguidos. O alongamento internodal ocorre posteriormente; ele é o principal responsável pelo aumento em comprimento do caule primário e ocorre simultaneamente em vários entrenós. O **meristema intercalar** localizado no entrenó é o responsável por esse alongamento. Assim, temos uma região meristemática – entrenó – entre duas regiões parcialmente diferenciadas – nó com folhas jovens (**Figura 23.2**).

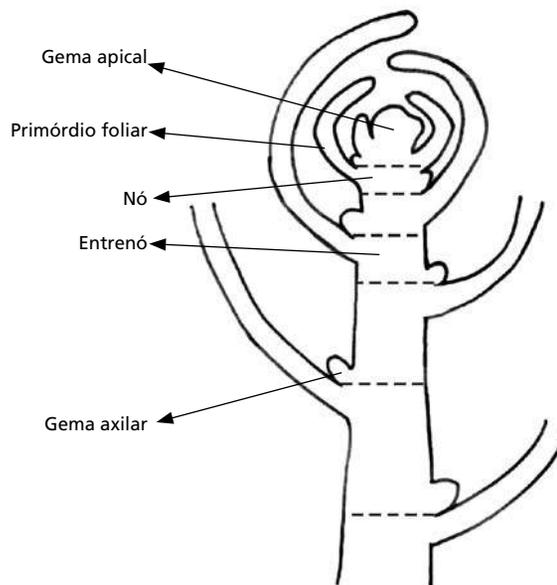


Figura 23.2: Diagrama em seção longitudinal evidenciando a organização geral do caule em estrutura primária de uma Dicotiledônea. Em sua porção terminal, encontra-se a gema apical, que é recoberta por primórdios foliares. As ramificações do caule são exógenas e promovidas pelo desenvolvimento das gemas axilares. A atividade do meristema apical, que repetidamente produz primórdios foliares e gemas axilares, resulta em um eixo com nós e entrenós bem demarcados. Notem que os entrenós aumentam de tamanho à medida que se distanciam do meristema apical. O alongamento internodal é responsável pela maior parte do aumento em comprimento do caule e é proveniente da atividade do meristema intercalar.

Em muitas espécies, como ocorre na maioria das Dicotiledôneas e Gimnospermas, o crescimento é mantido não apenas pelo meristema apical, mas também pela atividade dos meristemas laterais: **câmbio e felogênio**. Como já sabemos, essa segunda etapa do crescimento do caule é caracterizada como **crescimento secundário**. Em plantas que sofrem tal crescimento, a atividade do câmbio e do felogênio adiciona novos tecidos ao caule, implementando a estrutura secundária e o crescimento no sentido radial. Esse tipo de crescimento é semelhante ao que ocorre nas raízes e contribui para o aumento da circunferência dos caules – crescimento em espessura.

Em plantas perenes, o crescimento do caule é um processo aparentemente contínuo, que cessa apenas sob condições adversas, como seca, inundação, baixas temperaturas etc.

O QUE ENCONTRAMOS NA ESTRUTURA INTERNA DOS CAULES?

Caules que apresentam apenas crescimento primário são normalmente denominados herbáceos, enquanto os que apresentam crescimento primário e secundário são denominados lenhosos (Aula 17).

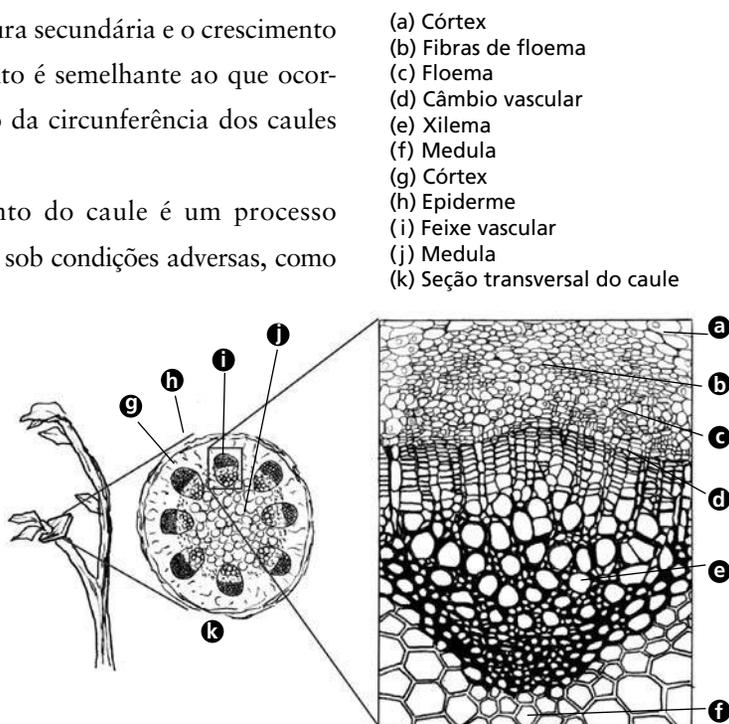
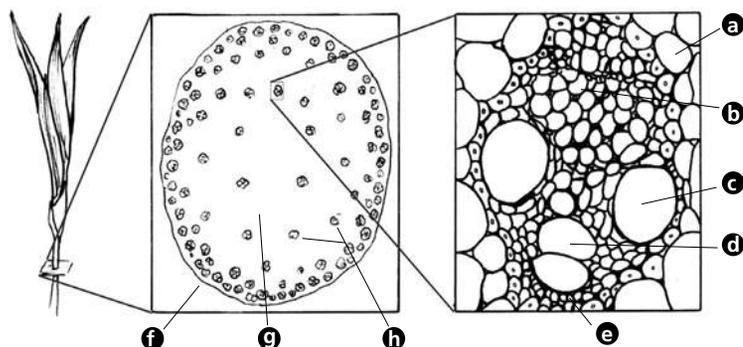


Figura 23.3: Seção transversal do caule em estrutura primária de magnólia (*Magnolia sp.*), uma Dicotiledônea, evidenciando: epiderme, córtex, cilindro vascular – constituído por oito feixes vasculares – e medula. Observe em detalhe um feixe vascular colateral aberto. (Adaptado de Berg, 1994.)

Estrutura primária de caule



(a) Tecido fundamental; (b) floema; (c) xilema; (d) lacuna do protoxilema; (e) bainha de fibras; (f) epiderme; (g) tecido fundamental; (h) feixe vascular.

Figura 23.4: Seção transversal do caule em estrutura primária de milho (*Zea mays*), uma Monocotiledônea, evidenciando: epiderme, tecido fundamental e feixes vasculares em disposição difusa – atactostélica. Observe em detalhe um feixe vascular colateral fechado envolvido por uma bainha de fibras. (Adaptado de Berg, 1994.)

De forma semelhante à observada na raiz, a estrutura interna do caule está organizada em três sistemas de tecido: revestimento, fundamental e vascular. De maneira geral, um caule em estrutura primária, quando examinado em seção transversal, permite o reconhecimento de quatro regiões distintas: epiderme – sistema de revestimento; córtex – sistema fundamental; cilindro vascular – sistema vascular e medula – sistema fundamental (**Figura 23.3**). Esta última, nem sempre presente nas Monocotiledôneas (**Figura 23.4**).

Sistema de revestimento

Epiderme

A epiderme constitui a camada mais externa do caule e se origina da protoderme. Ela é formada por células comuns ou ordinárias, recoberta por cutícula. Entre essas células, podem ocorrer estômatos e tricomas de tipos variados, todavia, sempre em menor quantidade que nas folhas.

As células epidérmicas do caule conservam, por longo tempo, a capacidade de se dividirem. Esse fato permite que a epiderme esteja presente nas fases iniciais do crescimento em espessura do caule e retarda a instalação da periderme.

Sistema fundamental

Córtex

O córtex é a região situada entre a epiderme e o sistema vascular (**Figura 23.3**) que tem origem a partir do meristema fundamental. O parênquima é o principal tecido representado no córtex caulinar e pode conter cloroplastos ou armazenar substâncias nutritivas, água ou ar. Em muitos caules, na região mais periférica do córtex, pode ser encontrado colênquima ou esclerênquima, que podem estar distribuídos formando um cilindro completo, pequenos feixes ou faixas isoladas. De maneira geral, o colênquima constitui o principal tecido de sustentação dos caules herbáceos.

No caule, é difícil determinar o limite anatômico entre o córtex e o sistema vascular. Isso porque, nesse órgão, a endoderme normalmente não apresenta estria de Caspary como na raiz (veja a Aula 18). Em algumas espécies, a endoderme de caules jovens apresenta inúmeros

grãos de amido que podem ser de maior tamanho que as demais células do córtex; daí essa endoderme ser denominada **bainha amilífera** ou **camada endodermóide** (Figura 23.5). Nas Monocotiledôneas é comum a existência de endoderme formada por células lignificadas. Mesmo quando não apresenta qualquer especialização morfológica nos caules, a endoderme está presente como uma camada celular de características químicas e fisiológicas próprias.

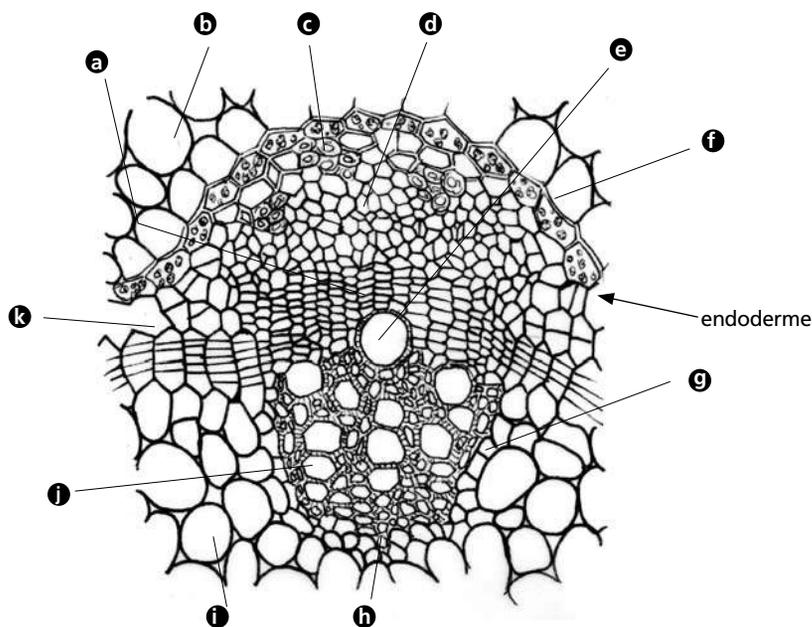


Figura 23.5: Detalhe de uma seção transversal do caule de mamona (*Ricinus communis*) em estrutura primária. Observe a endoderme constituída por uma bainha amilífera.

- (a) Câmbio fascicular
- (b) Parênquima cortical
- (c) Fibras floemáticas
- (d) Floema
- (e) Elementos de vasos (xilema secundário)
- (f) Bainha amilífera
- (g) Fibras xilemáticas
- (h) Elementos de vaso (protoxilema)
- (i) Parênquima medular
- (j) Elementos de vaso (metaxilema)
- (k) Câmbio interfascicular

Medula

A medula constitui a porção central do caule envolvida pelo sistema vascular (Figura 23.3). De maneira geral, ela é formada por parênquima, cujas células podem sofrer lignificação e formar escleréides. As fibras ocorrem com menor frequência e estão sempre associadas ao sistema vascular. Em algumas espécies podem ocorrer estruturas secretoras na medula. É comum observar a destruição natural da medula em caules desenvolvidos, formando os chamados caules fistulosos, como é observado, por exemplo, no bambu (*Bambusa sp.*). Entretanto, essa destruição ocorre apenas no entrenó, sendo preservada a região do nó – diafragmas nodais.

IDIOLASTOS

Células de um tecido que diferem marcadamente em formato, tamanho ou conteúdo das demais células do mesmo tecido.

Tanto o córtex quanto a medula podem apresentar diferentes tipos de **IDIOLASTOS**, incluindo células portadoras de cristais de cálcio, corpos silicosos, substâncias ergásticas etc. Estruturas secretoras, produtoras de látex (laticíferos), de óleos essenciais (células ou bolsas oleíferas), de resinas (ductos resiníferos) etc. também são, freqüentemente, encontradas nessas regiões do caule.

Sistema vascular

Periciclo

Internamente à endoderme, encontra-se o periciclo, que representa a camada mais externa do cilindro vascular e tem origem no procâmbio. O periciclo pode ser formado por uma ou mais camadas de células, sendo parenquimático e pouco diferenciado na maioria dos caules ou esclerificado, como, por exemplo, em *Cucurbita pepo* (abóbora). As células do periciclo possuem alta capacidade de divisão celular e, em caules que sofrem crescimento secundário, elas contribuem para a formação do câmbio interfascicular (ver nesta aula a formação do câmbio vascular).

Tecidos condutores primários

Os tecidos condutores primários, xilema e floema, originam-se do procâmbio, e, ainda bem próximo ao meristema apical, já se observa a diferenciação das primeiras células condutoras do xilema – o protoxilema. Ao contrário do observado na raiz, o protoxilema ocupa uma posição mais interna, próximo à medula do caule; já o metaxilema ocupa posição periférica, próximo ao floema, caracterizando, dessa maneira, o **protoxilema endarco** no caule (Figuras 23.5 e 23.9.d,e). Tal qual na raiz, o **protofloema é exarco**, e se diferencia próximo ao periciclo, enquanto o metafloema, mais interno, se diferencia a partir de células contíguas ao metaxilema. Como os elementos crivados apresentam paredes primárias muito delgadas, a distinção morfológica entre as células de proto e as de metafloema normalmente não é possível.



Imagine que você é um pesquisador, que encontra fragmentos vegetais utilizados em fitoterápicos, ou mesmo em escavações arqueológicas, que mostram como o homem primitivo utilizava os vegetais. Como identificar tais plantas? Como saber que partes das plantas foram utilizadas? O conhecimento da estrutura interna dos vegetais pode ser uma excelente ferramenta para sua investigação. Nesse sentido, a posição do protoxilema nos órgãos vegetais é uma das características mais importantes para diferenciá-los, seja em estrutura primária, seja em estrutura secundária.



Os elementos crivados do protofloema possuem vida muito curta e, em geral, são funcionais por apenas um dia.

Feixes vasculares

Os feixes vasculares ocorrem geralmente em arranjos **colaterais**. Como se vê nos cortes transversais, o floema localiza-se externamente ao xilema, voltado para a periferia do caule (Figuras 23.3, 23.4 e 23.7.b e c). Contudo, em algumas Dicotiledôneas (Apocynaceae, Asclepiadaceae, Cucurbitaceae, Myrtaceae, Solanaceae) pode ocorrer o tipo **bicolateral**, no qual se podem distinguir, em um único feixe, uma porção de floema externa e outra porção interna ao xilema (floema interno ou intraxilemático) (Figuras 23.6.a e 23.7.d e e). Outra modificação do arranjo relativo dos tecidos vasculares no caule é representada pelo tipo **concêntrico** (Pteridófitas, Monocotiledôneas), em que tanto o xilema pode ocupar a posição central e ser envolvido pelo floema (**anficrival**), como o floema pode estar no centro e o xilema em volta (**anfivasal** – Figura 23.6.b). Algumas espécies de Monocotiledôneas apresentam feixes **biconcêtricos**, onde o xilema forma dois anéis concêntricos, separados por um anel de floema (Figura 23.6.c). Os feixes colaterais e bicolaterais recebem ainda a denominação de:

- **aberto**, quando existe formação de câmbio fascicular entre o xilema e o floema (Figuras 23.3 e 23.5); ou
- **fechado**, quando não existe a formação do câmbio fascicular (Figura 23.4).

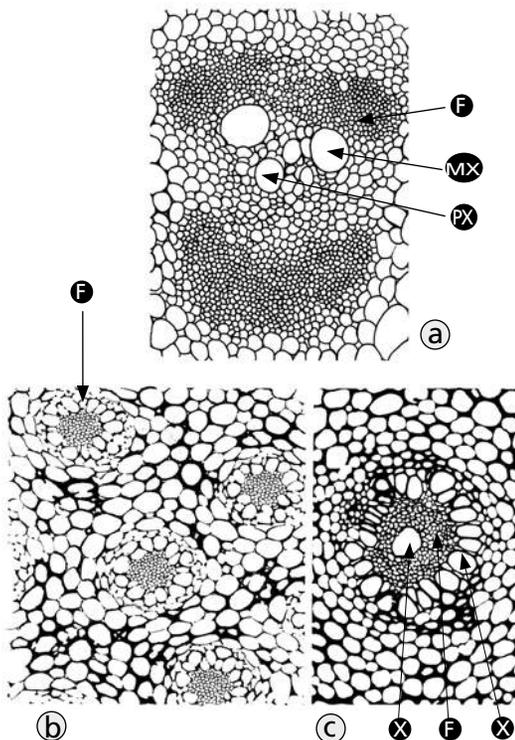


Figura 23.6: Diferentes tipos de feixes vasculares: (a) seção transversal do feixe vascular bicolateral de *Cucurbita pepo* (abóbora); (b) seção transversal do feixe vascular anivasal de *Cordyline* sp. e (c) seção transversal do feixe vascular biconcêntrico de *Paepalanthus* sp. F: floema; X: xilema; MX: metaxilema; PX: protoxilema.

Distribuição dos feixes vasculares no caule

De acordo com a distribuição do procâmbio, os feixes vasculares do caule podem formar um cilindro contínuo, ou estar subdividido em feixes vasculares separados por parênquima.

A disposição dos tecidos vasculares primários é responsável pela configuração estrutural do caule. Um conceito muito conhecido e relacionado com a filogênese da forma do sistema vascular é o do estelo (palavra que significa coluna). O estelo é definido como a coluna central do caule, envolvendo o sistema vascular, suas regiões interfasciculares, a medula (quando presente) e o periciclo.

Tipos de estelo

Nas Pteridófitas mais primitivas (ex.: *Selaginella*), é comum a organização do tipo protostelo, no qual o xilema constitui um cilindro central sólido envolvido pelo floema (Figura 23.7.a).

Nas Pteridófitas mais derivadas, nas Gimnospermas e na maioria das Dicotiledôneas, o sistema vascular aparece como um cilindro, ou anel concêntrico, delimitando uma região interna (a medula) e uma região externa (córtex). Essa organização é do tipo **sifonostelo**, que pode ser distinguido em dois tipos:

- **Sifonostelo ectoflóico**, no qual o floema e o xilema formam um anel contínuo, em torno da medula parenquimática (Figura 23.7.b); e
- **Sifonostelo anfilóico**, que soma as características anteriores a mais um anel de floema interno ao xilema, envolvendo a medula (Figura 23.7.c).

Esses elementos condutores podem, ainda, formar uma rede de feixes vasculares, separados por zonas parenquimáticas, originando o **eustelo** (Figura 23.7.d) e o **dictiostelo** (Figura 23.7.e).

Nas Monocotiledôneas, o sistema vascular primário é formado por feixes que, em seções transversais, aparecem como unidades independentes e dispersas, de forma caótica (difusa) pelo tecido parenquimático. Frequentemente, não ocorre a divisão em córtex e medula. Essa organização é do tipo atactostelo (**Figura 23.7.f**).

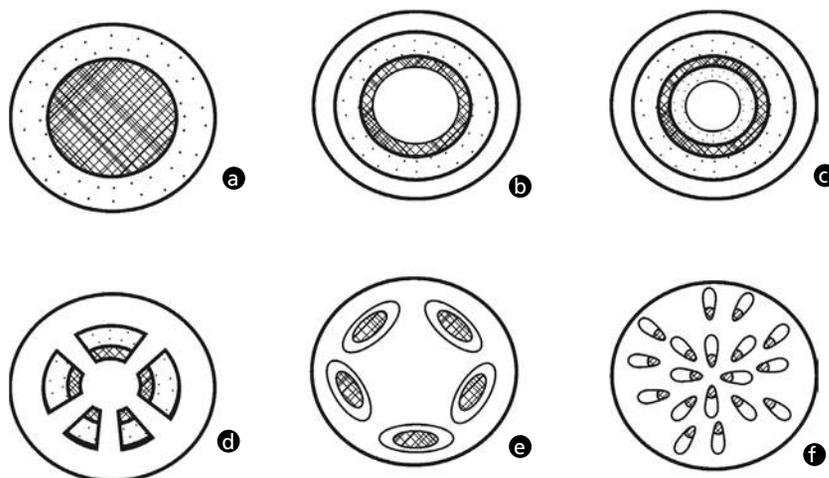


Figura 23.7: Esquema de diferentes tipos de estelo: (a) protostelo; (b) sifonostelo ectoflóico; (c) sifonostelo anfiflóico; (d) eustelo; (e) dictiostelo; (f) atactostelo. Xilema-quadriculado. Floema-pontilhado.

! Uma descrição detalhada dos diferentes tipos de estelo pode ser encontrada em Fahn, A., 1974. *Anatomia Vegetal*. 2ª. ed. Madri: H. Blume Ediciones.

Traços e lacunas foliares

Como você já sabe, o caule sustenta folhas. Elas se estendem lateralmente a partir do caule, e são as principais responsáveis pela realização da fotossíntese. Os produtos advindos da fotossíntese precisam escoar para o resto da planta. Adicionalmente, a folha também precisa receber água e nutrientes que foram absorvidos pelas raízes e caíram em circulação na planta através do xilema. Então, você pode concluir que alguns feixes do caule precisam se curvar em direção às folhas. Essa conexão é estabelecida na região nodal e cria uma estreita relação entre caule e folhas, o que nos leva a considerá-los como um sistema único.

O feixe vascular que se desvia do caule em direção ao pecíolo foliar é denominado traço foliar (**Figura 23.8**). Esse feixe, ao se estender pelo interior da lâmina foliar, pode ramificar-se inúmeras vezes, constituindo o sistema de venação da folha (reveja as Aulas 17 e 27). Na região nodal,

onde um traço foliar se curva do centro do caule em direção à base da folha, forma-se uma lacuna preenchida pelo tecido parenquimático no sistema vascular, denominada lacuna foliar (Figura 23.8).

O número de traços e lacunas foliares varia nas diferentes plantas e em diferentes níveis do caule de uma mesma planta. Essas variações possuem significado filogenético.

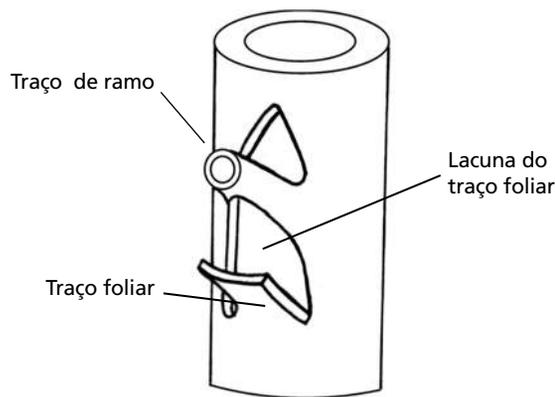


Figura 23.8: Diagrama do sistema vascular de um caule com nó unilacunar. Note que um traço foliar se dirige para uma folha enquanto dois traços de ramo encaminham-se a um ramo.

Transição entre os sistemas vasculares do caule e da raiz

Como já foi observado, a distinção entre os órgãos vegetais tem por base, primariamente, a distribuição relativa dos tecidos fundamental e vascular. Nas raízes das Dicotiledôneas, por exemplo, os tecidos vasculares formam um cilindro sólido, circundado pelo córtex. Além disso, os cordões de floema primário se alternam com os pólos radiais de xilema primário (Figura 23.9.a). No caule, ao contrário, os tecidos vasculares geralmente formam um cilindro de feixes isolados ao redor da medula, com o floema no lado externo e o xilema no lado interno dos feixes vasculares. Assim, na região de contato do caule com a raiz é preciso que ocorra uma mudança do tipo de estrutura anatômica da raiz para aquela encontrada no caule. Essa mudança é gradual e ocorre na região do colo ou coleto (como foi visto na Aula 17) que recebe o nome de **região de transição** (Figura 23.9.b e c).

Já sabemos, também, que tanto o caule quanto a raiz são iniciados como uma estrutura única durante o desenvolvimento do embrião. Conseqüentemente, a transição vascular ocorre desde o eixo do embrião e da plântula.

A estrutura da região de transição pode ser complexa e variar muito entre as diferentes espécies. A **Figura 23.9** retrata um tipo de região de transição normalmente encontrado nas Dicotiledôneas. Observem a estrutura diarca da raiz (**Figura 23.9.a**), constituída por dois pólos de xilema e dois de floema primários; a ramificação e a reorientação do xilema e do floema primários (**Figura 23.9.b e c**) e a formação de uma medula e dos traços das primeiras folhas (**Figura 23.9.d**).

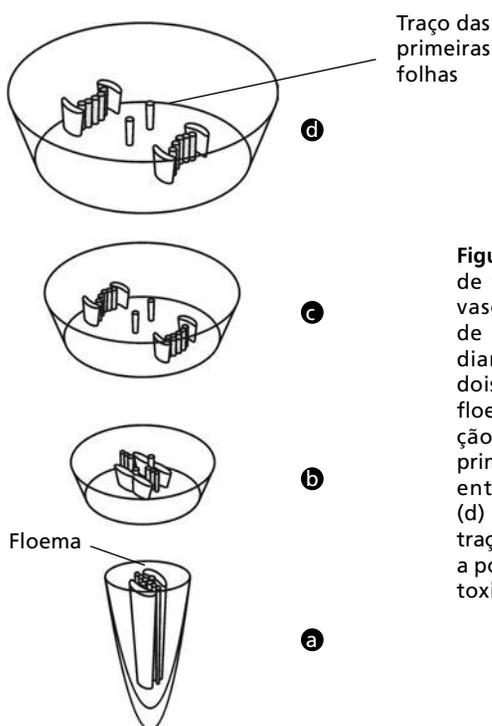


Figura 23.9: Diagrama das etapas de transição entre os sistemas vasculares da raiz e do caule de uma plântula: (a) estrutura diarca da raiz, constituída por dois pólos de xilema e dois de floemas primários; (b) ramificação e reorientação do floema primário; (c) ramificação e reorientação do xilema primário; (d) formação da medula e dos traços das primeiras folhas. Note a posição dos elementos de protoxilema no caule e na raiz.

Estrutura secundária

Crescimento secundário em Dicotiledôneas e Gimnospermas

Como se observou na raiz, o crescimento secundário do caule em Dicotiledôneas e Gimnospermas é proveniente da atividade do câmbio e do felogênio que, respectivamente, darão origem aos tecidos vasculares secundários – sistema vascular –, e ao novo tecido de revestimento, a periderme – sistema de revestimento.

TECIDO INTERFASCICULAR

A maioria dos autores se refere a esse tecido como parênquima, todavia, mais recentemente, a porção celular envolvida na formação do câmbio no caule tem sido identificada como constituinte do periciclo (mais detalhes em Angyalossy-Alfonso, A. & Marcati, C. R. 2003. Câmbio Vascular. In: Appezato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S. M. *Anatomia Vegetal*. Viçosa: UFV Editora).

O estabelecimento do câmbio ocorre através da retomada das divisões celulares no procâmbio, que permaneceu indiferenciado entre o xilema e o floema primários – **câmbio fascicular** (Figura 23.10.a e b) – e, no tecido interfascicular, entre os feixes vasculares – **câmbio interfascicular** (Figura 23.10.b). Assim, o câmbio vascular é formado pela união do câmbio fascicular e do câmbio interfascicular.

O câmbio forma um cilindro completo de células que circundam o xilema primário e produz, contínua ou periodicamente, cilindros de tecidos vasculares secundários, sendo floema secundário para periferia e xilema secundário para o interior do caule (Figura 23.10.b e c).

A adição de novos tecidos vasculares e o conseqüente aumento do diâmetro do caule geram grande tensão nos tecidos localizados externamente ao câmbio. A epiderme e os tecidos do córtex tendem a romper, surgindo, nessas regiões sucessivas, peridermes para substituir o antigo tecido de revestimento. Você se lembra? A periderme é formada pelo felogênio. O floema primário também sofre as ações desse crescimento que ocorre de dentro para fora e vai sendo deslocado progressivamente, até ser esmagado, desativado e descartado pela instalação de uma nova periderme (Figura 23.10.d).

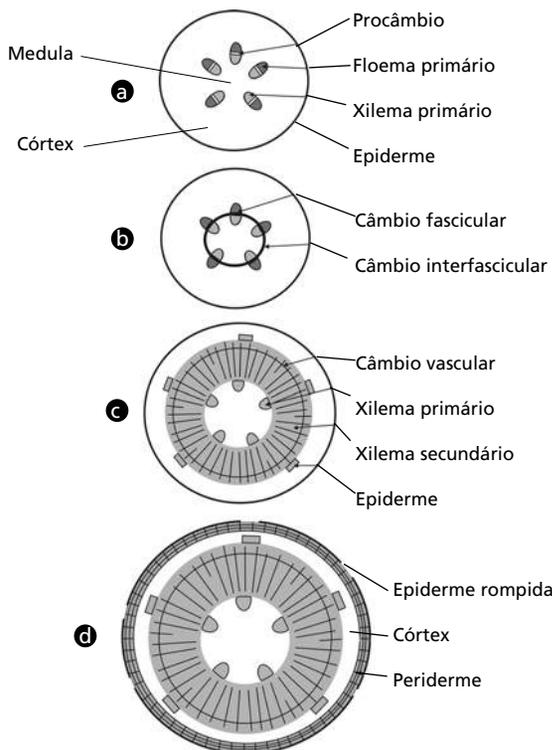


Figura 23.10: Diagrama do desenvolvimento do caule de uma dicotiledônea lenhosa: (a) estrutura primária do caule; (b) estabelecimento do câmbio vascular – observe a junção do câmbio fascicular e do câmbio interfascicular; (c) câmbio vascular produzindo cilindros de tecidos vasculares secundários, sendo floema secundário para periferia e xilema secundário para o interior do caule – o xilema primário e a medula ficam revestidos pelo xilema secundário; (d) rompimento da epiderme e instalação da periderme. Em (c) e (d), as linhas radiais representam os raios parenquimáticos do xilema e floemas secundários.

Podemos resumir os efeitos da adição dos novos tecidos vasculares sobre o corpo primário da planta da seguinte forma:

1. A medula e o xilema primário ficam isolados e revestidos pelo xilema secundário.
2. O parênquima medular pode manter-se vivo, sofrer deformações ou pode ocorrer destruição da medula.
3. O floema primário é deslocado para fora.
4. Com a formação de cilindros de xilema e floema secundários no interior do caule, uma considerável tensão se desenvolve na periferia do caule.
5. Embora a epiderme e o córtex possam perdurar por algum tempo, posteriormente, o felogênio se instala e dá origem à periderme.
6. Os tecidos primários exteriores ao sistema vascular são gradativamente eliminados, como também, mais tarde, as camadas consecutivas de floema secundário mais velho e inativo.
7. A eliminação das camadas periféricas diminui periodicamente a pressão do aumento da circunferência do caule.



O crescimento secundário do caule é responsável pela obtenção de uma importante fonte de matéria-prima, representada pelo xilema secundário, a madeira ou lenho.

Qual a idade de uma árvore?

O crescimento secundário promove a efetiva sustentação do caule e possibilita a uma árvore atingir alturas e diâmetros bastante elevados. No Brasil, são observados indivíduos de Jequitibá (*Cariniana micrantha*) com mais de 50 metros de altura e diâmetro superior a dois metros. Espécies de crescimento rápido, como o Jequitibá, podem possuir entre 400 e 500 anos de idade, ao atingirem diâmetros desta ordem de grandeza. A estimativa de idade para árvores de crescimento lento, de mesmo diâmetro, pode chegar a 2.000 anos. Há registros de um espécime vivo de *Pinus longaeva* (Pinaceae), na Califórnia – EUA, com mais de 4.900 anos de idade.

Essa é uma informação aferida nos caules de espécies lenhosas, utilizando-se, para tal, a contagem dos anéis de crescimento (Figura 23.11).

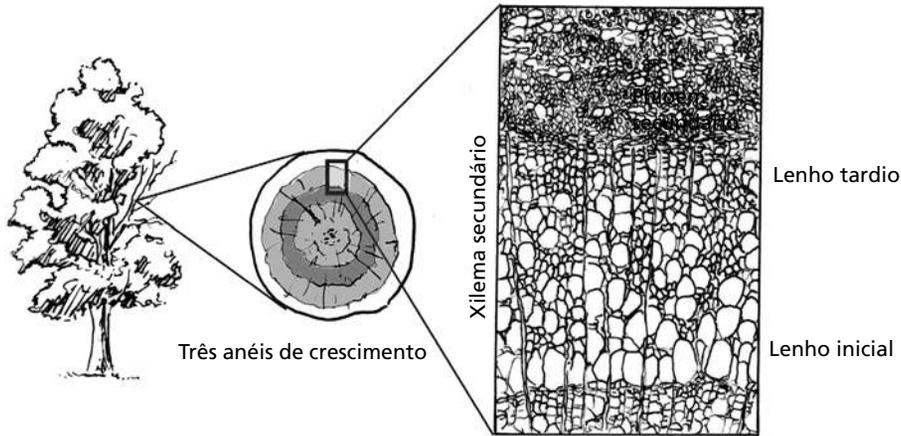


Figura 23.11: Seção transversal de um ramo com três anos de idade de *Tilia americana*. Em detalhe, um anel de crescimento do xilema com elementos de vaso mais largos no lenho inicial. Observe que, progressivamente, os elementos de vaso se tornam mais estreitos até o lenho tardio.

A atividade cambial e, portanto, a formação dos anéis de crescimento, pode cessar sob condições adversas. Como visto anteriormente, tais condições podem representar eventos sazonais, que são repetidos a cada ano e distribuídos pelas diferentes estações climáticas. Seja qual for o tipo de condição adversa, a resposta da planta é a mesma: redução e até mesmo interrupção da produção de novas células nos meristemas. A planta passa por um período de dormência que cessará apenas quando as condições ambientais se tornarem novamente favoráveis ao seu desenvolvimento.

Relembrando: os anéis de crescimento são formados em decorrência da atividade sazonal do câmbio, como já foi mencionado no estudo sobre xilema secundário (Aula 8). Sabemos que essa atividade intermitente fica registrada no xilema secundário e é indicada pelas diferentes camadas celulares formadas durante a fase de crescimento ativo (lenho inicial) e aquelas que se formam antes da interrupção do funcionamento cambial (lenho tardio). A esse conjunto de camadas celulares diferentes que representa a atividade do câmbio, sua diminuição e parada, denomina-se anel de crescimento (veja a Aula 8).



A sazonalidade cambial é refletida como um espelho no xilema e no floema secundários, podendo formar anéis de crescimento em ambos os tecidos. Entretanto, pelo fato de o floema secundário estar sendo constantemente eliminado pela formação de sucessivas peridermes, as camadas de crescimento normalmente só podem ser identificadas no xilema secundário, por ser esse um tecido que se autopertua.

A atividade cambial e, portanto, a formação dos anéis de crescimento, pode cessar sob condições adversas. Como visto anteriormente, tais condições podem representar eventos sazonais, que são repetidos a cada ano e distribuídos pelas diferentes estações climáticas. Seja

qual for o tipo de condição adversa, a resposta da planta é a mesma: redução e até mesmo interrupção da produção de novas células nos meristemas. A planta passa por um período de dormência que cessará apenas quando as condições ambientais se tornarem novamente favoráveis ao seu desenvolvimento.

Anéis de crescimento como indicadores temporais do crescimento de lenhosas

A história da vida de uma planta lenhosa pode, então, ser contada por meio da análise dos seus anéis de crescimento (**Figura 23.11**). Assim, esses anéis constituem excelentes indicadores temporais do crescimento de espécies lenhosas. O estudo da largura dos anéis de crescimento resultou em grande auxílio para o estudo da história do clima e para a determinação de padrões históricos de distúrbio ambiental. Atualmente, diferentes tipos de estudos são realizados a partir da análise dos anéis no caule. A dendrocronologia, a dendroclimatologia e a dendroecologia são áreas da ciência botânica que se dedicam:

- à determinação da idade das árvores – dado importante para os cálculos de biomassa nas florestas naturais e nos plantios para produção de madeira e para a compreensão da dinâmica dos ecossistemas;
- à avaliação do crescimento geral do caule e dos fatores que podem afetar esse crescimento, tais como: precipitação, temperatura, inundação, floração, ataque por patógenos etc.;
- à compreensão das estratégias de desenvolvimento e sobrevivência de espécies arbóreas;
- à avaliação de aspectos climáticos globais.

Se as monocotiledôneas não possuem crescimento secundário, como existem árvores como as palmeiras ou os coqueiros?

Na verdade, as Monocotiledôneas carecem de crescimento secundário proveniente da atividade cambial. Elas podem desenvolver caules espessos, como as palmeiras e os coqueiros, devido ao aparecimento de um meristema periférico, que produz parênquima e feixes vasculares (colaterais fechados ou concêntricos) para o interior, e apenas parênquima para o exterior. Esse crescimento é denominado crescimento secundário difuso. O termo difuso refere-se ao fato de a atividade meristemática não estar restrita a uma determinada região,

como ocorre no câmbio; já o termo secundário refere-se ao crescimento que ocorre afastado do meristema apical, à custa de células do parênquima, externas aos feixes vasculares. Para comportar esse crescimento, forma-se um novo tecido protetor de revestimento. Em algumas Monocotiledôneas, esse tecido protetor é uma periderme típica (palmeira). Em outras, as células de parênquima em posições sucessivamente mais profundas se dividem inúmeras vezes no sentido periclinal e tornam-se suberificadas, o que resulta em uma aparência estratificada, responsável pela denominação desse tecido como súber estratificado.

RESUMO

O caule é um órgão vegetativo que apresenta como principais funções: sustentação dos órgãos aéreos e a condução de água e sais minerais e condução dos produtos da fotossíntese. Pode armazenar reservas nutritivas e efetuar propagação vegetativa. A estrutura interna do caule está organizada em três sistemas de tecido: revestimento, fundamental e vascular, cujo arranjo dos tecidos varia de acordo com o grupo taxonômico ao qual uma espécie pertence. O floema e o xilema formam feixes no caule em estrutura primária e são classificados em colaterais, bicolaterais e concêntrico. O caule forma um sistema único com as folhas, o que é comprovado pela análise dos traços e lacunas foliares. Algumas Dicotiledôneas e Gimnospermas sofrem crescimento adicional proveniente da atividade do câmbio e do felogênio. Nas Monocotiledôneas, o crescimento em diâmetro ocorre em consequência da atividade de um meristema periférico que produz novos feixes de xilema e floema primários, além de novas células de parênquima.

ATIVIDADES

1. Que características anatômicas podem ser utilizadas para diferenciar as raízes dos caules?
2. Faça um quadro sinóptico, destacando as características anatômicas que podem ser utilizadas para diferenciar caules de Dicotiledôneas e Monocotiledôneas.
3. Descreva e esquematize as etapas pelas quais um caule passe da estrutura primária para a estrutura secundária.
4. Em uma seção transversal do caule, onde se encontram os anéis de crescimento mais velhos: próximos ao câmbio vascular ou à medula? Onde está o floema secundário inativo para o transporte: na periferia, ou próximo ao câmbio vascular?
5. Se um prego for colocado no tronco de uma árvore, a uma altura de 1,30m do solo, e a árvore crescer aproximadamente 0,50m por ano, estime em que altura estará o prego, após 10 anos de crescimento da árvore. Explique.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Habilitar o aluno a identificar as variações na estrutura interna dos caules e compreender como tais variações podem estar relacionadas às diferentes estratégias de sobrevivência que uma planta pode apresentar.

Pré-requisito

Para que você se beneficie mais com a leitura desta aula, é preciso que tenha compreendido a organização estrutural do caule, apresentada nas Aulas 17 e 23.

INTRODUÇÃO

CAULES ARMAZENADORES DE SUBSTÂNCIAS NUTRITIVAS

O tipo de caule especializado para armazenamento de substâncias nutritivas, que nos é mais familiar, é o tubérculo, exemplificado pela batata-inglesa (*Solanum tuberosum*). Nesse caule, é possível identificar folhas vestigiais do tipo escamiforme e depressões nodais com grupos de gemas dormentes, conhecidos como os “olhos” da batata-inglesa.

Outros exemplos de caules armazenadores de substâncias nutritivas são: o rizoma, os diferentes tipos de bulbos (veja a Aula 17) e os caules do repolho (*Brassica olearacea* var. *capitata*) e da couve-rábano (*Brassica olearacea* var. *caulorapa*). Os dois últimos apresentam estruturas curtas e espessas, que se erguem acima do solo e sustentam várias folhas também espessadas.

A transformação do caule em órgão de reserva ocorre pela atividade dos meristemas primários e/ou secundários. Em algumas espécies, a atividade meristemática se inicia na zona central da medula, na altura do nó, após o desenvolvimento da faixa cambial normal, resultando na dilatação pronunciada do caule. É o que acontece com o tubérculo da batata-inglesa. Em outras espécies, é comum o desenvolvimento a partir do entrenó, como o meristema intercalar, mencionado na Aula 23. Nesse caso, forma-se um caule armazenador do tipo bulbo compacto, a partir de uma alta atividade mitótica e do rápido alongamento celular na região do entrenó. A atividade do meristema intercalar formará a porção mediana e basal do caule.

Dessa maneira, os caules apresentam um espessamento devido à proliferação de células parenquimáticas, passando a constituir um órgão armazenador de substâncias nutritivas.

Por que a planta necessita de órgãos de reserva?

Observe, na **Figura 24.1**, a presença de inúmeros grãos de amido no parênquima de reserva – parênquima amilífero – do tubérculo de uma batata-inglesa. As reservas nele contidas são produzidas durante o período mais favorável ao desenvolvimento da planta, quando as taxas fotossintéticas e a disponibilidade de água são satisfatórias.

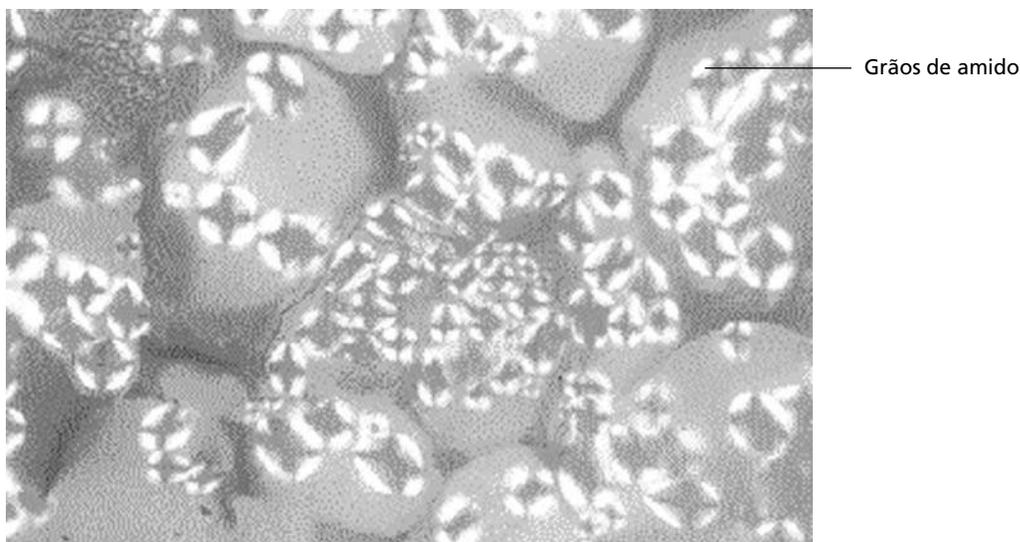


Figura 24.1: Detalhe do parênquima amilífero, sob luz polarizada, da batata-inglesa (*Solanum tuberosum*).



Observe que o parênquima está envolvido na maioria dos casos de adaptação dos diferentes órgãos vegetais aos diversos ambientes em que se desenvolvem.

A planta necessita armazenar substâncias nutritivas para serem consumidas nos períodos menos favoráveis ao seu desenvolvimento, como os períodos de seca, de temperatura elevada, de frio intenso etc. Essas reservas podem também ser consumidas durante o processo de reprodução vegetativa. Os tubérculos, rizomas e bulbos são caules que, frequentemente, estão envolvidos nos processos de propagação das espécies. Nas floriculturas, é comum encontrar rizomas de samambaias e bulbos de Monocotiledôneas sendo vendidos para a propagação de diferentes plantas.

CAULES ARMAZENADORES DE ÁGUA – CAULES SUCULENTOS

Os caules suculentos estão diretamente relacionados a ambientes xéricos, como deserto, cerrado e caatinga. Diferentes estratégias adaptativas são necessárias para que as plantas possam colonizar esses inóspitos habitats. Dentre as estratégias mais constantemente observadas, verifica-se a perda das folhas na estação seca (caducifolia) e a alternância entre produção de folhas com características mesomórficas

e xeromórficas, nos períodos de chuva e seca, respectivamente. Assim, durante a estação seca, essas plantas permanecem sem folhas ou com um número muito pequeno delas. Dessa maneira, o problema da transpiração fica resolvido. Todavia, pergunta-se, como essa planta poderá permanecer viável até a chegada da próxima estação chuvosa?

A resposta a tal questão pode ser dada através da análise da estrutura caulinar. Na maioria dessas plantas, a função fotossintética é desempenhada na periferia do córtex do caule, com a instalação de um **parênquima clorofiliano**. Além do tecido fotossintetizante, se desenvolve um **parênquima aquífero**, uma vez que a habilidade de reter água constitui uma condição essencial à sobrevivência dessas plantas. Somam-se a isso, a presença de células epidérmicas com membranas cuticulares bem organizadas e espessas, a existência de mais de uma camada celular de epiderme (epiderme múltipla ou hipoderme) e estômatos em posição mais interna em relação ao nível das demais células epidérmicas.

Os cactos são bons exemplos de caules suculentos, que se caracterizam como fotossintetizantes e armazenadores de água. Como você já sabe, os caules dos cactos são os cladódios (veja a Aula 17).

CAULES AQUÁTICOS

A penetração rarefeita da luz na água constitui um dos primeiros fatores a que as plantas submersas precisam se adaptar. Tal situação cria condições semelhantes àsquelas encontradas nos sub-bosques das matas, onde as plantas crescem em local muito sombreado. Assim, os caules submersos tendem a apresentar maior volume de tecido clorofiliano.

O outro fator limitante para o desenvolvimento na água está relacionado à redução de oxigênio disponível para a planta. A vida na água promove uma situação de estresse de oxigênio. A escassez desse elemento eleva, nas raízes, a produção de etileno que se difunde pelos demais órgãos da planta. Dentre os efeitos do acréscimo do etileno no corpo vegetal, destaca-se o aumento na produção de celulase. A celulase destrói as paredes celulares, criando espaços que atuam como reservatórios de ar. Essa é a principal característica dos caules aquáticos: apresentar grandes espaços intercelulares – **aerênquima** – no córtex

(Figura 24.2). Não há dúvida sobre a importância desse tecido para a fisiologia da planta, principalmente no que diz respeito à maior eficiência das trocas gasosas. A troca de gases é também facilitada pela existência de células com paredes muito delgadas na epiderme ou nos tecidos mais internos. A membrana cuticular pode faltar nas epidermes dos caules submersos e ser bastante reduzida em suas porções emersas.

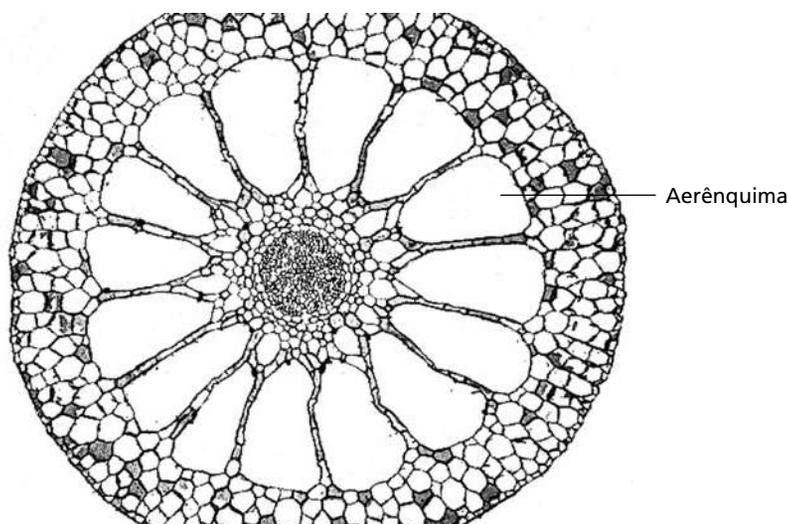


Figura 24.2: Seção transversal do caule em estrutura primária de *Myriophyllum sp.*, uma planta aquática muito comum em aquários. Observe os inúmeros espaços intercelulares – aerênquima.



O aerênquima pode ser de origem esquizógena (quando formado pela separação das células, devido à dissolução da lamela média), lisígena (quando formado pela destruição completa das paredes celulares), ou esquizolisígena (quando combina os dois processos anteriores de formação do aerênquima).

O aerênquima é interceptado por diafragmas transversais. A principal função da compartimentalização do aerênquima por esses diafragmas em plantas aquáticas é a estabilidade mecânica, proporcionada aos amplos espaços intercelulares. Os diafragmas estão no nível dos nós e podem variar quanto à estrutura e ao desenvolvimento. São constituídos por camadas únicas de células de parênquima braciforme (Figura 24.3).

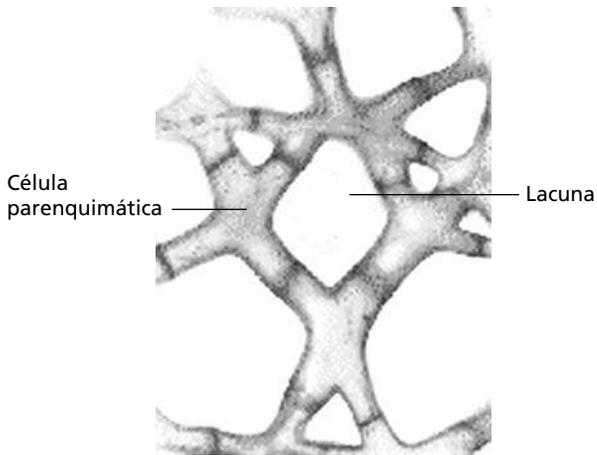


Figura 24.3: Detalhe do parênquima bráquiforme de um diafragma transversal.

Outras características anatômicas que se destacam nos caules aquáticos são: epiderme rica em cloroplastos e normalmente sem estômatos, quando submersos; parênquima clorofiliano na periferia do córtex e tecidos vasculares reduzidos, especialmente o xilema.

LIANAS - VARIAÇÃO CAMBIAL EM DICOTILEDÔNEAS LENHOSAS

De maneira geral, o termo liana ou cipó tem sido empregado em referência às plantas trepadeiras que apresentam caules espessos e lenhosos (Aula 17). Veremos, agora, a estratégia de desenvolvimento que uma trepadeira lenhosa apresenta.

Dentro das matas, a intensidade luminosa tende a aumentar num caminho ascendente do chão para a copa das árvores. Em plantas, como as lianas, que iniciam seu ciclo de vida no chão das florestas, alcançar a luz representa uma necessidade urgente. Sob o dossel da mata fechada, tanto a baixa intensidade luminosa quanto a baixa razão entre a radiação vermelha e infravermelha atuam como pistas ambientais que a planta passa a utilizar, a fim de mediar uma resposta apropriada em direção à luz. Embora essas respostas variem entre grupos ecológicos distintos, o caule é estimulado a crescer em taxas que podem variar de 5 a 13 centímetros por dia. Para desenvolverem rápido, as lianas adotam uma estratégia de baixa canalização de recursos para tecidos de sustentação (fibras) e, justamente por isso, são tão dependentes de suportes em que possam se apoiar. Esse contraste de padrões de alocação de recursos foi proposto por Darwin, já em 1867, como base da vantagem adaptativa do hábito trepador. O pequeno investimento em tecidos de sustentação confere ainda, aos caules das trepadeiras, flexibilidade e resistência, o que faz com que eles cedam e se dobrem, sem se partirem, apesar dos movimentos das árvores-suporte.

Além de resistência e flexibilidade, a estrutura interna do caule também é muito importante por propiciar um transporte eficiente e rápido de água, através da redução da resistência dos elementos de vaso a um mínimo valor. Isso é alcançado com o aumento do diâmetro desses elementos e a presença de placas de perfuração simples.

Quais as conseqüências dessa estratégia de desenvolvimento sobre a estrutura anatômica dos caules das lianas?

Os caules da maioria das lianas carecem de um crescimento secundário, conforme foi visto na Aula 23, com o câmbio produzindo xilema secundário internamente e floema secundário na direção da periferia. Esse tipo de crescimento foi por muito tempo considerado “normal”, uma vez que é bastante comum entre as Dicotiledôneas.

Como já foi dito, as lianas utilizam as plantas hospedeiras para seu suporte e, por essa razão, não é necessário grande investimento em tecidos de sustentação. É sabido que a atividade cambial resulta normalmente numa grande produção de parênquima, garantindo, com isso, a flexibilidade necessária ao enrolamento do caule que segue em busca de luminosidade adequada. Esse crescimento, muitas vezes referido como “anormal”, pode ser resultado de alterações da posição e da quantidade de xilema e floema produzidos, do aparecimento de novos câmbios ou de uma atividade cambial desigual. Tal tipo de desenvolvimento é característico de caules trepadores – lianas ou cipós – e apresenta grande importância taxonômica.

Nos caules trepadores, como os de *Bauhinia surinamensis* (escada-de-macaco), por exemplo, após algum tempo de crescimento secundário “normal”, o câmbio cessa seu funcionamento quase por completo, exceto em dois pontos opostos, que continuam em atividade. Isso resulta na formação de caules achatados (Figura 24.4). Nas famílias Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Menispermaceae e Nyctaginaceae, comumente observam-se câmbios sucessivos que surgem na periferia do caule. A principal característica desses câmbios é a atividade diferenciada que eles apresentam. Lembre-se de que o câmbio é constituído pelo somatório do câmbio fascicular e do interfascicular, e que no crescimento secundário dito “normal”, eles contribuem em igual proporção, com a formação dos elementos axiais e radiais do xilema e do floema secundários. No exemplo de variação cambial aqui apresentado para as lianas, o câmbio fascicular forma todos os elementos do sistema axial do xilema e do floema secundários da planta, enquanto o câmbio interfascicular forma apenas os elementos do sistema radial, isto é, os raios parenquimáticos (Figura 24.5).

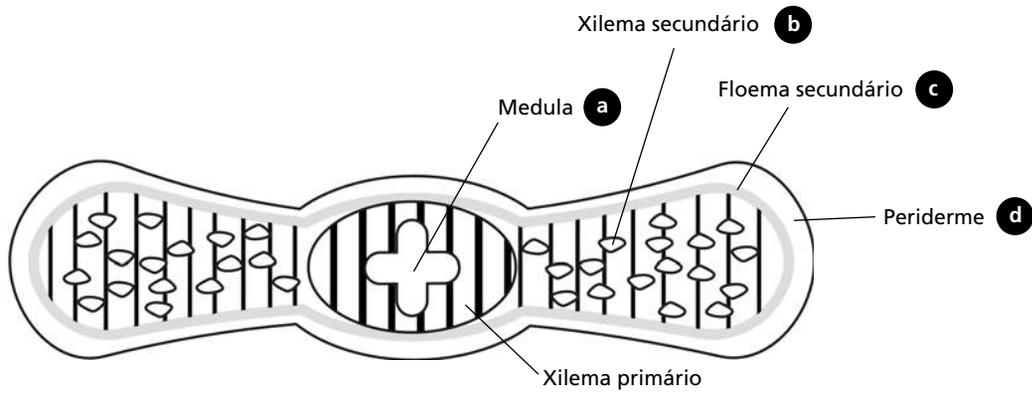


Figura 24.4: Representação esquemática do caule achatado de *Bauhinia surinamensis* (escada-de-macaco). (a) medula; (b) xilema secundário; (c) floema secundário; (d) periderme.

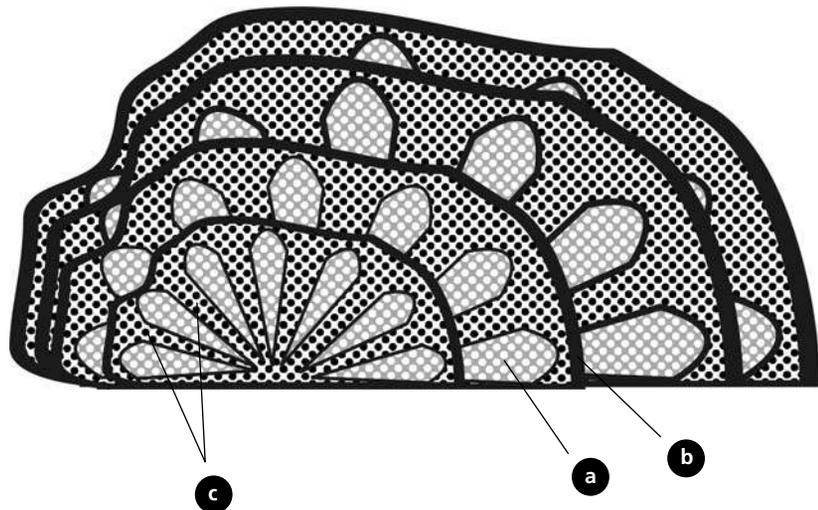


Figura 24.5: Representação esquemática da variação cambial típica das Menispermaceae. (a) xilema secundário; (b) floema secundário; (c) raios parenquimáticos.

XILOPÓDIO

O xilopódio é encontrado em plantas subarborescentes anuais dos campos, da caatinga e dos cerrados, em regiões sujeitas a secas prolongadas e queimadas naturais. Armazena água e alimento. Possui grande resistência e é capaz de regenerar completamente as partes aéreas da planta. Devido à sua alta resistência durante a época seca, ele persiste no solo, mesmo quando toda a parte aérea é perdida. Assim, ao final da estação seca, a planta que possui esse tipo de caule parece estar morta. Todavia, com a chegada da estação chuvosa, as gemas são ativadas e o caule desenvolve novos brotos.

As formas dos xilopódios são bastante variadas. Eles podem ser globosos, cilíndricos ou até mesmo não ter forma definida. Assemelham-se aos tubérculos, porém são rígidos e lenhosos, devido à grande quantidade de tecidos lignificados (Figura 24.6).

A origem do xilopódio normalmente ocorre a partir do hipocótilo, formando uma estrutura típica de caule em crescimento primário. Nesse estágio de desenvolvimento, observa-se com frequência uma epiderme unisseriada; o córtex é constituído por parênquima e, nas camadas mais internas, apresenta inúmeros grãos de amido e feixes vasculares de xilema e floema típicos. Posteriormente, instalam-se o câmbio e o felogênio. Com a adição dos novos tecidos vasculares (xilema e floema secundários), o parênquima cortical sofre inúmeras divisões celulares e sucessivas peridermes podem se formar. Assim, o xilopódio aumenta consideravelmente de tamanho. De maneira geral, após completar seu desenvolvimento, o xilopódio é constituído principalmente por células lignificadas no xilema secundário.

O termo xilopódio foi descrito pela primeira vez para espécies do cerrado brasileiro e, segundo alguns autores, ele pode ser considerado uma unidade morfológica, mas não uma unidade anatômica. Isto porque a estrutura do xilopódio ora pode ser de origem caulinar, ora radicular. Uma descrição detalhada das diferenças estruturais do xilopódio pode ser encontrada em Rizzini & Heringer (1966) e Appezzato-da-Glória & Estelita (2000).

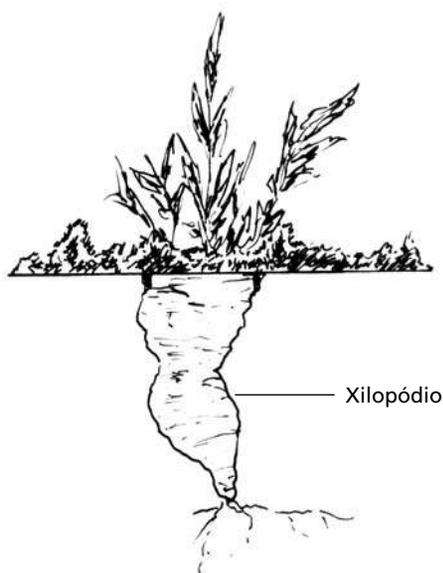


Figura 24.6: Representação esquemática do caule subterrâneo tipo xilopódio.

ESPINHOS E ACÚLEOS

Em algumas plantas, os caules podem se modificar em espinhos, que são duros, secos e não-fotossintetizantes. O termo espinho é frequentemente utilizado de forma indistinta para espinhos caulinares e foliares. Mas tecnicamente, os espinhos caulinares são ramos curtos modificados que se desenvolvem nas axilas das folhas. Outra estrutura indistintamente denominada espinho é o acúleo. Um acúleo, porém, não é um caule e nem uma folha, mas uma pequena projeção do córtex acompanhada pela epiderme caulinar. O verdadeiro espinho, além dos tecidos dos sistemas fundamental e de revestimento, apresenta também o sistema vascular. Por isso, os “espinhos”, na verdade acúleos, das roseiras, são mais facilmente destacados que os verdadeiros espinhos das laranjeiras e dos limoeiros. Tanto os espinhos caulinares, como os foliares e os acúleos constituem estruturas adaptadas para defesa do vegetal contra a predação por herbívoros.

RESUMO

Os caules podem ser armazenadores de substâncias nutritivas ou de água; podem ser aquáticos e crescem retorcidos em busca da luz, como as lianas, ou apresentar grande resistência a secas prolongadas e a queimadas naturais, armazenando água e alimento suficiente para regenerar completamente as partes aéreas de uma planta, como é o caso xilopódio; ou mesmo pode representar órgãos de defesa contra predadores, como são os espinhos. Cada diferente função desempenhada pelos caules envolve características estruturais específicas; muitas delas estão diretamente relacionadas ao tipo de parênquima encontrado: parênquima amilífero, parênquima aquífero, parênquima clorofiliano e aerênquima, e contribuem para que as plantas possam colonizar os mais diferentes habitats do planeta.

ATIVIDADES

1. Resumidamente, em um quadro, compare os tipos de caule, quanto as suas principais funções relacionadas ao desenvolvimento em ambientes mesofíticos, xerofíticos e aquáticos e os tipos de parênquima associados à adaptação nesses ambientes.
2. Discuta os motivos pelos quais o câmbio vascular das lianas apresentam atividade “anormal”.
3. Compare xilopódio com caules armazenadores de substâncias nutritivas e caules suculentos, no que se refere à função e à estrutura.

INFORMAÇÕES PARA A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, estudaremos a organização interna da folha, identificando seus tecidos formadores e as principais diferenças anatômicas que ocorrem entre seus diversos tipos.

(Prática) Raiz

AULA

25

objetivos

Ao longo desta aula prática, você terá a oportunidade de aprender como se reconhecem os vários tipos de raízes encontrados e identificar os tecidos vegetais e suas funções.

Ao final, você deverá estar apto a:

- Reconhecer os diferentes tipos de raízes.
- Identificar as partes constituintes da raiz.
- Observar e caracterizar os três sistemas de tecidos vegetais encontrados na raiz.

INTRODUÇÃO

Em aulas anteriores, aprendemos a identificar a morfologia externa e interna da raiz e compreender sua função para planta. Observamos detalhes de sua adaptação a diferentes habitats. Nesta aula, serão observados e identificados tipos de raízes, suas partes constituintes, seus tecidos e funções correlacionadas.

PRÁTICA 1: MORFOLOGIA EXTERNA DE RAIZ

Considerações: a raiz pode ser dividida em zonas, que são assim caracterizadas: coifa ou caliptra, que é a região terminal da raiz; ela protege o tecido meristemático contra o atrito e transpiração excessiva; região lisa ou de crescimento: é a que promove o crescimento da raiz; região pilífera ou de absorção: é a zona que apresenta os pêlos absorventes aumentando a superfície de contato com o meio; região suberosa ou de ramificação: é onde ocorre a formação de raízes laterais; colo ou coleto – região de transição entre a raiz e o caule. Para mais detalhes e para um melhor acompanhamento desta prática, você deverá rever a Aula 17.

PROCEDIMENTOS

a) Observar e esquematizar as partes constituintes de uma raiz (raiz principal, raízes secundárias, zona pilífera, zona lisa, coifa). Material: Aguapé (raiz aquática, de origem adventícia e do tipo fasciculado).

b) Observar e classificar os tipos básicos de raízes subterrâneas das plantas a seguir:

- Cenoura
- Capim-colônião

c) Observar e classificar as seguintes adaptações de raízes aéreas das plantas abaixo:

- Hera
- Erva-de-passarinho ou cipó-chumbo
- Clúsia

Obs.: O nome científico das plantas indicadas encontra-se na tabela final da aula de Raiz, caule e folhas e no texto da aula sobre Adaptações de raízes (Aulas 17 e 19).

PRÁTICA 2: MORFOLOGIA INTERNA DE RAIZ

Considerações: a raiz é um órgão vegetativo que apresenta como principais funções a absorção de água e sais minerais e a fixação do vegetal ao substrato. Pode também atuar como órgão de armazenamento. Elas ainda são responsáveis pelo transporte de substâncias através do xilema e do floema. Para desenvolver tais funções e adaptações ao meio, a estrutura interna da raiz apresenta tecidos associados a essas funções e/ou adaptações. Para mais detalhes e para um melhor acompanhamento desta prática, você deverá rever as Aulas 18.

PROCEDIMENTOS

a) Compare a anatomia interna de uma raiz de Monocotiledônea com uma de Dicotiledônea.

- Coletar uma raiz de Monocotiledônea (exemplos: milho, tiririca); e uma de uma planta dicotiledônea (como exemplo, *Coleus sp.* – Lamiaceae e *Pilea sp.* – Urticaceae).

- Fazer cortes transversais na raiz com o auxílio de lâmina de barbear. Para facilitar os cortes, colocar em um suporte que poderá ser feito com isopor (colocar os cortes entre dois pedaços de isopor).

- Com um pincel, colocar esses cortes bem finos entre lâmina e lamínula sobre uma gota de água.

- Observar e esquematizar os três sistemas de tecidos encontrados sob a luz de um microscópio óptico.

b) Esquematize o desenvolvimento de uma raiz lenhosa.

- Coletar uma raiz lenhosa.

- Fazer cortes transversais na raiz com o auxílio de lâmina de barbear. Para facilitar os cortes, colocar em um suporte que poderá ser feito com isopor (colocar os cortes entre dois pedaços de isopor).

- Com um pincel, colocar esses cortes bem finos entre lâmina e lamínula sobre uma gota de água.

- Observar e esquematizar os três sistemas de tecidos encontrados sob a luz de um microscópio óptico.

(Prática) – Morfologia
externa, interna
(anatomia) e transporte
de solutos no caule

AULA

26

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Observar, através de experimentos, alguns dos conceitos estudados nas aulas teóricas.
- Aprender a seguir um protocolo de práticas e a relatar os resultados observados.
- Conhecer experimentos que possam ser utilizados posteriormente junto aos alunos do Ensino Médio.

Pré-requisitos

Conceitos de:
morfologia externa do caule (Aula 17); morfologia
interna (anatomia) do caule (Aula 23); transporte
de solutos (Aula 21);

PRÁTICA 1 MORFOLOGIA EXTERNA DE CAULE

(referente às Aulas 17 e 24)

Materiais e procedimentos

1. Observe as partes constituintes de um caule de hibisco (*Hibiscus sp.*).
2. Observe e classifique os tipos de caules das plantas a seguir, indicando o hábitat das mesmas:
 - 2.1. Bambu (*Bambusa sp.*) ou cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*).
 - 2.2. Cacto (espécies variadas).
 - 2.3. Maria-sem-vergonha (*Impatiens sp.*).
 - 2.4. Morangueiro (*Fragaria vesca*).
 - 2.5. Maracujá (*Passiflora sp.*), chuchu (*Sechium sp.*) e/ou hera (*Ficus sp.*)
 - 2.6. Espada-de-são-jorge (*Sansevieria thyrsoiflora*).
 - 2.7. Cebola (*Allium cepa*).
 - 2.8. Batata-inglesa (*Solanum tuberosum*).

Respostas

1. As seguintes regiões devem ser identificadas: nó, entrenó, gemas, colo ou coleto. (Atenção! Note a presença de estípulas.)
2.
 - 2.1. caule aéreo erguido do tipo colmo oco ou cheio, respectivamente.
 - 2.2. caule aéreo erguido do tipo cladódio.
 - 2.3. caule aéreo erguido do tipo haste.
 - 2.4. caule aéreo rasteiro do tipo estolão.
 - 2.5. caules aéreos erguidos do tipo trepador.
 - 2.6. caule subterrâneo do tipo rizoma.
 - 2.7. caule subterrâneo do tipo bulbo tunicado.
 - 2.8. caule subterrâneo do tipo tubérculo.

PRÁTICA 2 MORFOLOGIA INTERNA DE CAULE

(referente à Aula 23)

Observação de lâminas semipermanentes

Materiais

- Seções transversais do caule de mamona (*Ricinus sp.*).
- Seções transversais do caule de tiririca (*Cyperus sp.*).
- Seções transversais e longitudinais (radial e tangencial) do caule de uma Dicotiledônea.
- Seções transversais e longitudinais (radial e tangencial) do caule de Gimnosperma.

Procedimentos

Observe e esquematize a estrutura interna desses caules.

Resposta

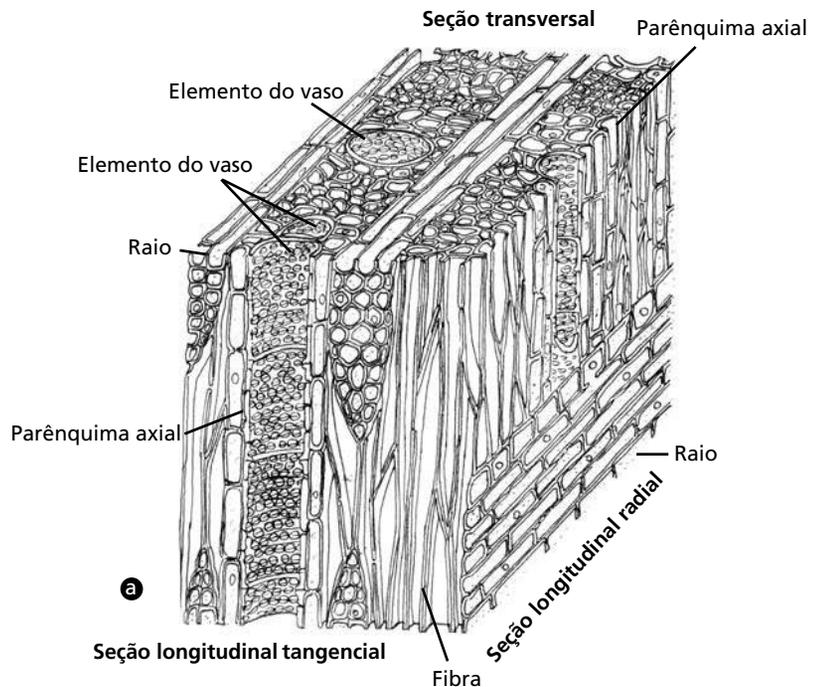
1. Qual a posição do protoxilema e do metaxilema em relação à organização geral do caule?
2. Que tecidos constituem o córtex e a medula dos caules em estrutura primária?
3. Quais os tipos de feixes vasculares observados nos caules em estrutura primária?
4. A partir da observação dos três planos de cortes do xilema secundário de uma Angiosperma (Dicotiledônea) e de uma Gimnosperma, tente formar a imagem tridimensional de fragmentos do xilema secundário em cada um desses táxons.

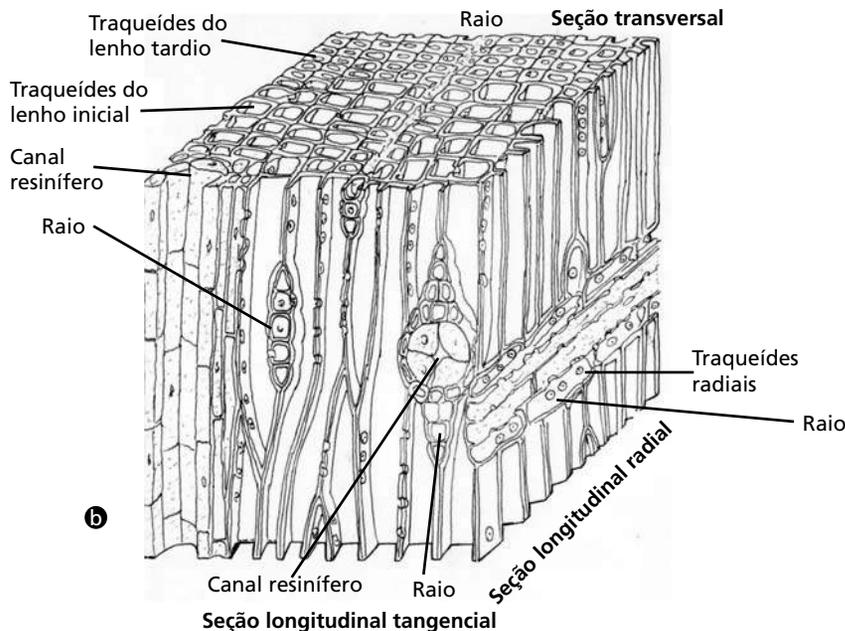
Respostas

1. O protoxilema ocupa uma posição mais interna, próximo à medula do caule; o metaxilema ocupa posição periférica, próximo ao floema, caracterizando, dessa maneira, o protoxilema endarco no caule.
2. Os tecidos que constituem o córtex e a medula dos caules de *Ricinus sp.* e *Cyperus sp.* são listados na tabela abaixo:

Material	Medula	Córtex
<i>Ricinus sp.</i>	Parênquima fundamental	Parênquima fundamental, fibras, colênquima angular
<i>Cyperus sp.</i>	Os feixes vasculares se distribuem de forma difusa pelo parênquima fundamental, não delimitando medula ou córtex – distribuição atactostélica	

3. *Ricinus sp.*: colateral aberto e *Cyperus sp.*: colateral fechado.
4. Figura dos dois blocos de xilema secundário.





Diagramas dos blocos de xilema secundário. (a): Angiosperma – Dicotiledônea – O sistema axial é formado por: elementos de vaso com pontoações areoladas e placas de perfuração escalariforme; fibras e parênquima axial; sistema radial contém raios heterocelulares. (b): Gimnosperma – O sistema axial se compõe de traqueídes e parênquima axial, este último em pequena quantidade; o sistema radial consta de raios homocelulares unisseriados.

PRÁTICA 3 FISIOLOGIA DE CAULE

(referente às Aulas 20 e 21)

Prática 3.1

Materiais

- Ramo de maria-sem-vergonha (*Impatiens sp.*) com cerca de 30cm.
- Dois corantes (ex.: anilina comestível de diferentes cores).
- Tubo de ensaio.
- Lâmina de barbear ou canivete.



Procedimentos

- Cortar o ramo submerso em água. Se não for possível, após cortá-lo da planta, fazer novo corte debaixo d'água, uns 10cm acima do primeiro.
- Cortar cerca de 10cm do caule longitudinalmente.
- Remover todas as folhas e vedar com glicerina.
- Colocar o ramo no tubo de ensaio com corante.
- Observar o ramo após 30 minutos.

Prática 3.2

Materiais

- Duas cenouras.
- Canivete.
- Açúcar.
- Fécula de batata.

Procedimentos

- Escavar o miolo da cenoura, fazendo um buraco de uns 3cm de profundidade.
- Encher uma cenoura com açúcar e a outra com fécula.
- Observar o resultado após 15 minutos.

Fixação do conhecimento adquirido

1. Após cada prática, você deve relatar os resultados observados e explicar o porquê desses resultados.
2. Você deve relatar qualquer variação ao protocolo, que tenha sido realizada e comentar o porquê.
3. Você deve criticar o protocolo de prática, quanto a possíveis detalhes omitidos e/ou dificuldades encontradas na execução da prática.

RESUMO

Nesta aula, o aluno tem a oportunidade de visualizar as principais diferenças morfológicas e anatômicas observadas em caules, freqüentemente encontradas no seu dia-a-dia. Tais diferenças podem ser relativas ao grupo taxonômico ao qual pertencem, ao ambiente colonizado por estes caules e/ou ao estágio de desenvolvimento dos mesmos. Na prática 3.1, o aluno visualizará como se processa o transporte de soluções através do caule, o que será evidenciado pela impregnação dos corantes no tecido condutor. Na prática 3.2, o aluno vai rever o papel desempenhado por dois diferentes tipos de açúcares nas plantas, como sacarose e amido. Estes dois últimos experimentos permitem a aplicação dos diversos conceitos aprendidos, como por exemplo: o de transpiração e o de substância osmoticamente ativa, em um contexto prático.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, estudaremos a organização estrutural da folha e constataremos sua relação com o órgão que acabamos de examinar – caule.

Organização estrutural da folha

AULA

27

objetivos

Ao longo desta aula, vamos aprender como reconhecer uma folha através da estrutura interna, seus tecidos e suas funções.

Ao final, você deverá estar apto a:

- Entender a estrutura interna da lâmina foliar.
- Caracterizar o sistema fundamental e o de revestimento e a disposição dos feixes vasculares.
- Entender a anatomia do pecíolo.
- Identificar a anatomia foliar das folhas aciculadas.
- Conhecer o desenvolvimento das folhas.
- Entender a abscisão foliar e como ela ocorre.

Pré-requisito

Para você obter um melhor aproveitamento desta aula, é necessário que tenha compreendido as Aulas 5 a 11 do Módulo 1 – célula e tecidos vegetais.

INTRODUÇÃO

Nas aulas anteriores, aprendemos a caracterizar os órgãos vegetativos das plantas, caule e raiz, no que diz respeito à morfologia externa e interna e às adaptações ao meio em que vivem. Nesta aula, serão analisados a morfologia interna das folhas, os tipos de tecidos encontrados e suas funções relacionadas.

A FOLHA

A folha é o órgão vegetal que mais sofreu modificações ao longo da evolução. Como resultado da seleção natural, encontramos numerosos tipos de folhas; as inúmeras funções que elas podem desempenhar são:

- fotossíntese em folhas clorofiladas;
- proteção em espinhos e estípulas;
- suporte em gavinhas;
- folhas especializadas no armazenamento como catáfilos, folhas suculentas; captação de nutrientes em plantas insetívoras;
- atração de polinizadores (bráctea, pétalas, sépalas, tépalas);
- reprodução vegetativa (folha-da-fortuna);
- reprodução sexuada em folhas carpelares, entre outras.

Para cada função, certas modificações são mais vantajosas que outras. Estudar os vários tipos de folhas, suas modificações e as funções desempenhadas na biologia vegetal conduz ao entendimento de como estrutura, metabolismo e fisiologia estão relacionados.

Nesta aula nos dedicaremos ao estudo daquelas folhas que apresentam como principal função fotossíntese e transpiração.

Desenvolvimento da folha

Como já foi visto na Aula 17, a folha possui íntima associação física e de desenvolvimento com o caule. Esses dois órgãos constituem um sistema vascular único. No ápice caulinar, divisões periclinais dão origem à protuberâncias de origem exógena, surgindo o primórdio foliar nas camadas externas. Sob esses primórdios e abaixo do meristema apical, os cordões procambiais do caule se diferenciam. À medida que esses primórdios se desenvolvem, os feixes procambiais também se diferenciam em direção a ele. Assim, o sistema procambial da folha é contínuo com o do caule. Nos primórdios foliares das Angiospermas, três tipos de meristema funcionam simultaneamente no desenvolvimento da folha: o apical, o intercalar e o marginal. O crescimento da folha começa então pela divisão da célula apical e subapical no meristema apical.

Você já notou que o caule pode crescer indefinidamente, não tendo em geral um tamanho máximo, enquanto as folhas interrompem o crescimento quando chegam a seu tamanho adulto? De que forma este último crescimento difere do outro? Ao contrário do caule, o crescimento apical na folha ocorre em um espaço curto e limitado de tempo, sendo logo substituído pelos meristemas intercalar e marginal. O tamanho e a forma de uma folha completa são determinados por vários fatores, como o tamanho do primórdio, a velocidade de divisão e o alongamento celular.

Durante o desenvolvimento, o primórdio foliar assume uma forma afilada e quase circular em secção transversal, mas desenvolve um lado achatado perto do ápice. Essa região afilada será a futura nervura central/pecíolo. Nessa fase, podemos então, diferenciar uma parte maior proximal ao caule (folha inferior), e uma outra estreita, distal, afastada dele (folha superior). Da folha inferior surgirá o **PULVINO** e, em algumas espécies, as estípulas. A folha superior dará origem à lâmina foliar e ao pecíolo, exceto no caso em que as folhas sejam sésseis. Por crescimento intercalar, o pecíolo é inserido entre o pulvino e a lâmina foliar. Durante o desenvolvimento da folha, um grupo de células se diferencia ao longo das margens adaxiais, devido a sua atividade de divisão celular que denominamos meristemas marginais. Tais meristemas consistem em células iniciais marginais que darão origem à epiderme da lâmina foliar e às iniciais submarginais que irão formar os tecidos internos da folha. Já no desenvolvimento de folhas compostas, os folíolos surgem devido aos meristemas marginais exercerem uma atividade distinta nos diferentes segmentos da folha. Isso é observado na maioria das folhas pinadas, digitadas e em todas as outras formas que não possuem margens inteiras.

Sucessão foliar

Diferenças na forma das folhas não ocorrem somente em espécies distintas. Seu tamanho e forma também podem apresentar alterações num mesmo indivíduo. Esse fenômeno é denominado sucessão foliar e ocorre durante o desenvolvimento da folha. Mas, às vezes, em um mesmo sistema caular, podem surgir diferenças em tamanho e forma das folhas como, por exemplo, quando ocorre o fenômeno da dorsiventralidade, em resposta à gravidade ou à vida na água e no ar, como é o caso das plantas anfíbias. A disposição no caule (filotaxia) pode igualmente ser diferente em cada caso, embora siga os tipos determinados anteriormente.



Talvez você tenha pensado nas samambaias, que parecem estar sempre crescendo, desde que sua ponta enrolada não tenha sofrido qualquer tipo de injúria. É bom lembrar que as folhas de algumas delas são realmente diferentes. Elas possuem crescimento permanente por meio de uma célula apical ou quando existem mais células iniciais. Observamos que as pontas de suas folhas apresentam tecidos delicados e sensíveis e se enrolam para se proteger.

PULVINO

É a porção basal do pecíolo, também denominada articulação foliar. Em algumas leguminosas, por exemplo, ocorre nos peciólulos e no pecíolo. Ele está presente em plantas com capacidade de movimentos por variação de turgor. Apresentam células grandes, com paredes delgadas.



É bom lembrar que os cotilédones são as primeiras folhas embrionárias de uma planta. Nas Monocotiledôneas encontramos apenas uma dessas folhas. Daí o nome do grupo conter o prefixo grego *mono*, que significa um. Já as Dicotiledôneas têm duas e as Gimnospermas podem possuir várias folhas embrionárias, sendo denominadas freqüentemente de policotiledôneas. As folhas cotiledonares se formam ainda no embrião.

Na fase inicial de desenvolvimento da plântula, a posição dos cotilédones pode definir o tipo de germinação. Se rompem a superfície do solo, essa germinação será do tipo epígena. Porém, se permanecem na semente abaixo do solo, eles apresentarão uma germinação do tipo hipógea. Geralmente, eles evidenciam estruturas mais simples que as folhas, e normalmente são constituídos apenas por meristemas primários e, além do mais, apresentam duração efêmera.

Depois dos cotilédones, ocorre o aparecimento das primeiras folhas propriamente ditas, que freqüentemente mostram a mesma aparência das folhas definitivas. Mas em muitos casos, acontece também de essas folhas serem mais simples. As folhas definitivas também apresentam diferenças entre si, podendo ser classificadas como heterófilicas, quando apresentam formas diferentes em regiões distintas do caule, e como anisófilicas, quando têm tamanhos variados em uma mesma região do caule ou no mesmo nó.

Estrutura interna da lâmina foliar

Para melhor compreendermos a organização dos tecidos de uma folha, é bom ter em mente as funções por ela desempenhadas. Há de se lembrar também que a seleção natural agiu em favor de mutações que, com muita freqüência, otimizavam o desempenho de funções num organismo, como, por exemplo, melhor absorção da energia luminosa ou controle da transpiração. À medida que as folhas são em geral o órgão responsável pela captação de energia luminosa e de CO_2 , podemos antecipar que ela deverá ter a razão superfície/volume maior que o caule. Logo, o número de camadas de tecidos é relativamente pequeno. Podemos ainda antecipar que a organização das células deverá favorecer a difusão de CO_2 no seu anterior, e, finalmente, que deve haver células capazes de controlar a entrada de CO_2 e a taxa de transpiração.

Como o caule e a raiz, a folha (**Figura 27.1**) apresenta três sistemas principais de tecidos: o de revestimento, representado pela epiderme; o fundamental, representado pelos tecidos do mesofilo; e o sistema vascular, que consiste dos feixes vasculares que formam as nervuras. Essa estrutura anatômica está de acordo com as funções acima descritas para as folhas. Veja, a seguir, mais detalhes de como funciona a folha a partir da forma e função de seus tecidos.

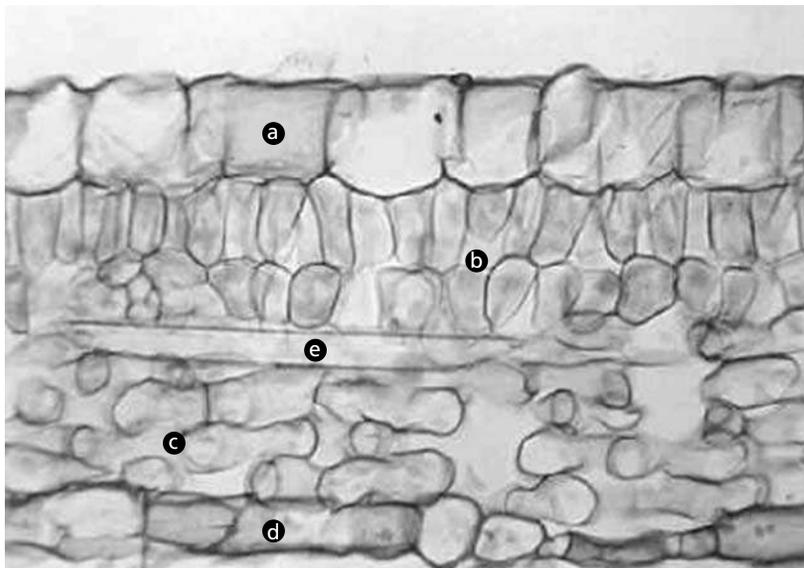


Figura 27.1: Corte transversal da lâmina foliar de *Psychotria suterella* (Rubiaceae) mostrando os três sistemas de tecido. Epiderme adaxial (a); parênquima paliçádico (b); parênquima lacunoso (c); epiderme abaxial (d); cristal do tipo estilóide (e).

SISTEMA DE REVESTIMENTO

Muitas vezes, neste livro, discutimos o quão fundamental é para qualquer organismo preservar a água no seu corpo. Nesse contexto, torna-se também importante haver um sistema de revestimento eficiente contra a perda d'água, que permita trocas gasosas com o ambiente. Veremos agora o sistema de revestimento das folhas.

A epiderme persiste como sistema de revestimento único durante toda a vida da folha. Entretanto, inúmeras variações estruturais são observadas na epiderme foliar, que é constituída por: células epidérmicas fundamentais, estômatos, tricomas, litocistos, papilas, emergências, células silicosas, células suberificadas e células buliformes (revise essas estruturas na Aula 7).

As folhas, na maioria das vezes, são dotadas de uma epiderme uniestratificada que tem origem a partir da protoderme. Em algumas espécies, a epiderme apresenta mais de uma camada, sendo necessário, nesse caso, o estudo ontogenético.

As células epidérmicas da folha, assim como as do caule, são dispostas compactamente e cobertas por uma cutícula que reduz a perda de água. A epiderme garante considerável sustentabilidade à folha devido a sua estrutura compacta e à presença da cutícula. Em decorrência das



Ontogênese é o estudo do desenvolvimento da folha para determinar a origem de cada uma dessas camadas. Se as camadas subepidérmicas se originam da protoderme, como no caso de *Psychotria velloziana* (Rubiaceae) e *Mollinedia oligantha* (Monimiaceae), tem-se uma epiderme múltipla. Se, por outro lado, sua origem for subprotodérmica, estaremos diante de uma hipoderme.

significativas diferenças estruturais observadas na epiderme de uma folha completamente expandida, classifica-se essa epiderme em: adaxial, que reveste a face ventral da folha, sofrendo maior exposição à luz solar e abaxial, que reveste a face dorsal ficando, com isso, mais protegida da luz solar.

Os estômatos originam-se por divisão de células protodérmicas e o seu desenvolvimento varia de espécie para espécie, tendo também uma importância taxonômica. A célula-mãe das células estomáticas promove uma divisão desigual de uma protodérmica. Esta, por sua vez, torna-se a se dividir no plano longitudinal formando duas células estomáticas. Quando essas células estão circundadas por células anexas, fala-se em um complexo estomático (**Figura 27.2**). Geralmente, as células estomáticas possuem cloroplastos. Suas paredes têm espessuras diferentes e a estrutura mantém uma estreita relação com a função dos estômatos. Quando os estômatos estão presentes em ambos os lados da folha, ela é denominada anfestomática; se ocorrerem em apenas um dos lados, é chamada epiestomática. No entanto, se os estômatos forem encontrados no lado inferior, o que é mais comum, essa folha é caracterizada como hipoestomática. As folhas submersas das hidrófitas geralmente não têm estômatos. Já as de xerófitas normalmente possuem um maior número deles do que as de outras plantas. Presumivelmente, esses numerosos estômatos permitem uma taxa mais elevada de trocas gasosas durante os períodos, relativamente raros, de suprimento favorável de água. Em muitas xerófitas, os estômatos encontram-se afundados em depressões na superfície inferior das folhas. Tais depressões podem também conter muitos **TRICOMAS** (**Figura 27.3**). Reunidas, essas duas características contribuem para a redução da perda de água pela folha.

TRICOMA

(do grego: *trichos*, pêlo).

Protuberância da epiderme, de formato, tamanho e funções variáveis. Denominação para os pêlos vegetais, com exceção do pêlo absorvente da raiz.

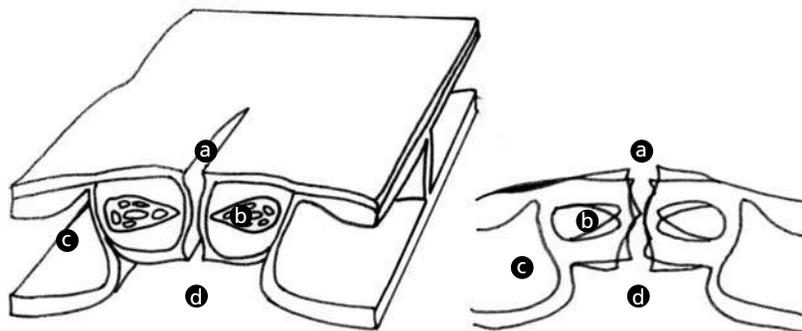


Figura 27.2: Esquema de um estômato mostrando a abertura ou ostíolo (a); células estomáticas (b); células anexas (c); câmara estomática (d).

Os tricomas podem ocorrer em uma ou em ambas as superfícies foliares. O número elevado deles e as substâncias secretadas por alguns podem contribuir para restringir a perda de água pelas folhas.

SISTEMA FUNDAMENTAL

É constituído pelo tecido foliar intermediário, o mesófilo, localizado entre as epidermes adaxial e abaxial e entre as nervuras. O parênquima clorofiliano representa o tecido fundamental da folha, que é, portanto, particularmente especializado para a fotossíntese. Constituem fatores importantes para a eficiência da fotossíntese, a existência de numerosos espaços intercelulares conectados à atmosfera externa, através dos estômatos, os quais facilitam a rápida troca gasosa, e também a forma alongada das células do parênquima paliçádico que facilita o direcionamento de luz. O mesófilo é comumente diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. O paliçádico está geralmente voltado para a face adaxial e o lacunoso, para a face abaxial, comumente chamada folhas dorsiventrais.

O parênquima paliçádico pode ter uma ou mais camadas de células podendo apresentar espaços intercelulares, que, no entanto, são menores do que no parênquima lacunoso. As células do parênquima paliçádico são alongadas e dispostas perpendicularmente à superfície foliar. As células do parênquima lacunoso possuem formas irregulares e estão separadas umas das outras por grandes espaços.

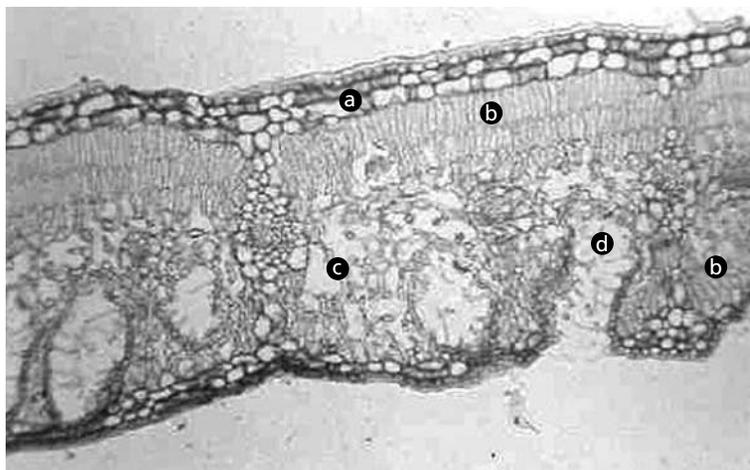


Figura 27.3: Corte transversal da lâmina foliar de *Nerium oleander*. Observe o mesófilo diferenciado em hipoderme (a); parênquima paliçádico (b); parênquima lacunoso (c). Note também criptas estomáticas recobertas por tricomas (d).



Em certas plantas, o parênquima paliçádico ocorre em ambos os lados da folha, conhecida como folha isobilateral. Em algumas outras plantas, as células do mesófilo são aproximadamente similares em forma, não havendo diferenciação entre paliçádico e lacunoso, denominado parênquima regular ou homogêneo.

DISPOSIÇÃO DOS FEIXES VASCULARES

O mesófilo é totalmente permeado por feixes vasculares. Tais feixes são comumente denominados nervuras e o padrão de distribuição dessas nervuras (padrão de venação) apresenta caráter taxonômico. Ele é constituído por xilema e floema primários, organizados em feixes que formam um sistema interligado no plano mediano da lâmina foliar e contínuo com o sistema vascular do caule. O xilema está sempre voltado para a face adaxial da folha e o floema, para a face abaxial. Exceto em táxons, cuja característica estrutural é o floema interno, como, por exemplo: Cucurbitaceae (*Cucurbita pepo* – abóbora) e Myrtaceae (*Eugenia uniflora* – pitanga). As nervuras de pequeno porte possuem um importante papel na captação de FOTOASSIMILADOS a partir das células do mesófilo.

FOTOASSIMILADOS

Nome aplicado ao produto formado a partir da fotossíntese e conduzido pelo sistema vascular para todos os órgãos da planta.

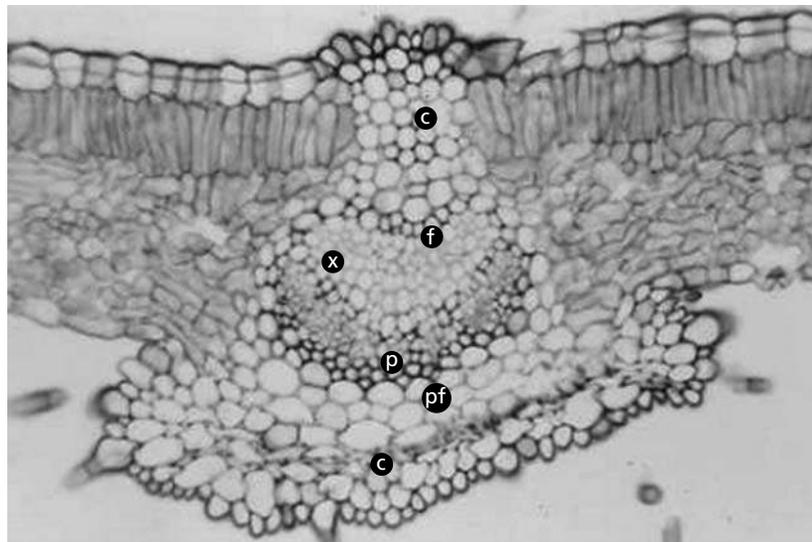


Figura 27.4: Corte transversal da lâmina foliar de *Psychotria velloziana* (Rubiaceae). Observe a organização da nervura central. Xilema (x); floema (f); fibras perivasculares (p); colênquima (c) Parenquimia fundamental (pf).

Com o aumento do calibre das nervuras, elas se tornam intimamente associadas espacialmente ao mesófilo e cada vez mais imersas nos tecidos não-fotossintetizantes. Assim, à medida que as nervuras elevam o calibre, sua função primária passa de captação de fotoassimilados para a de transportar esses fotoassimilados para fora da folha. As nervuras de maior calibre são circundadas por células parenquimáticas que formam a bainha do feixe vascular. A bainha desse feixe se estende até as

terminações vasculares, assegurando que nenhuma parte do tecido vascular esteja exposta ao ar nos espaços intercelulares.

Na maioria das Dicotiledôneas, os feixes condutores formam uma rede ricamente ramificada. As ramificações partem de um cordão principal de posição mediana (nervura principal ou central), relativamente grosso. Essa disposição garante, por toda a área foliar, uma rápida distribuição de água, bem como de substâncias nela dissolvidas. Um número maior de feixes condutores, de diâmetro aproximadamente igual e distribuição quase paralela – característica das monocotiledôneas – atravessa as folhas na direção longitudinal. Na verdade, também nesse caso existem finas ligações transversais. Geralmente, os feixes condutores são colaterais e dispostos na folha com o xilema voltado para cima e o floema para baixo (Figura 27.4).

ANATOMIA DO PECÍOLO

Em muitas folhas, o suprimento vascular que vem do caule para a lâmina foliar tem passagem através do pecíolo que apresenta estrutura semelhante ao caule de origem. Então, para melhor compreendermos essa estrutura, observamos também no pecíolo três sistemas: o de revestimento composto pela epiderme; o fundamental, constituindo o córtex; e o sistema vascular. É comum, no córtex, haver tecido de sustentação, como o colênquima e o esclerênquima. O colênquima é mais freqüente quando acompanha a nervura principal formando cordões. O esclerênquima, por sua vez, é menos freqüente em células isoladas ou quando forma bainhas perivasculares. Como camada mais interna no córtex, encontramos a endoderme envolvendo o sistema vascular; a camada mais externa do sistema vascular é o periciclo. A endoderme apresenta estrias de Caspary e, em muitas espécies, encontramos nessa camada grãos de amido. Com relação à disposição do sistema vascular, são observados quatro tipos básicos de estrutura de pecíolo sempre com o floema ocupando a região abaxial. Essa estrutura pode ser encontrada em ferradura (Figura 27.5), em meia-lua, fragmentada ou em cilindro de forma contínua.

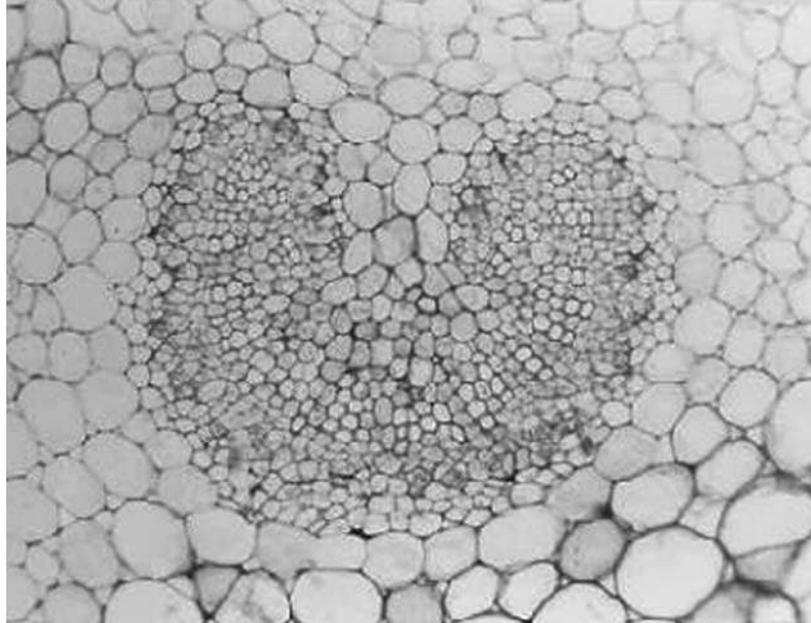


Figura 27.5: Corte transversal do pecíolo de *Rudgea eugenioides* (Rubiaceae). Observe a estrutura do sistema vascular com o floema externo ao xilema. A disposição do sistema vascular dessa espécie apresenta a forma de ferradura.

UM EXEMPLO DE ANATOMIA FOLIAR DIFERENTE: AS FOLHAS ACICULADAS

As folhas aciculadas das coníferas mostram uma estrutura bastante diferente da de uma folha típica, porém, são menos variáveis em estrutura do que as Angiospermas. Normalmente, a epiderme consiste de paredes muitas espessadas, cutículas bem desenvolvidas e estômatos aparecendo em cavidades. Um tecido de sustentação subepidérmico, como o esclerênquima, proporciona à epiderme a solidez de uma folha acícula.

O sistema fundamental das folhas de Gimnospermas é preenchido por parênquima clorofiliano, que constitui uma característica peculiar. Trata-se de um parênquima especial que aumenta a superfície das células, por apresentar projeções das paredes celulares para o interior da célula, o qual denominamos parênquima plicado. Encontramos também, no sistema fundamental, estruturas secretoras circundadas por uma bainha esclerenquimática, como, por exemplo, canais resiníferos. Os dois feixes colaterais ocorrem como cordão duplo no eixo longitudinal desse tipo de folha; eles estão circundados por um tecido de transfusão coletivo. Esse tecido serve como intermediário no intercâmbio de água

e matéria com o parênquima plicado (Figura 27.6). Entre o tecido e o parênquima plicado encontra-se uma endoderme, cujas células mostram as características estrias de Caspary.

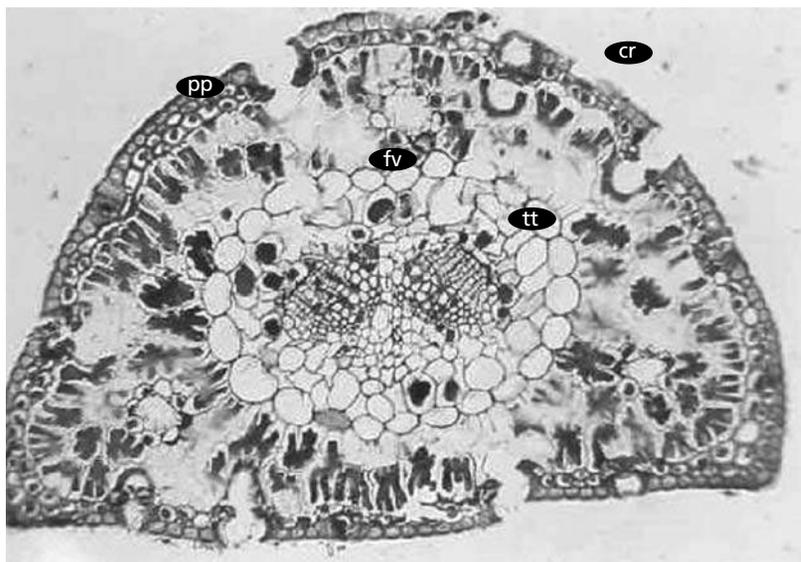


Figura 27.6: Corte transversal da lâmina foliar aciculada de *Pinus sp.* (Coniferae). Parênquima plicado (pp); canais resiníferos (cr); tecido de transfusão (tt); feixe vascular (fv).

ABSCISÃO FOLIAR

A separação de uma folha de um ramo, sem que o mesmo seja danificado, recebe o nome de abscisão. A desfolhação estacional das árvores resulta da abscisão das folhas. Vários tipos de fatores podem induzir esse fenômeno. Em espécies lenhosas decíduas, a abscisão ocorrerá próxima à base do pecíolo, por meio de alterações citológicas e químicas. Esse local recebe o nome de zona ou região de abscisão e tem como característica duas camadas distintas: a de abscisão ou separação e a de proteção. A camada de abscisão é reconhecida por apresentar, na parede celular, mudanças estruturais que facilitarão a separação da folha. A segunda camada, a de proteção, como o nome já diz, evidenciará modificações citológicas que protegerão a planta após a queda da folha, tais como depósitos de substâncias de diferentes naturezas nas paredes e nos espaços celulares (Figura 27.7).

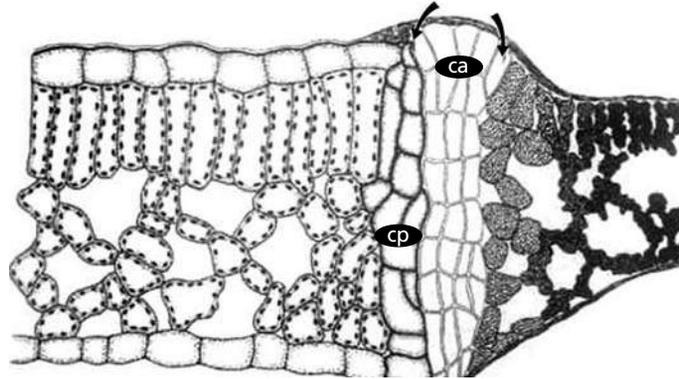


Figura 27.7: Esquema de corte transversal de uma folha mostrando o começo da abscisão foliar. Camada de abscisão (ca); camada de proteção (cp).

RESUMO

A folha é o órgão vegetal que mais sofreu modificações ao longo da evolução. Como resultado da seleção natural, encontramos numerosos tipos de folhas e as numerosas funções que podem desempenhar, tais como: fotossíntese em folhas clorofiladas, proteção em espinhos e estípulas, entre outras. Na folha existem os três sistemas encontrados em outros órgãos; também os tecidos encontrados na epiderme, no córtex e no sistema vascular tiveram origem, respectivamente, na protoderme, no meristema fundamental e no procâmbio. O sistema de revestimento é geralmente composto por uma camada de células justapostas que apresentam estruturas especializadas como os estômatos e os tricomas. O sistema fundamental ou mesófilo é principalmente formado por parênquima clorofiliano, podendo ser bastante variado, quanto à forma. O mesófilo é totalmente permeado por feixes vasculares. Tais feixes são comumente denominados nervuras, cujo padrão de distribuição apresenta caráter taxonômico. Ele é constituído por xilema e floema primários, organizados em feixes que formam um sistema interligado no plano mediano da lâmina foliar contínuo com o sistema vascular do caule. O xilema está sempre voltado para a face adaxial da folha e o floema, para a face abaxial.

ATIVIDADES

Questões relacionadas aos objetivos da aula

1. Caracterize anatomicamente a lâmina foliar.
2. Qual a importância dos estômatos para a folha?
3. O mesofilo, geralmente, apresenta dois tecidos, quais são eles?
4. A morfologia do mesofilo atua na distribuição da luz para os cloroplastos? Associe as condições ambientais com a estrutura morfológica do mesofilo.
5. O que é abscisão foliar?

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como as variações morfológicas na folha se refletem em sua estrutura interna e como tais variações se relacionam às diferentes estratégias de colonização desempenhadas pelas plantas.

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a importância fundamental da fotossíntese.
- Entender a limitação dos métodos para medir fotossíntese.
- Compreender como os fatores ambientais afetam a fotossíntese.

Pré-requisitos

Para um melhor entendimento desta aula, o aluno deverá rever:

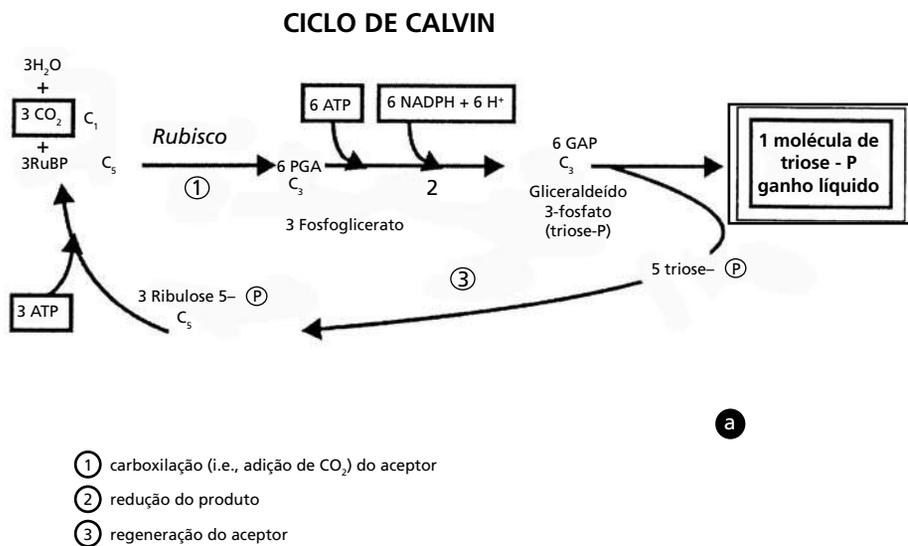
- A bioquímica da fotossíntese: fase luminosa
 - Características básicas da reação luminosa
- Sistema coletor de luz: fotossistemas e moléculas de clorofila
 - Reação fotoquímica
- Sistema de transporte de elétrons
 - O cloroplasto
- A bioquímica da fotossíntese: fase de fixação do carbono
 - O Ciclo de Calvin-Benson
 - Produto da fotossíntese

INTRODUÇÃO

Viver requer constante suprimento de energia. Os animais se alimentam de plantas ou de outros animais, dos quais obtêm a energia armazenada nas moléculas e reciclam a matéria orgânica. As plantas, no entanto, não se alimentam de outros organismos para obter energia (exceto as insetívoras e as parasitas, que veremos durante o curso). É por isso que as plantas são caracterizadas como autotróficas, enquanto os animais são heterotróficos. Mas, pergunta-se, como fazem as plantas para obter a energia e a matéria orgânica que compõem seu corpo? Elas realizam fotossíntese.

PODEMOS, ENTÃO, CONCLUIR QUE É A FOTOSÍNTESE QUE SUSTENTA TODA A VIDA NO PLANETA.

Para acompanhar bem esta aula, é muito importante que você tenha revisto a matéria sobre fotossíntese nas aulas de Bioquímica II. Assim, e com mais esta aula, você vai entender que somos inteiramente dependentes dos organismos fotossintetizantes (cianobactérias e plantas) para nossa própria sobrevivência. Dessa forma, entenderá também o quão importante é a preservação ambiental, visto que somente o processo fotossintético garante a fixação do carbono atmosférico para, por exemplo, fazer o papel onde você está lendo esta aula agora, os móveis de sua sala, a sua roupa, a sua alimentação etc. (Figura 28.1).



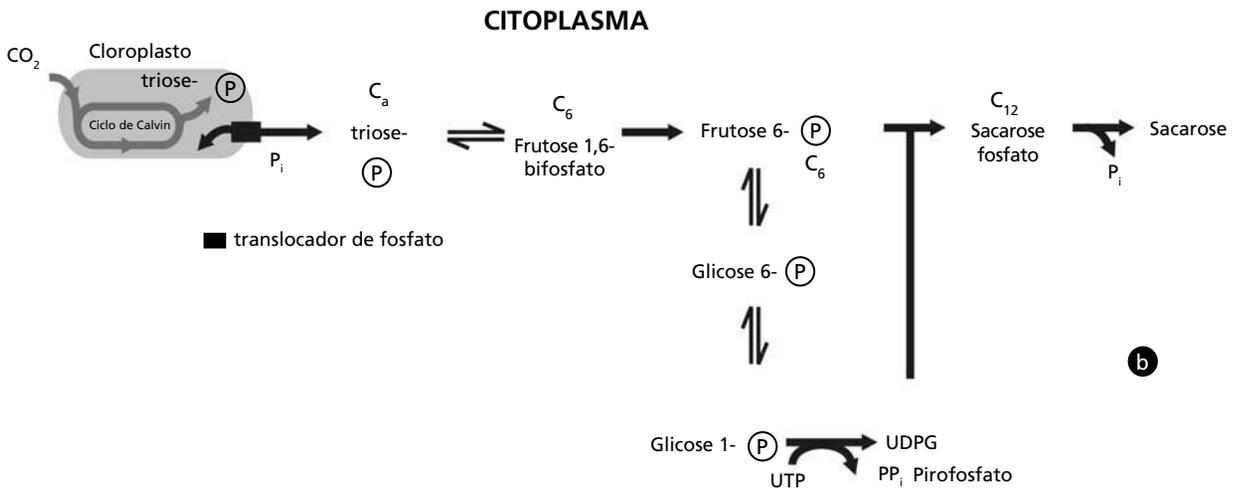
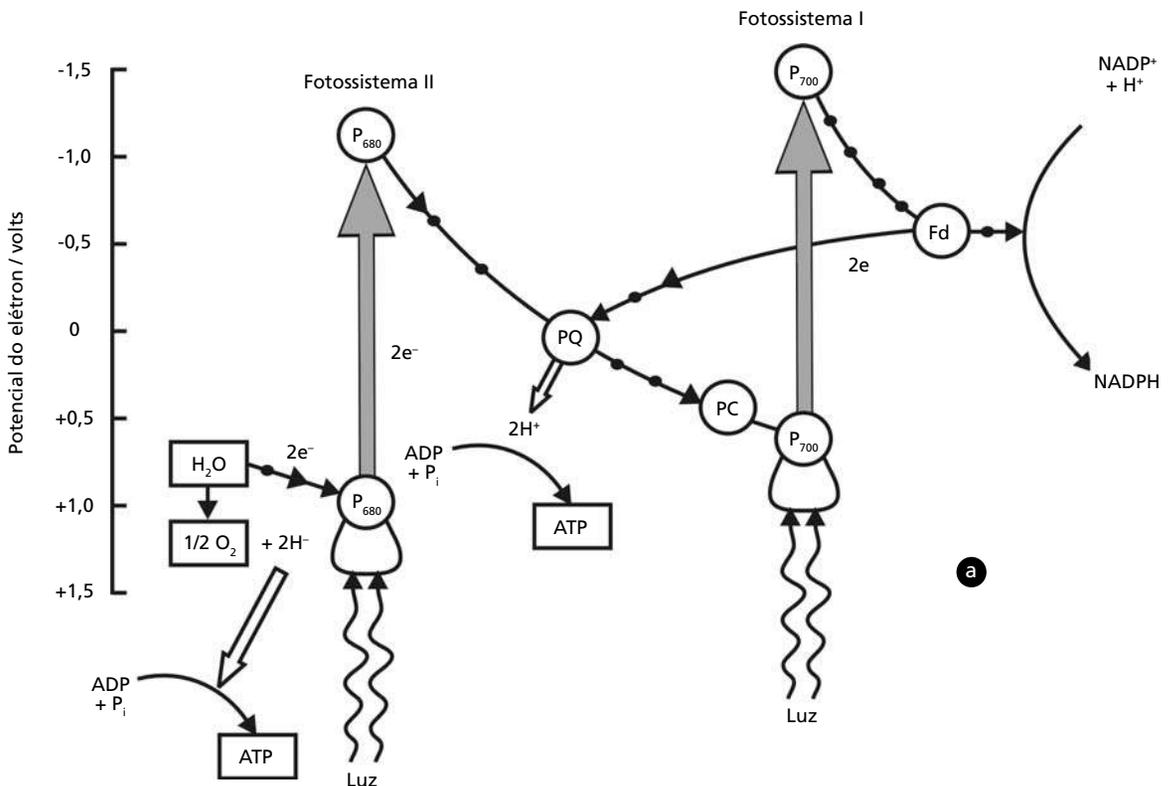


Figura 28.1: Observe que o carbono obtido pela assimilação de CO_2 no Ciclo de Calvin-Benson é convertido em moléculas de trioses nos cloroplastos (a) e depois essas trioses servirão para a síntese de glicose e sacarose no citoplasma (b). O número de átomos de carbono em cada molécula está indicado (C_n).

O QUE É FOTOSSÍNTESE?

A fotossíntese pode ser definida de diversas maneiras. Por exemplo, fotossíntese é a captação de radiação solar com conversão em energia química – ATP (fase clara), para que, com essa energia, o carbono (CO_2) seja incorporado a moléculas orgânicas – açúcares (fase escura) (Figura 28.2).



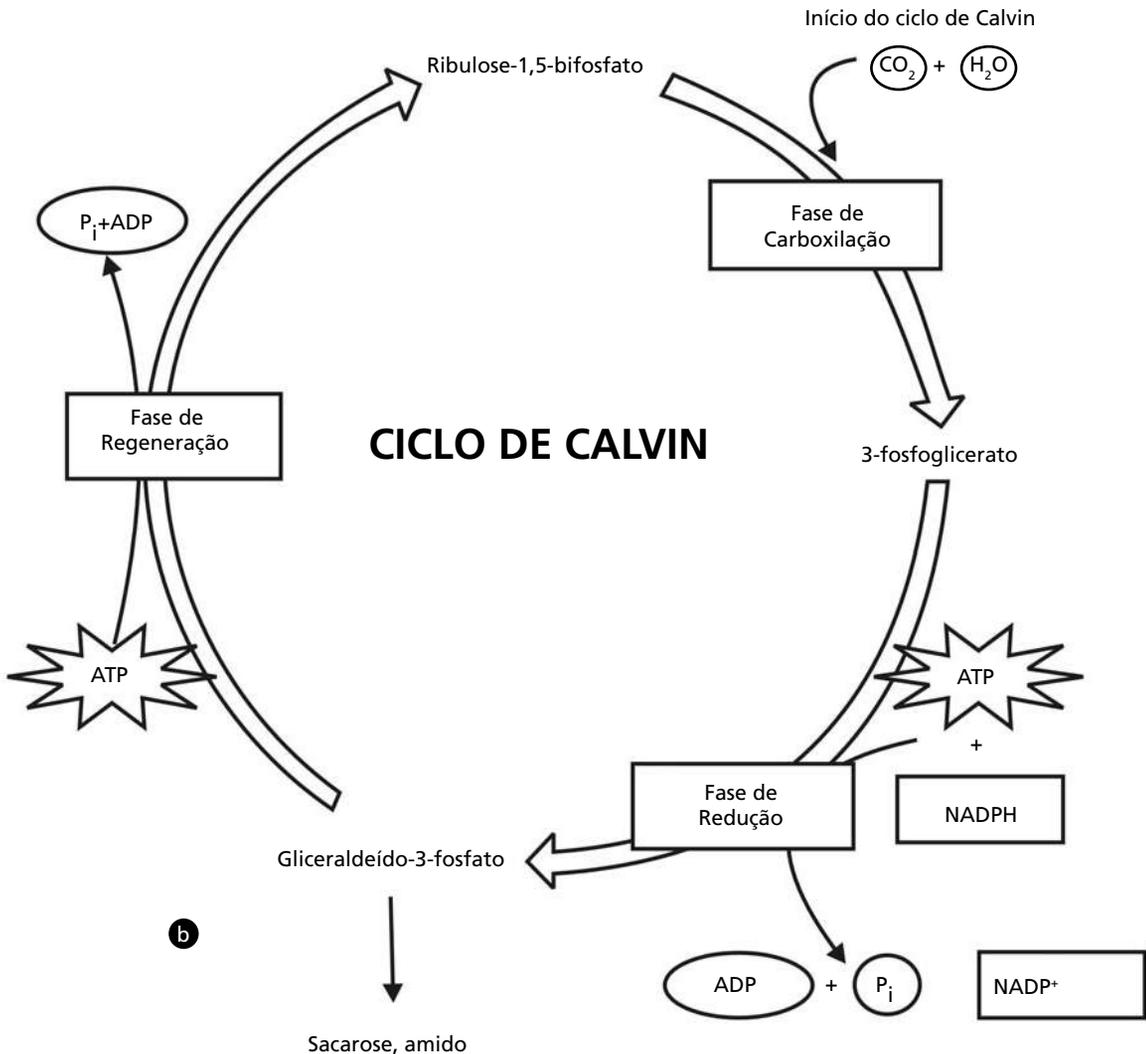


Figura 28.2: Na fase clara, a energia solar é utilizada diretamente na formação de ATP e de NADPH (poder redutor) (a). Já na fase escura, utiliza-se aquela energia formada na fase clara (ATP e NADPH) (b). Mas lembre-se: ambas as fases ocorrem durante o dia em qualquer planta, mesmo nas CAM (veja Aula 30). Os termos clara e escura dizem respeito apenas ao fato de a luz solar ser utilizada diretamente ou indiretamente pela planta. Você reparou de onde vem o O₂ liberado na fase clara da fotossíntese?

! Em geral as células são capazes de produzir ATP pela respiração celular. Então, por que a fotossíntese é tão importante? É importante porque o ATP da respiração é obtido através da quebra de glicose formada pela reciclagem de outras moléculas, e a energia química dessas moléculas foi proveniente da energia solar pelo processo da fotossíntese.

ATP: A MOEDA DA CÉLULA

Tanto a fotossíntese quanto a respiração celular geram, portanto, ATP; isso ocorre graças a um gradiente de prótons da membrana (do cloroplasto e da mitocôndria, respectivamente). Mas a energia que é armazenada no ATP, formado no cloroplasto, vem da energia solar, enquanto a do ATP, formado na mitocôndria, vem da quebra de açúcares. Essa é uma diferença crucial. A respiração celular consiste na oxidação de moléculas orgânicas a CO_2 , e na redução de oxigênio a água. Já a fotossíntese envolve a oxidação de água a oxigênio e a redução de CO_2 a moléculas orgânicas.

PARA RELEMBRAR...

- **Oxidação:** remoção de elétrons ou de átomos de hidrogênio (próton + elétron) ou, ainda, a adição de oxigênio.
- **Redução:** adição de elétrons ou de átomos de hidrogênio (próton + elétron) ou, ainda, a remoção de oxigênio.



Se organismos como as plantas e as cianobactérias obtêm ATP pela fotossíntese, por que eles precisariam da respiração celular? Ora, acontece que a fotossíntese só ocorre durante o dia e, por outro lado, nem todas as células de um vegetal fazem fotossíntese, a não ser aquelas com cloroplastos. Portanto, o açúcar que é formado na fotossíntese é constantemente quebrado para fornecer energia às células em toda a planta, inclusive na folha (**Figura 28.3**).

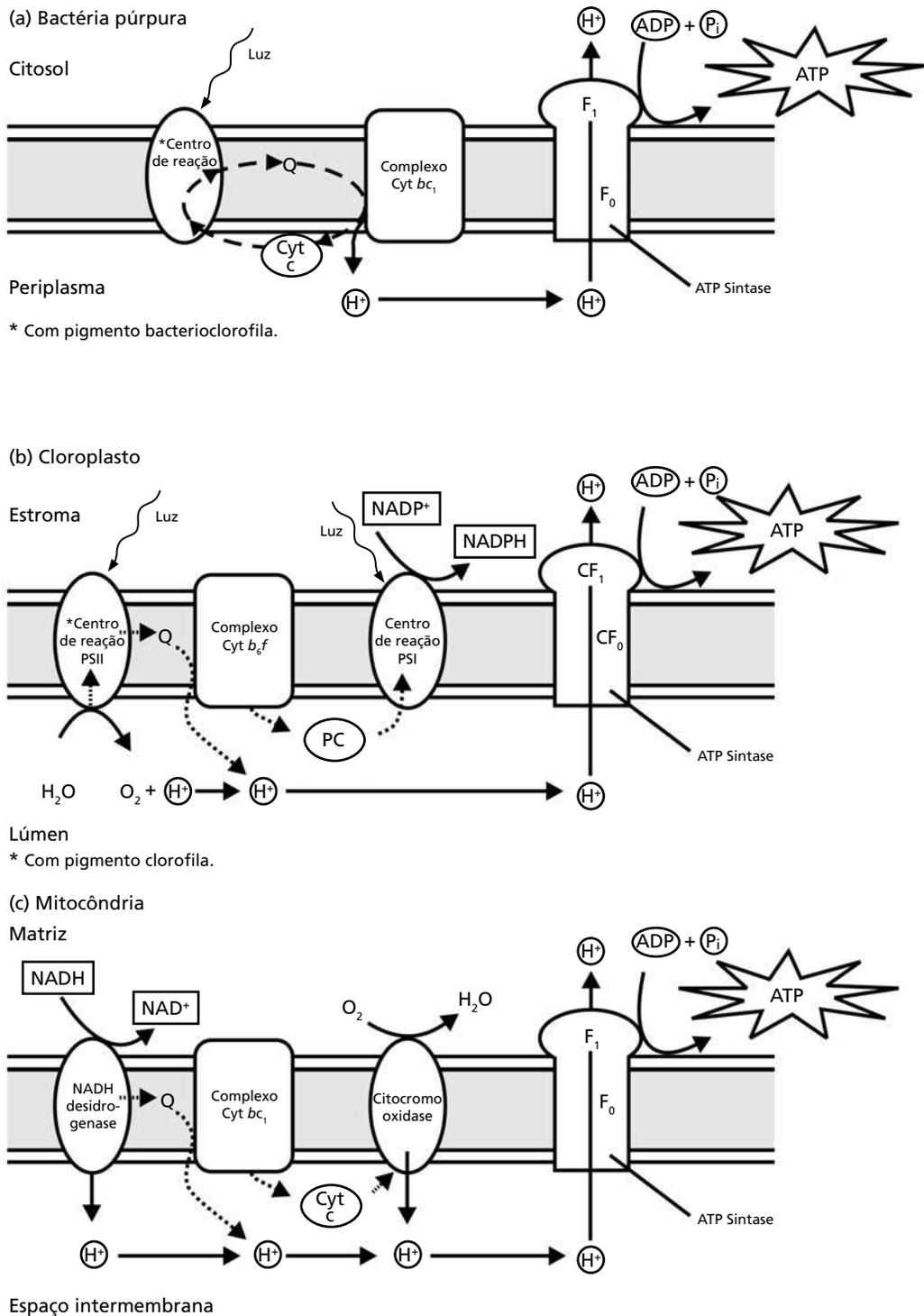


Figura 28.3: O transporte de elétrons da fotossíntese de bactérias púrpuras (ex.: *Rhodospseudomonas viridis*) (a) e de plantas (b), assim como o transporte de elétrons da respiração (c) têm diversos pontos em comum, ocorrem em membranas duplas, numa série de reações de oxirredução e envolvem a síntese de ATP. Por outro lado, fotossíntese e respiração diferem no que diz respeito a formar e consumir O₂, respectivamente. Q: quinona; cit c: citocromo c; cit bc₁: citocromo bc₁; cit bcf: citocromo b₆f; PC: plastocianina; F₀, F₁, CF₀ e CF₁: referem-se às subunidades da enzima ATP sintase.

IMPORTÂNCIA DA FOTOSÍNTESE

Como dissemos, é através da fotossíntese que o carbono, que se encontra no ar na forma de CO_2 , é incorporado em açúcares utilizando energia luminosa, numa reação mediada pela enzima RUBISCO. Não existe outra reação química capaz de fazê-lo. É a partir desses açúcares, da energia química neles contida e dos nutrientes absorvidos do solo (veja Aula 22), que todas as outras substâncias orgânicas são formadas pelos organismos fotossintetizantes, como lipídeos e proteínas. Por isso dissemos nesta aula que é a fotossíntese que sustenta toda a vida no planeta.

A ATMOSFERA ATUAL E A PRIMITIVA

Atualmente, o oxigênio contido na atmosfera está em torno de 20%; no entanto, nem sempre foi assim (Figura 28.4). Por uns 3 a 4 bilhões de anos (metade da história da Terra), a atmosfera era muito redutora, com metano (CH_4), H_2 , H_2S , CO_2 , CO , NH_3 etc., mas sem oxigênio livre (O_2). Os organismos procariontes presentes utilizavam a respiração anaeróbica como fonte de energia. Os primeiros organismos capazes de fotossintetizar ATP teriam surgido em torno de três bilhões de anos e seriam bactérias similares à atual *Halobacterium halobium* (a mais simples bactéria em termos de mecanismo fotossintético) que possuem o pigmento bacteriorodopsina. A fotossíntese, porém, não utilizava a água como doador de elétron (veja Bioquímica II), e sim outras moléculas, como H_2S . Portanto, até que o sistema de quebra da água (hidrólise), associado à fotossíntese, tivesse evoluído, a atmosfera era considerada primitiva. Mas após o surgimento da hidrólise acoplada ao transporte de elétrons, fase clara da fotossíntese, a atmosfera foi se modificando e a concentração de O_2 nela foi aumentando. Surgiu então a respiração aeróbica e se formou a camada de ozônio da Terra, ao longo de milhares de anos.

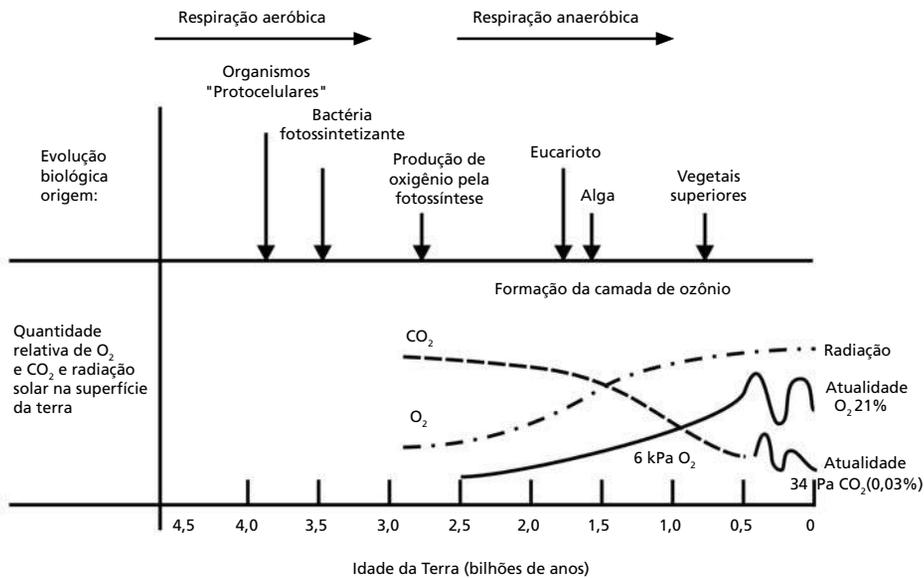


Figura 28.4: Esquema da provável seqüência de eventos na evolução da fotossíntese e a relação com outros processos biológicos numa escala geológica.

- Se a fotossíntese libera O₂ e a respiração aeróbica o consome, como ocorreu o acúmulo de O₂ na atmosfera?
- A taxa de fotossíntese supera a de respiração, por isso temos uma grande biomassa no planeta (plantas, animais, bactérias etc.), 20% de O₂ acumulado na atmosfera e, ainda, a camada de ozônio. Se as taxas fossem iguais, todo o CO₂ incorporado pela fotossíntese seria novamente liberado na atmosfera pela respiração celular!

BALANÇO ENTRE FOTOSSÍNTESE E RESPIRAÇÃO: COMO MEDIR?

Deve estar ficando claro para você que o balanço entre fotossíntese e respiração é de grande importância, e a melhor forma de se entender isso é compreender como é possível estudá-lo. Mas de que forma podemos medir essas taxas? Existem diversas maneiras de fazê-lo, cada uma com suas vantagens e desvantagens.

Vamos pensar o que ocorre na fotossíntese e na respiração, para ver como podemos medi-las. Para que ocorra a fotossíntese, a planta precisa absorver CO_2 , e para tal abre os estômatos para que o CO_2 entre por difusão. Com a abertura dos estômatos acaba saindo H_2O e O_2 , também por difusão. Já durante a respiração celular, ocorre o consumo de O_2 e a liberação de CO_2 . Então, são esses gases que devemos tentar medir!

COMO A PLANTA OBTÉM O CO_2 ?

É preciso que o CO_2 se propague para o interior da folha a fim de que a planta o absorva. Como você viu na aula anterior, isso acontece através dos estômatos; no entanto, quando eles estão abertos para que o CO_2 se difunda (Figura 28.5), moléculas de vapor d'água saem da folha. A entrada de CO_2 e a saída de água são chamadas de **TROCAS GASOSAS**. A necessidade de a planta garantir um bom balanço entre a difusão desses gases (gás carbônico e vapor d'água) constitui um dos fatores cruciais para a manutenção da fotossíntese. Constantemente, as plantas captam informações a respeito do ambiente e equilibram, o quanto podem, a perda de água, em relação ao que precisam absorver de CO_2 .

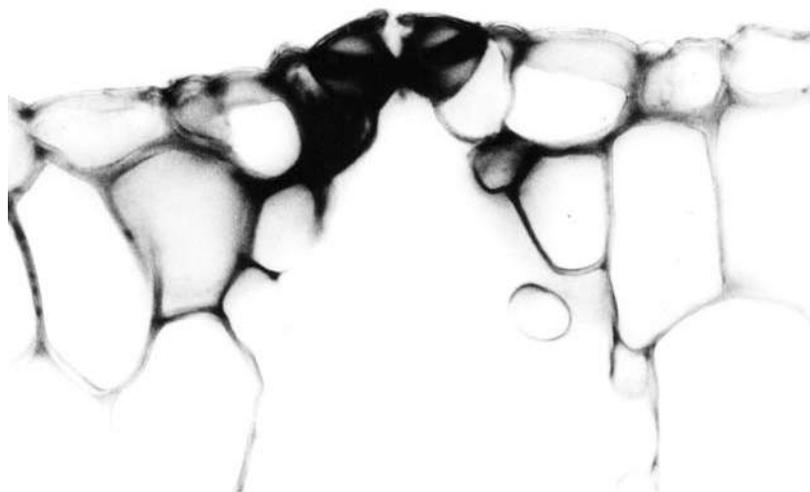


Figura 28.5: Estômato de *Vriesea geniculata* (Bromeliaceae) em corte transversal. Observe a câmara subestomática e o espessamento da parede das células estomáticas.

Lembre-se:
TROCAS GASOSAS não se referem à saída de O_2 e à entrada de CO_2 , como ocorre na respiração pulmonar. Nas plantas, o O_2 , que é liberado com a quebra da água, se difunde para fora da folha (tanto pelos estômatos quanto pela cutícula) ou é aproveitado na respiração celular. Mas a planta não tem mecanismos específicos para controlar a sua liberação, pois apesar de dependermos de O_2 para nossa sobrevivência, ele é apenas um subproduto da absorção de energia.

MEDIDAS DE TROCAS GASOSAS

Se conseguirmos vedar, por exemplo, uma folha dentro de uma câmara de vidro (para deixar passar a luz solar); se tivermos uma entrada e uma saída de ar e pudermos medir a quantidade de H₂O e CO₂ no ar, antes de entrar na câmara e na sua saída, saberemos quantas moléculas de CO₂ foram absorvidas e quantas de água saíram pelo estômato. E mais: se fizermos os cálculos levando em conta a área foliar na câmara, poderemos, então, estimar a taxa fotossintética e a taxa de transpiração da planta. Veja a equação simplificada:

$$F_L = \frac{v_e c_e - v_s c_s}{A_f}$$

FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA

É medida com o auxílio de um IRGA, e é dada pela diferença na quantidade de moléculas de CO₂ presentes no ar, quando ele entra e quando ele sai da câmara foliar, multiplicada pelo fluxo de ar.

$F_L =$ FOTOSSÍNTESE LÍQUIDA (mol CO₂ m⁻² s⁻¹)

$v_e =$ Fluxo de ar, em moles, entrando na câmara (mol/s)

$v_s =$ Fluxo de ar, em moles, saindo na câmara (mol/s)

$c_e =$ Fração molar de gás carbônico entrando na câmara (mol CO₂/mol Ar)

$c_s =$ Fração molar de gás carbônico saindo na câmara (mol CO₂/mol Ar)

$A_f =$ Área foliar (m²)

$$T_F = \frac{v_s m_s - v_e m_e}{A_f}$$

TRANSPIRAÇÃO

É medida com o auxílio de um IRGA, e é dada pela diferença na quantidade de moléculas de vapor d'água presentes no ar, quando ele entra e quando ele sai da câmara foliar, multiplicada pelo fluxo de ar.

$T_F =$ TRANSPIRAÇÃO foliar (mol H₂O m⁻² s⁻¹)

$v_e =$ Fluxo de ar, em moles, entrando na câmara (mol/s)

$v_s =$ Fluxo de ar, em moles, saindo na câmara (mol/s)

$m_e =$ Fração molar de água entrando na câmara (mol H₂O/mol Ar)

$m_s =$ Fração molar de água saindo na câmara (mol H₂O/mol Ar)

$A_f =$ Área foliar (m²)

As amostras de ar passam por um pequeno tubo com um feixe de luz infravermelha numa ponta e um analisador de infravermelho na outra. Conforme o número de moléculas de H₂O e CO₂ no ar, o feixe de luz infravermelha sofrerá desvios, que são captados pelo analisador e convertidos em números de moléculas de H₂O e CO₂, presentes no ar amostrado. Esse aparelho é chamado de analisador de trocas gasosas,

ou IRGA (*Infra Red Gas Analyzer*). Como todo e qualquer método para medir algo, esse também tem uma limitação. O importante, pois, é conhecer tais limitações e levá-las sempre em conta nas análises dos resultados, como veremos a seguir (Figura 28.6).

Durante o dia, nas folhas, o CO_2 liberado pela respiração pode ser reabsorvido pela fotossíntese, ou ser perdido para a atmosfera. Logo, ao mesmo tempo em que está saindo CO_2 da respiração, está entrando CO_2 para a fotossíntese. Portanto, a diferença no número de moléculas de CO_2 no ar, antes e depois de entrar na câmara do IRGA, não só reflete o CO_2 total que foi absorvido pela fotossíntese (**fotossíntese bruta**), mas reflete também o que foi liberado pela respiração. Ou seja, significa o balanço (o saldo) entre o CO_2 consumido na fotossíntese bruta e aquele liberado na respiração. A esse balanço chama-se **fotossíntese líquida**. Essa idéia é semelhante ao pagamento mensal de um trabalhador: existe o salário bruto, que é o salário total, e o salário líquido, que é o bruto menos os descontos. No caso do trabalhador, é possível que ele saiba o valor de tudo pelo contracheque, já com as medidas do IRGA só temos acesso à fotossíntese líquida, visto que o aparelho não tem como distinguir a origem de cada molécula de CO_2 que passa pelo sensor.

- E se medirmos a troca gasosa em uma planta, à noite, quando só ocorre a respiração?

- Como o IRGA mede H_2O e CO_2 , teremos um pequeno aumento de moléculas de água, como também de gás carbônico. Tanto a H_2O quanto o CO_2 se difundem pela cutícula, pois, em geral, os estômatos estão fechados durante a noite. Aliás, a medida da respiração noturna é utilizada para melhor estimar a taxa fotossintética real, pois a taxa de respiração deve ser semelhante durante todo o dia, embora outras reações, como a fotorrespiração (veja mais a seguir), compliquem mais a situação!!

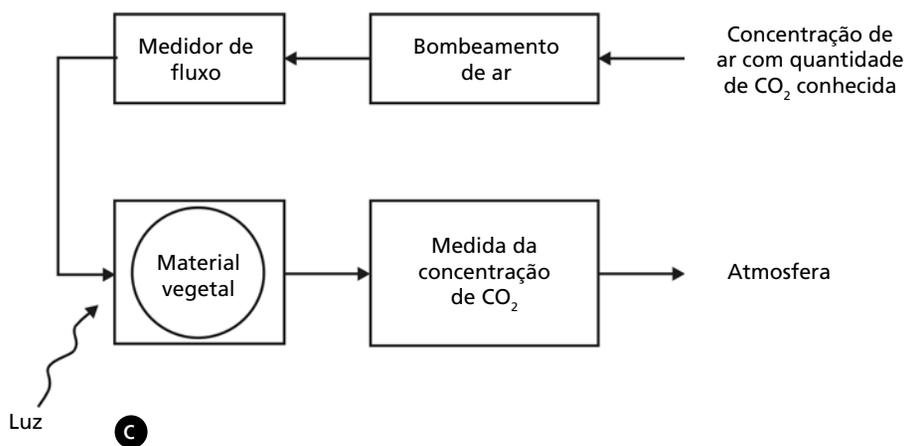


Figura 28.6: Aparelho para medir trocas gasosas (CO_2 e H_2O), denominado IRGA (analisador de gases por infravermelho), em destaque (a); detalhe da câmara foliar, onde se coloca a folha para que fique isolada do ambiente e possamos medir as trocas gasosas (b); esquema dos principais componentes do IRGA (c). Com os valores de concentração de CO_2 e H_2O no ar atmosférico e no interior da câmara, podemos calcular as taxas de fotossíntese e transpiração (veja equações).

MEDIDAS DE ELETRODO DE OXIGÊNIO

O eletrodo de O_2 , analogamente ao IRGA, permite estimar a taxa fotossintética. Ele nos fornece o número de moléculas de O_2 de uma dada amostra, que tanto pode ser um pedaço de folha, como uma cultura de cianobactérias. Mas além de o eletrodo também dar apenas uma estimativa da fotossíntese líquida, ou seja, o balanço entre o O_2 que foi liberado (fotossíntese) e o O_2 que foi consumido (respiração), há uma outra limitação no método. O O_2 que é liberado, na verdade, não reflete exatamente a taxa fotossintética, e sim a taxa de transporte de elétrons, pois nem toda a energia armazenada pelo transporte de elétrons (fase clara da fotossíntese) é utilizada na assimilação de CO_2 (fase escura da fotossíntese). Há vários outros processos, como a assimilação de nitrogênio que também consome ATP. Já o IRGA mede, de fato, a taxa fotossintética líquida. Se você não entendeu bem a diferença resultante do ato de medir a liberação de O_2 , em comparação com o ato de medir a absorção de CO_2 , é importante que você retorne às aulas anteriores e relembre as fases clara e escura da fotossíntese, na disciplina Bioquímica II.

MEDIDAS DE CARBONO RADIOATIVO (^{14}C)

A utilização do isótopo radioativo de carbono, o ^{14}C , constitui um outro método utilizado para estimar a taxa fotossintética. Se um organismo fotossintetizante receber gás carbônico marcado ($^{14}CO_2$), é possível medir quanto ^{14}C foi incorporado e até onde está armazenado (quais moléculas ou órgãos). Um aspecto importante do método é o tempo de exposição da amostra ao carbono marcado. Após esse tempo, seca-se o material em estufa e mede-se a quantidade de radiação. Note, portanto, que isso é uma medida destrutiva, enquanto nos métodos vistos anteriormente, não há a necessidade de destruir a amostra toda, podendo uma folha ou uma cultura de cianobactérias serem estudadas ao longo do tempo.

- Suponha que pedaços iguais de folhas sejam incubados em atmosfera rica em ^{14}C por (a) 1 minuto e (b) 1 hora. Na contagem, é obtido o seguinte resultado de radioatividade incorporada à amostra por minuto: (a) 80 e (b) 45. Como poderíamos explicar esse resultado?

- Acontece que, ao medirmos por apenas 1 minuto, estamos medindo tudo que foi incorporado pela fotossíntese naquele tempo. Já a exposição por 1 hora permitiu que parte do ^{14}C incorporado em açúcares fosse já utilizado para obter ATP. Portanto, o ^{14}C incorporado teria sido novamente liberado à atmosfera (respiração celular), diminuindo assim o número de contagens de radioatividade na amostra.

Nesse experimento é fácil ver a importância de se adequar a metodologia científica ao tipo de estudo que se quer fazer. Apenas devemos ter cuidado quando formos comparar estudos feitos em diferentes circunstâncias.

COLHEITA E PESAGEM

Como último método de se estimar a fotossíntese líquida, gostaríamos de apresentar o de colheita e pesagem. Vamos pensar o que ocorre, a médio prazo, com o balanço entre a fotossíntese e a respiração celular, numa planta ou numa cultura de cianobactéria. Se a fotossíntese superar a respiração, plantas ou culturas de cianobactéria vão crescer, ou seja, vão acumular matéria seca. Se, por outro lado, a respiração superar a fotossíntese, plantas ou culturas de cianobactéria vão diminuir, isto é, vão perder folhas ou terão menos células, respectiva. Logo, se numa plantação amostrarmos 10 plantas e determinarmos o peso seco em diferentes momentos, teremos a taxa média de crescimento daquelas plantas. Podemos também retirar 1ml da cultura de cianobactérias diariamente e obtermos o peso seco, e, ao final de 15 dias, por exemplo, conhecer a taxa de crescimento daquela cultura. E por quê? Porque o material que é fotossintetizado passa a constituir diferentes substâncias, como açúcares de reserva (amido), lignina na parede celular, proteína etc. Essas substâncias tornam o vegetal maior e mais pesado e promovendo, na cultura de cianobactérias, um maior número de divisões celulares. E por que se mede o peso seco e não o peso fresco, como fazemos para saber se estamos emagrecendo ou engordando? Porque a variação na quantidade de água nesses organismos, em diferentes momentos, poderia causar um grande erro amostral. Mas, é claro que você já deduziu que esse método, assim como o de ^{14}C , é destrutivo.

SUMIDOURO DE CARBONO

Talvez você já tenha ouvido falar algo sobre a preservação de áreas de floresta como **Sumidouros de Carbono**. Trata-se de um conceito relativamente recente, cujo argumento defende a possibilidade de os países desenvolvidos pagarem cotas aos países em desenvolvimento a fim de que estes preservem trechos de suas florestas (**Figura 28.7**). A quantidade de cotas a serem pagas dependeria da taxa de emissão de CO_2 na atmosfera pela queima de combustíveis fósseis nos países desenvolvidos. E os países em desenvolvimento que preservassem florestas com potencial equivalente capaz de absorver uma taxa equivalente de CO_2 , receberiam por isso, pois a área de floresta não poderia ser desmatada. Em outras palavras, os países que preservassem suas florestas receberiam uma contrapartida financeira, e os que insistissem em um alto consumo de combustíveis fósseis deveriam pagar a conta. Com isso, em termos de planeta, manteríamos o equilíbrio entre o quanto de CO_2 é lançado na atmosfera e o quanto é absorvido. Haveria, portanto, mais de uma possibilidade de desenvolvimento e crescimento para países como o Brasil, além daquele modelo antiquado de desmatamento e ocupação. Nesse novo modelo, seria agregado um valor econômico à preservação da natureza. Mas é claro que a questão de estabelecer o quanto um trecho de floresta absorve de CO_2 ao longo do ano não é tão simples do ponto de vista técnico, e nem do ponto de vista político, pois poderia ameaçar o atual jogo de força entre países desenvolvidos e em desenvolvimento.



Figura 28.7: Amazônia Central (Floresta do Tapajós).

O QUE PROMOVE E O QUE LIMITA A FOTOSSÍNTESE?

A taxa fotossintética sempre foi fundamental para o equilíbrio de qualquer ecossistema. E em termos mundiais, essa taxa é de grande interesse, pois, além das questões ambientais, ela determina a produção de alimentos. Mas como o que importa é a fotossíntese líquida, daremos ênfase a ela. Assim, sempre que você vir uma referência à taxa fotossintética, estaremos nos referindo à líquida, lembrando que ela reflete a fotossíntese bruta menos a respiração.

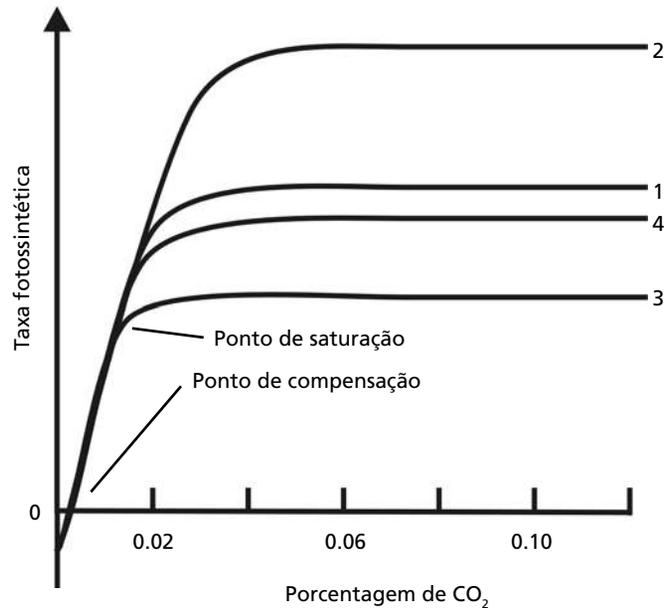
Em geral, a taxa fotossintética é limitada por fatores externos, embora, ocasionalmente, fatores internos à célula, como os níveis de certas enzimas, também tenham importância. Agora, examinaremos os fatores ambientais mais relevantes à fotossíntese.

EFEITO DA TEMPERATURA, LUZ E CO₂

O Gráfico 28.1 mostra a taxa fotossintética em função da disponibilidade de CO₂ sob diferentes temperaturas. Observe que, no início do gráfico, a taxa fotossintética é negativa, ou seja, as plantas estão respirando. À medida que a concentração de CO₂ vai aumentando, também aumenta a taxa fotossintética, até que as duas, fotossíntese e respiração, se igualam a zero. Esse é chamado de **Ponto de Compensação**. Note que, no início, as curvas 1, 2, 3 e 4 estão juntas, ou seja, a concentração ainda baixa de CO₂ limita a fotossíntese nas quatro circunstâncias. À medida que os estômatos se abrem e a concentração de CO₂ vai saturando a fotossíntese, outros fatores começam a ganhar importância também. A primeira curva a ficar saturada é a de número 3 (curva com menor ponto de saturação), em que o incremento de CO₂ não mais resulta em aumento da taxa fotossintética, que fica limitada pela baixa incidência luminosa. Em seguida, são as curvas 1 e 4 que se estabilizam, mostrando que para tal espécie as temperaturas de 15 e de 38°C limitam a fotossíntese, sugerindo que a temperatura ótima para a espécie em questão está entre essas duas. Por último, a curva 2 se estabiliza, e passamos a observar que, realmente, à temperatura de 22°C, a taxa fotossintética é máxima.

Tratamento		Luz
1	15	250
2	22	250
3	22	50
4	38	250

Gráfico 28.1: Comparação da taxa fotossintética sob diferentes temperaturas.



FOTOINIBIÇÃO

O que ocorre com uma planta se a taxa fotossintética se estabiliza e ela continua exposta à luz? Ocorre o que chamamos de **Fotoinibição**, que é um dano causado pelo excesso de luz, ou **fotodano**. Vamos relembrar o que ocorre durante o dia na membrana do cloroplasto. Quando os fótons atingem às suas moléculas de clorofila, o Complexo Antena do Fotossistema II (P_{680}) perde dois elétrons excitados para as moléculas mais eletronegativas, que são as plastoquinonas. As plastoquinonas, por sua vez, vão perder em seguida os elétrons para outras moléculas, ao longo do gradiente eletroquímico, no chamado esquema Z, até que o elétron é transferido ao $NADP^+$, formando o composto NADPH. Agora, dê uma olhada no Ciclo de Calvin-Benson e repare que o NADPH é utilizado nele, assim como o ATP. Esse é precisamente o ponto de ligação entre a fase clara (captação de elétrons) e a escura da fotossíntese (fixação de CO_2) (Figura 28.8).

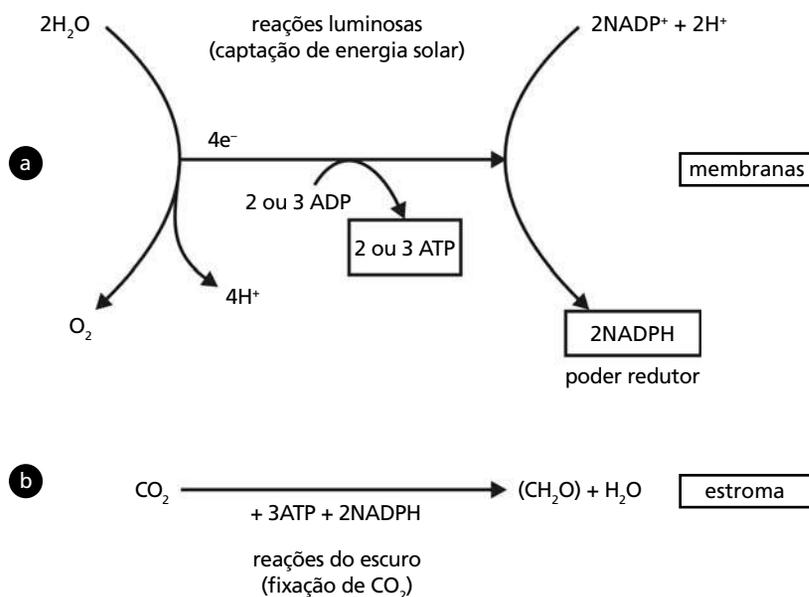


Figura 28.8: Fase clara e escura da fotossíntese.

Nas primeiras horas da manhã, quando a luz irradiante está baixa, a taxa fotossintética vai aumentando conforme a radiação solar aumenta. Porém, chega um momento do dia que a difusão de CO_2 na folha não aumenta mais, então a fotossíntese deixa de ser limitada pela quantidade de luz e passa a ser limitada pela disponibilidade de CO_2 . Entretanto, a fase clara não parou, ou seja, os fótons continuam incidindo sobre as moléculas de clorofila que ficam no estado excitado e produzem substâncias danosas, como superóxido (O^*) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2). Se nem a fase escura, nem outros processos metabólicos, como a assimilação de nitrogênio, dão vazão ao NADPH que é formado na fase clara, ele não tem como ser convertido novamente a NADP para voltar a receber os elétrons que saem da clorofila. **Resultado:** ocorre uma desnaturação (perda de conformação espacial) de proteínas do complexo antena que fica desativado. Dá-se o que se chama de fotoinibição. Esses danos, portanto, precisam ser reparados diariamente, para que, no dia seguinte, a planta possa realizar a fotossíntese com a mesma eficiência.

Normalmente, o fotodano ocorre e é reparado diariamente, pois com frequência, próximo ao meio-dia, a intensidade luminosa é maior que a capacidade de a planta captar CO_2 . Essa é a chamada **fotoinibição dinâmica**. Entretanto, se por falta de água, por exemplo, a planta tiver que restringir a abertura estomática, cada vez um número maior de complexos antena fica desativado e a planta vai perdendo eficiência fotossintética. Esta é a chamada **fotoinibição crônica**. A planta, então, vai ficando amarelada e pode chegar à morte.

As plantas contam com alguns pigmentos como os carotenóides, presentes nos complexos antena, que as ajudam a se proteger do excesso de luz. Essa classe de composto age como uma espécie de filtro solar. Os carotenóides absorvem parte da energia luminosa que, de outra forma, chegaria às moléculas de clorofila. Os carotenóides funcionam, ainda, como pigmentos acessórios para captação de luz para a fotossíntese, principalmente quando a intensidade luminosa é baixa.

FOTORRESPIRAÇÃO

Vamos ver agora como ocorre a **fotorrespiração** (Figura 28.9). A enzima RUBISCO tem afinidade tanto com CO_2 quanto com O_2 , embora com o segundo sua afinidade seja menor. Repare o que significa a sigla RUBISCO: ribulose 1,5 bifosfato carboxilase oxigenase. Ou seja, é uma enzima capaz de mediar tanto a carboxilação quanto a oxigenação.

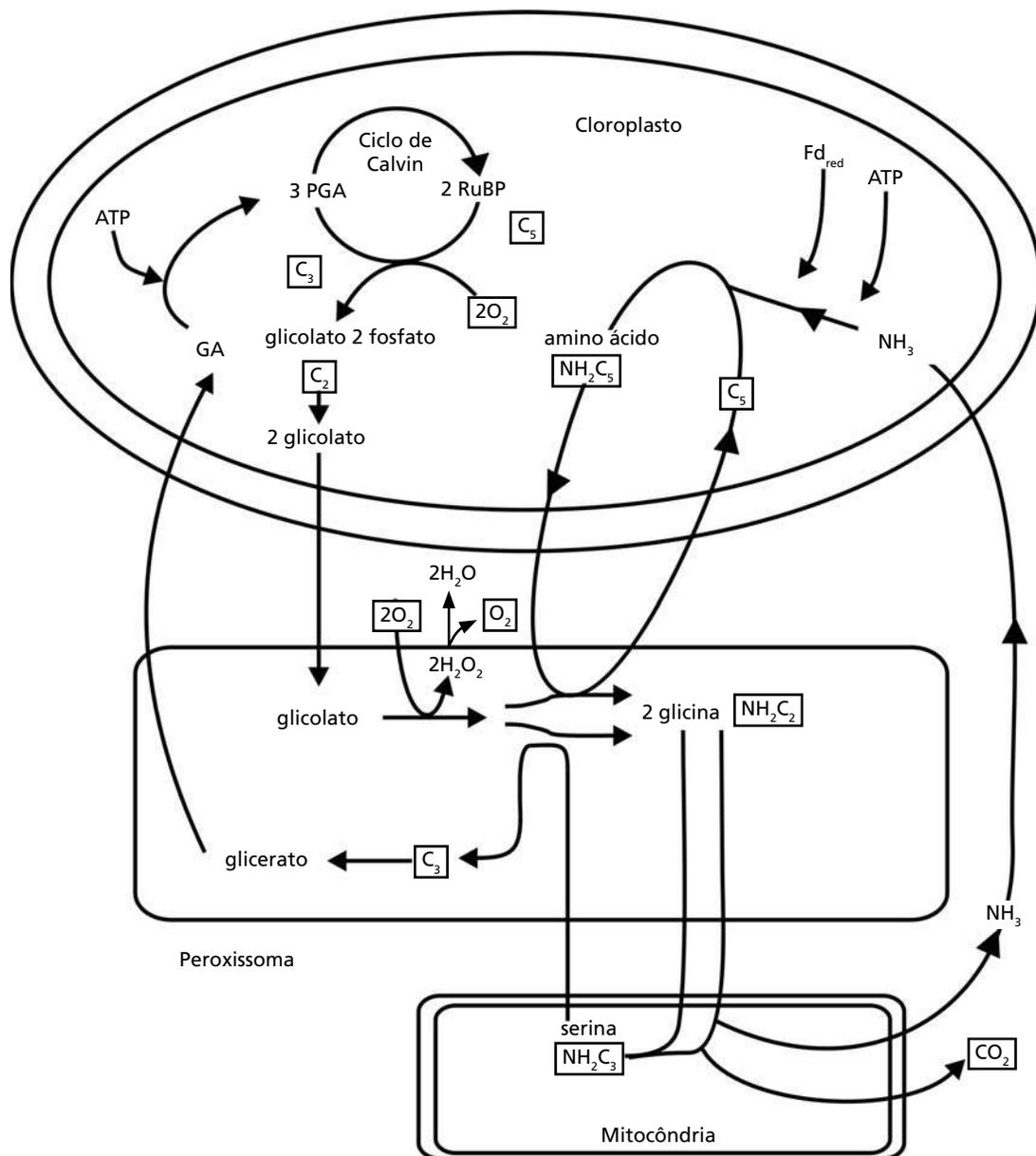


Figura 28.9: Fotorrespiração é um conjunto de reações químicas que envolvem três organelas: cloroplasto, peroxissoma e mitocôndria.

O QUE É?

A fotorrespiração é uma reação que ocorre apenas em presença de luz. Por consumir O_2 , ela traz a palavra respiração no nome. Mas essa reação não tem nada a ver com a respiração celular. Inclusive, ocorre o consumo de ATP e não a sua produção! O mais importante é que você conheça o significado dessa reação e tenha uma idéia de sua complexidade. Para começar, três organelas celulares estão envolvidas: o cloroplasto, o peroxissoma e a mitocôndria.

A conversão de glicolato a glicerato (no peroxissoma) garante que de cada quatro carbonos, três retornem ao Ciclo de Calvin-Benson e apenas uma molécula de CO_2 seja perdida (na mitocôndria) ou, então, reaproveitada nesse ciclo, caso o CO_2 chegue ao cloroplasto. Por isso dissemos antes que a fotorrespiração constitui um outro fator complicador, quando tentamos medir a taxa fotossintética!

DESPERDÍCIO DE ENERGIA OU PROTEÇÃO À PLANTA

Por consumir ATP e poder redutor, a fotorrespiração representa um dreno de energia e poderia ser considerada um resquício dispendioso da época em que quase não havia O_2 na atmosfera (até cerca de 2 bilhões de anos atrás) e a RUBISCO não apresentava atividade de oxigenase. Mas o consumo de poder redutor (NADH e NADPH) que acontece, respectivamente, nos peroxissomas e no cloroplasto, significa uma proteção à planta quando a fase escura da fotossíntese se torna lenta em comparação à fase clara. Ou seja, a fotorrespiração representa uma válvula de segurança contra a fotoinibição, por gastar excesso de energia que poderia vir a lesar os fotossistemas.

RESUMO

Nesta aula você viu a importância biológica (evolução da atmosfera atual, aproveitamento da energia solar, produção de alimentos etc.) e política (sumidouros de carbono) da fotossíntese. Estudamos, também, a influência de fatores ambientais, como luz e disponibilidade de água, na taxa fotossintética e, ainda, os métodos de que dispomos atualmente para medirmos essa taxa.

ATIVIDADES

1. Foram medidas com um eletrodo de oxigênio duas folhas iluminadas. Numa, a produção foi de 9 cm^3 de O_2 por grama de folha por minuto e, na outra, ela foi de 18 cm^3 de O_2 . O que significa tal medida?
2. De que maneira se poderia medir a taxa de respiração?
3. Em que sentido a fotorrespiração e a respiração são semelhantes e em que sentido são antagônicas?
4. Em que sentido a fotossíntese e a respiração são semelhantes e em que sentido são antagônicas?
5. Na Terra primitiva, antes do surgimento da hidrólise, já existia fotossíntese? Por quê?
6. Como a planta controla a entrada de CO_2 e a saída de O_2 ?
7. Quais as limitações das medidas de fotossíntese obtidas com um IRGA?
8. Se você tivesse que prever o ponto de compensação de uma planta de sol e de uma de sombra, o que você poderia dizer, mesmo sem tomar medidas?
9. Qual a diferença entre fotoinibição dinâmica e crônica?
10. Como a fotorrespiração se relaciona à fotoinibição?

SUGESTÃO DE ATIVIDADE COMPLEMENTAR

Junto a seu tutor no pólo, pesquise sobre o efeito estufa: verifique em que consiste, qual sua importância biológica e política e quais as consequências para o planeta.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula veremos o que é transpiração foliar e os fatores que a regulam. Assim, você poderá compreender de que forma fotossíntese e transpiração são interdependentes.

Transpiração

AULA

29

objetivos

Ao final da aula, você deverá ser capaz de:

- Compreender o papel vital da transpiração para os vegetais terrestres.
- Entender o movimento de abertura e fechamento estomático.
- Conhecer os diferentes estímulos ambientais que influenciam a transpiração.

Pré-requisitos

Para um melhor entendimento desta aula, o aluno deverá conhecer: as propriedades físico-químicas da água; o potencial hídrico; a anatomia foliar; a anatomia do xilema; a fotossíntese.

A conquista do ambiente terrestre apresentou, de imediato, o problema da perda d'água, tanto para plantas quanto para animais, já que em ambiente seco qualquer organismo tende a perder água do corpo para atmosfera, por evaporação. À medida que foram surgindo proteções dos tecidos à dessecação, as plantas foram se afastando dos ambientes aquáticos. Quanto maior for a capacidade de controle de perda d'água por evaporação, maior será a capacidade de a espécie de habitar ambientes com diferentes disponibilidades de água.



A transpiração é o processo de perda de água por evaporação para atmosfera, que ocorre pela superfície dos vegetais terrestres.

POR QUE AS PLANTAS TRANSPIRAM?

As folhas possuem uma cutícula que reveste seus órgãos e que protege a planta da dessecação. No entanto, essa cutícula (Figura 29.1) não é completamente impermeável, pois ocorre um pouco de perda d'água através dela. Não é por ela que a evaporação é mais intensa, principalmente durante o dia, e sim pelos estômatos (Figura 29.2).

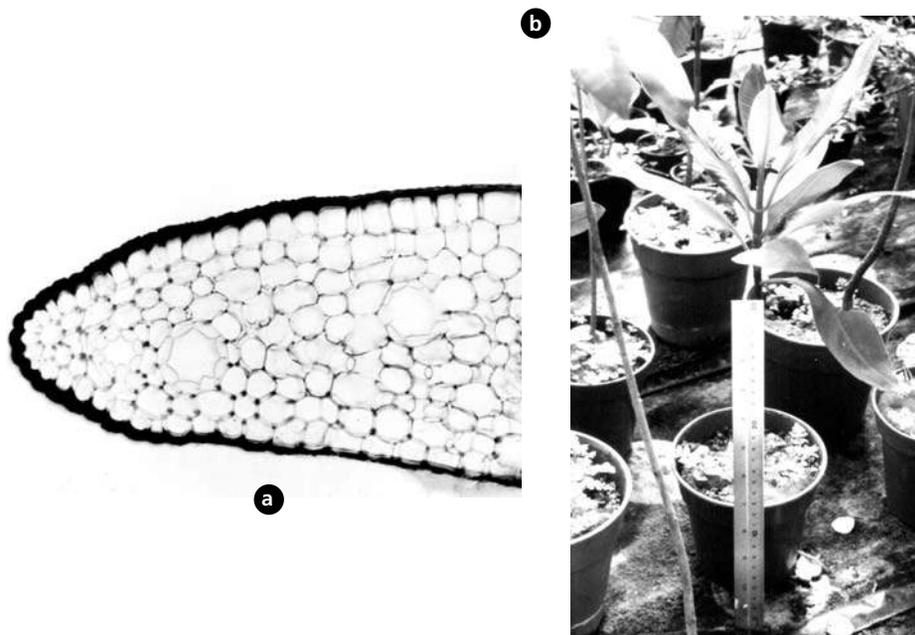


Figura 29.1: (a) folha de *Tovomitopsis paniculata* (Clusiaceae) em corte transversal. Observe a espessura da cutícula em comparação à espessura das paredes celulares. (b) plantas de *T. paniculata* crescendo em casa de vegetação.

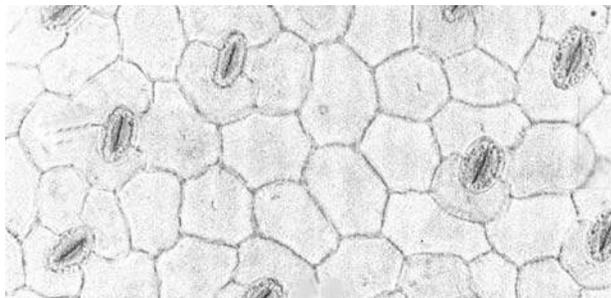


Figura 29.2: Epiderme foliar de *Bacopa monnieri* (Scrophulariaceae) em vista frontal.

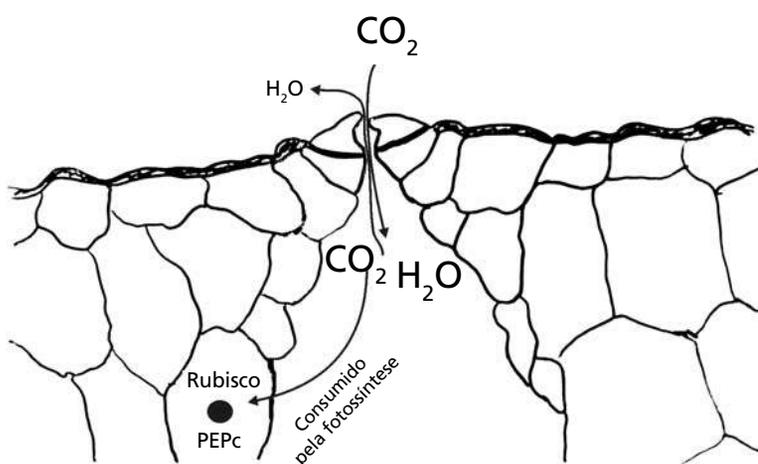


Figura 29.3: Esquema de folha em corte transversal evidenciando as trocas gasosas.

- Mas se a perda d'água é mais intensa pelos estômatos, por que as plantas precisam deles?
- Porque os estômatos são estruturas que viabilizam a entrada de gás carbônico para realizar a fotossíntese (Figura 29.3).

Assim, para que o gás carbônico entre na folha, a planta acaba perdendo água. Mas, pergunta-se, será que a transpiração representa apenas um custo para a planta, algo que só acontece para que possa ocorrer a fotossíntese? Não, porque além de a transpiração permitir a diminuição da temperatura foliar, graças ao alto calor específico da água, ela também tem o papel vital de puxar água do solo.

É exatamente, através da transpiração que as plantas conseguem elevar água do solo até suas folhas. Você já estudou as propriedades de adesão e coesão da água e já viu também o quão extremamente pequeno é o calibre de vasos xilemáticos. As interações das moléculas de água entre si e com as paredes dos vasos garantem a esses vasos permanecerem cheios de água (exceto quando ocorre cavitação, conforme se verá mais adiante). Quando os estômatos se abrem e a folha começa a perder grandes quantidades de água, mais quantidade dela é puxada para cima, já que a coluna d'água é contínua desde as raízes até às células do mesófilo (Figura 29.4).

À medida que a transpiração aumenta durante o dia, a perda d'água fica maior do que a quantidade absorvida pelas raízes. Esse déficit hídrico, entre as folhas e as raízes, significa que a coluna d'água é mantida sob forte tensão no interior dos vasos xilemáticos. É como se a água estivesse sendo puxada mais rapidamente na extremidade que está em contato com a atmosfera do que naquela que está entrando na planta. E são as forças de adesão e coesão que suportam essa tensão.

- Mas por que as folhas perdem água com tanta rapidez?
- Porque a atmosfera pode comportar muita água, mesmo quando a umidade do ar está alta. Portanto, uma superfície úmida como o interior de uma folha, que é exposto pelos estômatos abertos, ou uma roupa no varal perderão água para atmosfera, em função da diferença de potencial hídrico (Ψ) entre a superfície (maior Ψ) e a atmosfera (menor Ψ).

Todo o transporte de água, do solo para as raízes e ao longo da planta, e desta para a atmosfera, ocorre, portanto, em função da diferença de potencial hídrico ao longo do percurso solo → planta → atmosfera.

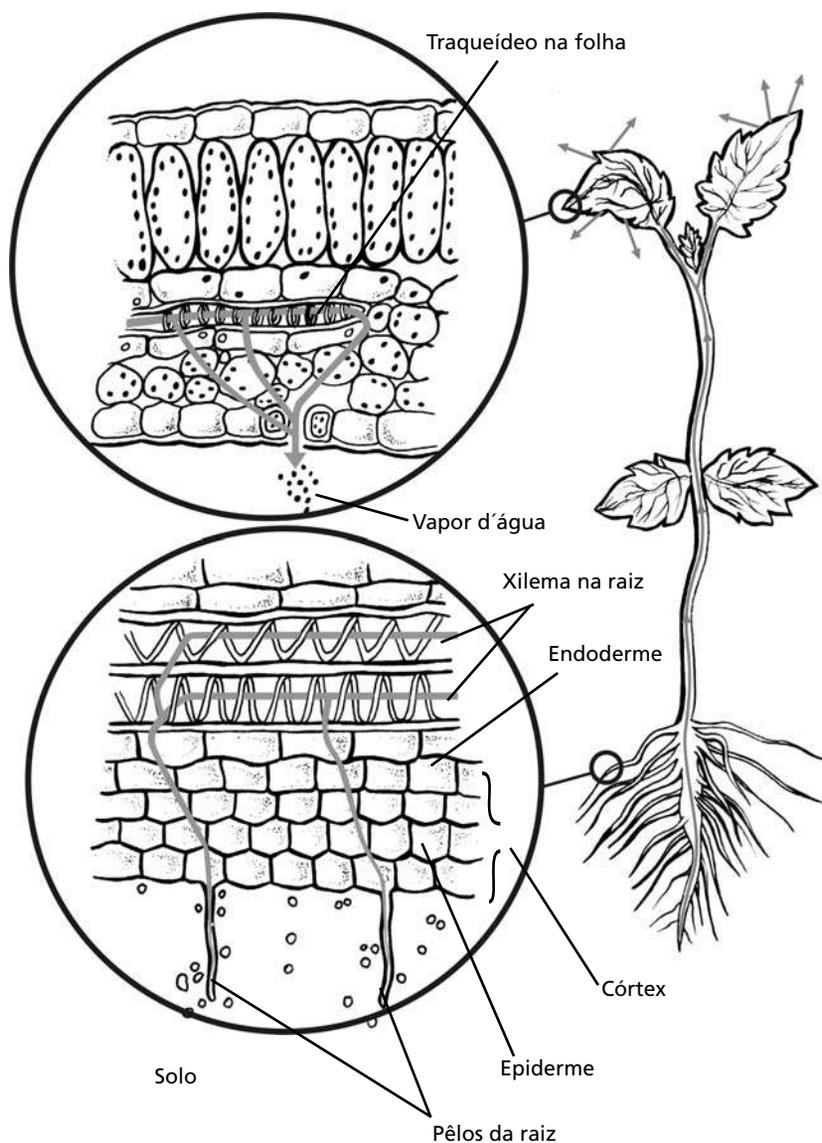


Figura 29.4: Percurso da água através da planta, desde a raiz até as folhas. As setas indicam esse percurso através dos tecidos vegetais.



Lembre-se: as plantas não possuem qualquer órgão bombeador. Todo o movimento de fluidos do solo para a planta e no interior desta ocorre por difusão ou por fluxo de massa, em resposta a uma diferença de potencial hídrico.

CAVITAÇÃO

A despeito das forças de adesão e coesão, a coluna d'água no interior do xilema está sob forte tensão e, por isso, é um pouco instável. Se a transpiração for muito intensa, o ar atmosférico pode entrar no xilema por uma ferida na planta. Isso fará com que a água entre em estado de vapor naquele ponto, pois o fluxo xilemático está com pressão negativa (tensão) e o ar atmosférico está a 1 atm ao nível do mar. A pequena bolha de ar que entrou se expande, porque o fluxo xilemático já possui moléculas de ar dissolvido (lembre-se de que entre as partículas do solo existe água e ar) (Figura 29.5). Com a expansão da bolha, a coluna d'água se rompe e o seu fluxo é obstruído naquele ducto. A esse fenômeno, chamamos cavitação ou embolismo (Figura 29.6).

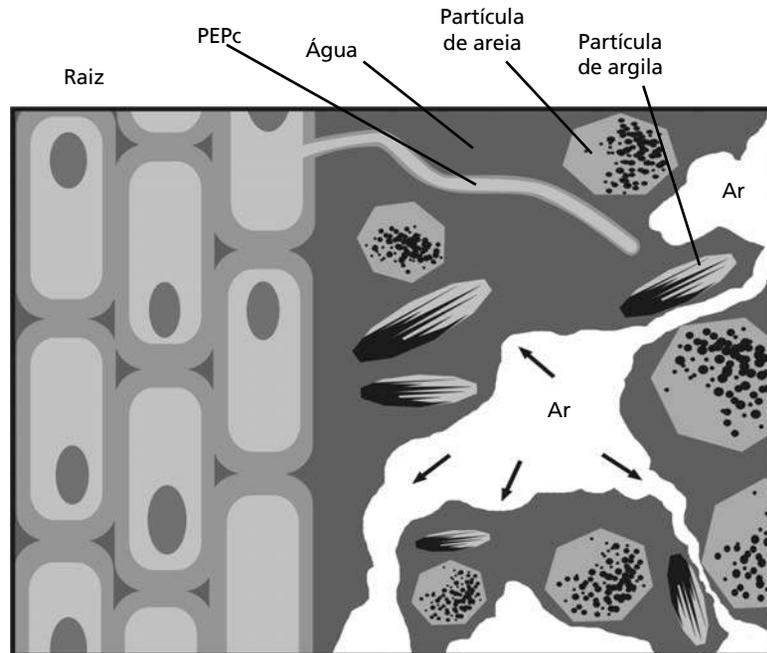


Figura 29.5: Esquema de uma porção de solo, evidenciando a presença de água e ar entre as partículas de matéria orgânica e argila. Os pêlos radiculares fazem contato íntimo com as partículas do solo e ampliam consideravelmente a superfície de contato da planta com ele, garantindo absorção de água e nutrientes.

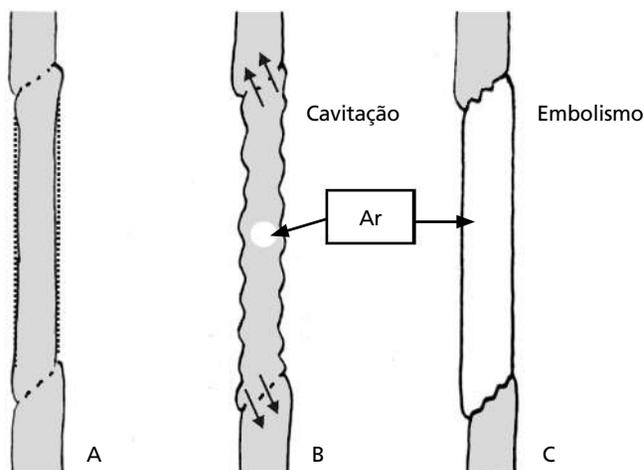


Figura 29.6: Representação gráfica de cavitação seguida de embolismo nos vasos xilêmicos. Sobre forte tensão formada durante os períodos de muita transpiração, as paredes dos vasos se contraem (A); a seguir, uma bolha de vapor d’água pode se formar, por um ferimento na superfície da planta, e o vaso vibra a ponto de produzir um pequeno “click” e a coluna de água se retrai (B); o ar dissolvido no fluxo de água e nutrientes se expande numa bolha maior e a coluna d’água fica interrompida naquele ponto (C).

Em geral, o embolismo fica confinado a um único vaso ou traqueídeo, graças às pontoações que conectam células adjacentes membranosas, formadas pela lamela média mais os restos da parede primária. Essa membrana, em função de tensão superficial, impede que a bolha se espalhe e inutilize outros trechos do xilema. As pontoações areoladas, características das Gimnospermas, permitem uma proteção ainda mais eficiente, por apresentarem membranas mais especializadas, com um espessamento central denominado toro (Figura 29.7).

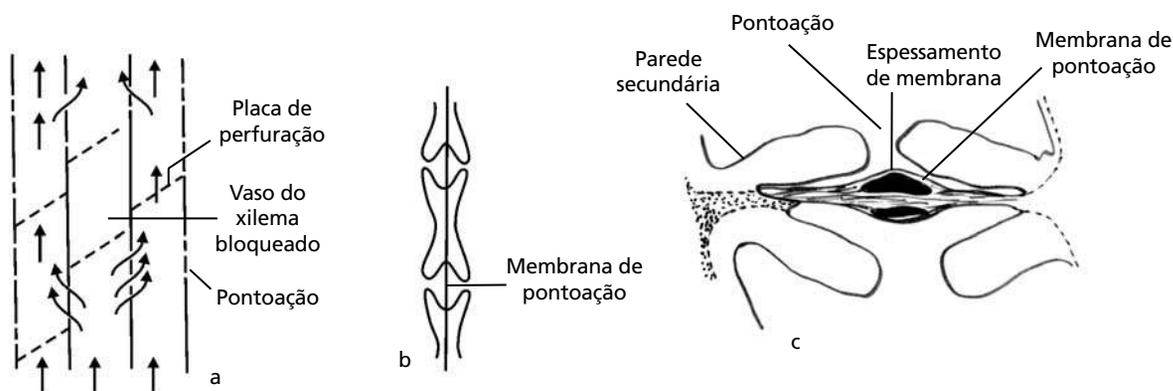


Figura 29.7: Representação do percurso da coluna d’água através das pontoações, de forma a contornar um vaso bloqueado por embolismo (a); pontoações simples (b) e as pontoações encontradas nas Gimnospermas, mostrando o toro.

As possíveis causas de cavitação são:

- Estresse hídrico associado a altas taxas de transpiração.
- Congelamento durante invernos rigorosos.
- Fungos patogênicos.

O MOVIMENTO DA ÁGUA DA FOLHA PARA O AR

O fluxo de água (transpiração) é determinado pela diferença de concentração de vapor d'água dentro e fora da folha e pela resistência à difusão desse vapor pelo orifício estomático (Figura 29.8). As células que delimitam a cavidade subestomática são túrgidas e perdem água constantemente para os espaços intercelulares, e, assim, o ar no interior da folha tem umidade relativa de 100%. Portanto, a folha perde água para a atmosfera, exceto quando está chovendo, pois nesse momento a planta e a atmosfera têm umidade relativa igual. Em geral, enquanto a superfície foliar está molhada, os estômatos permanecem fechados, pois a difusão de CO_2 em água é baixa, conforme a Lei de Henry, da difusão de gases em água.

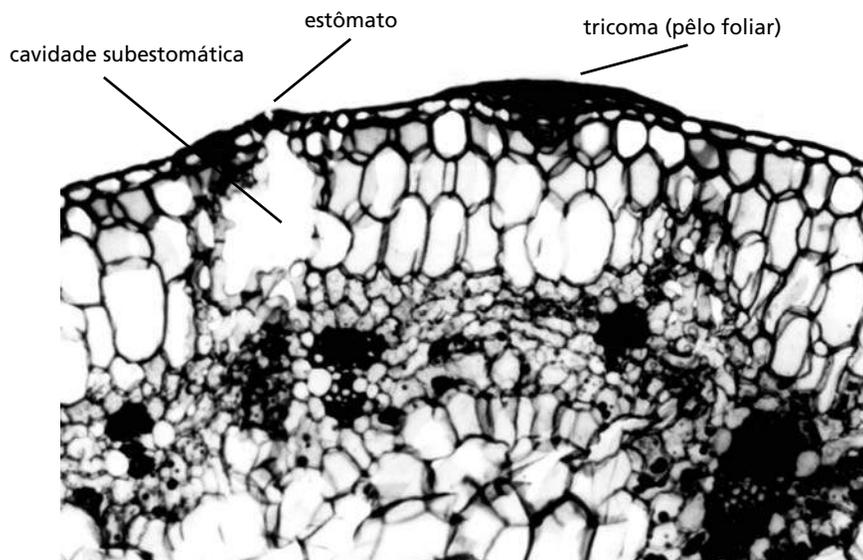


Figura 29.8: Corte transversal de uma folha de *Vriesea geniculata* (Bromeliaceae). Observe como os estômatos abertos expõem a cavidade subestomática.

A resistência à difusão do vapor d'água pelo orifício estomático ocorre em função de quão aberto se encontra o estômato; se estiver quase fechado, a resistência será alta, e se estiver totalmente aberto, a resistência será mínima.

• Por que uma roupa no varal seca mais rápido num dia de sol e com vento?

Porque num dia de sol, a umidade relativa do ar é mais baixa; ou seja, em um dia quente a massa de ar pode conter mais moléculas de vapor d'água que em um dia mais frio, logo, um número maior de moléculas de água pode passar da roupa para o ar. Aliado a isso, em um dia com vento é pouco espessa a chamada camada limítrofe, isto é, aquela camada de ar saturado sobre uma superfície que esteja perdendo água. O vento reduz o acúmulo de moléculas de água próximo à superfície da folha. Ambos os fatores determinam uma maior diferença de potencial hídrico entre a roupa e o ar do que num dia frio e sem vento.

A ocorrência de estômatos em criptas constitui uma estratégia importante em ambientes áridos (depressões na epiderme foliar). Outra estratégia relevante é a capacidade de os estômatos se fecharem rapidamente quando a perda d'água estiver muito intensa (veja a seguir).

O PAPEL DO ESTÔMATO

Nas Aulas 27 e 28, você estudou a estrutura dos estômatos e já deve saber que eles desempenham papel fundamental na captação de CO_2 e no controle da perda d'água. Ou seja, é através do movimento de abertura e fechamento estomático que a planta regula a quantidade de água que perderá por transpiração e, conseqüentemente, quanta água com nutrientes será absorvida por ela. É também a planta que controla a taxa fotossintética em resposta à disponibilidade de luz e a outros fatores ambientais.

Você concorda que estômatos muito abertos permitem a saída de mais vapor d'água do que os que se encontram menos abertos? Como qualquer orifício, o estômato oferece uma certa resistência à saída das moléculas de água. O valor dessa resistência, que depende do grau de abertura estomática, reflete a dificuldade de a água sair por eles. Como condutância é matematicamente o inverso de resistência, convencionou-se

Para lembrar: o que determina a taxa de evaporação é o déficit de pressão de vapor do ar, determinado, principalmente, pela umidade relativa do ar e pelo grau de abertura estomática.

Alta **CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA** → alta taxa de transpiração e de fotossíntese.

Baixa **CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA** → baixa taxa de transpiração e de fotossíntese.

que o grau de abertura estomática seja expresso como **CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA**. Assim, quanto maior for essa condutância, maior será a difusão de gases, como vapor d'água e CO_2 .

Muitas plantas costumam apresentar a chamada “depressão do meio-dia”, que se caracteriza pela diminuição da transpiração por volta desse horário. Tal diminuição é feita através do fechamento total ou parcial dos estômatos. Embora esse horário seja o pico de disponibilidade de luz, a planta restringe a captação de CO_2 , pois a taxa de perda d'água por CO_2 absorvido seria demasiado alta. Como consequência, a planta enfrenta o estresse do excesso de luz que incide sobre as folhas (fotoinibição), já que a fase escura da fotossíntese está interrompida pela falta de CO_2 . E para lidar com esse estresse, as plantas dispõem de diferentes mecanismos que diminuem a incidência de raios solares sobre as moléculas de clorofila do Complexo Antena. Por exemplo:

- enrolamento e/ou murchamento das folhas;
- sombreamento dos cloroplastos através do movimento citoplasmático;
- absorção de parte da luz incidente pelos carotenóides em lugar da clorofila;
- eficiente mecanismo de reparo das proteínas do Complexo Antena.

Além da “depressão do meio-dia”, as plantas também restringem a condutância estomática nos períodos de seca, reduzindo, assim, a perda d'água e mantendo-se vivas. Com isso, acabam diminuindo a absorção de nutrientes, já que diminuem a taxa fotossintética e a quantidade de água que vai entrar na planta. Isso se dá porque menos CO_2 difunde para o interior da folha.

Vamos ver agora como as plantas abrem e fecham os estômatos.

O MOVIMENTO ESTOMÁTICO

O movimento de abertura e fechamento estomático é resultado de grandes alterações de volume das células estomáticas (ou células-guarda). Quando uma grande quantidade de água entra nessas células, elas se dilatam, porém, não de maneira uniforme, pois as paredes voltadas para a cavidade estomática são mais espessas. À medida que as células vão se avolumando, essas paredes espessas impedem que elas inchem ali; assim, as duas células estomáticas afastam-se mutuamente, surgindo entre elas uma fenda voltada para o interior da folha, isto é, para a cavidade subestomática.

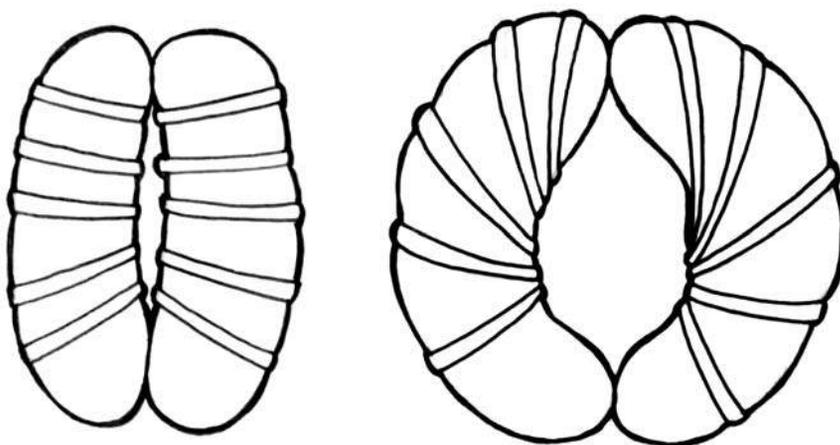
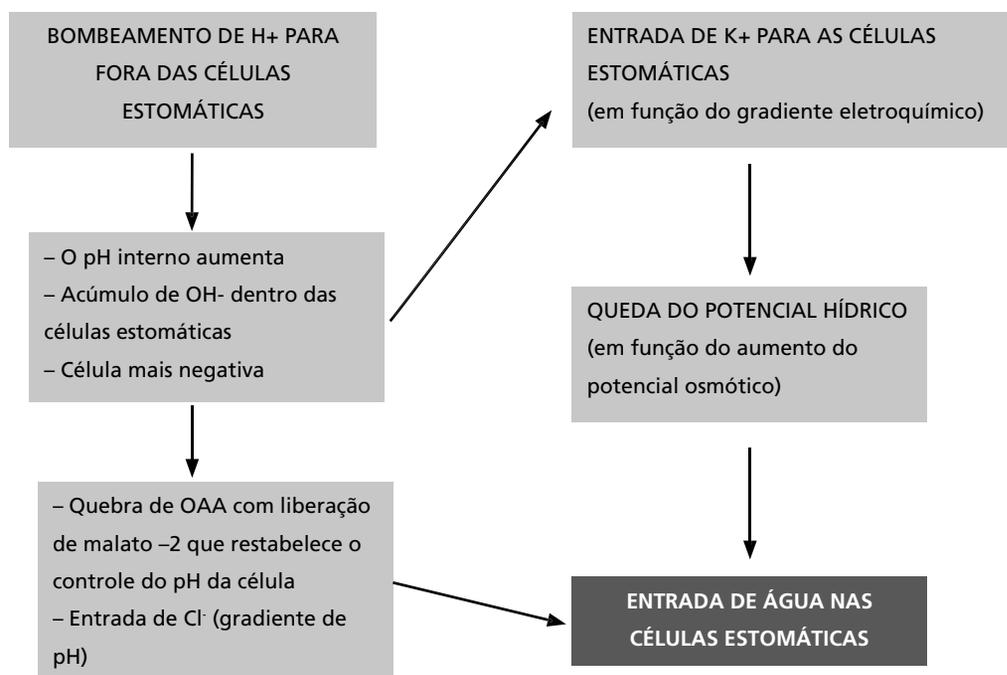


Figura 29.9: Experimento com balões de ar, mostrando de que forma uma parede mais espessa de um lado pode produzir uma fenda, à medida que os balões incham.



Veremos agora como ocorre a entrada de água nessas células para que os estômatos se abram e a forma como eles permanecem abertos.

As diferentes variáveis ambientais, como luminosidade, umidade do solo, temperatura foliar e estado hídrico da planta influenciam o processo de abertura estomática. Enquanto algumas variáveis sinalizam para que os estômatos se abram (Ex.: luz e baixa concentração de CO_2 no interior da folha), simultaneamente, outras variáveis também podem sinalizar para que eles se fechem, como, por exemplo, o alto déficit de pressão de vapor no ar ou o baixo potencial hídrico foliar. A planta capta tais sinais através de receptores específicos na membrana das células. Alguns deles nós já conhecemos, como é o caso de receptores para luz azul; outros, ainda estamos pesquisando, como o suposto receptor para percepção da concentração interna de CO_2 . Entretanto, embora ainda não saibamos exatamente como as plantas são capazes de perceber os diversos aspectos do ambiente em que vivem, sabemos, contudo, que elas captam tais alterações em seu habitat.

Mais adiante, veremos, em detalhes, alguns dos principais fatores ambientais que modulam o movimento estomático. Primeiramente, estudaremos o processo de abertura propriamente dito.

Abertura estomática

O bombeamento ativo (ou seja, com gasto de energia) de prótons para fora das células estomáticas, através das bombas de prótons da membrana plasmática, inicia-se, em geral, na alvorada, em resposta ao aumento de luminosidade. Esses prótons (H^+) são provenientes da quebra da água, assim como as hidroxilas (OH^-) que permanecem na célula. À medida que os prótons saem, duas mudanças ocorrem dentro das células estomáticas:

- 1) elas se tornam mais negativas, formando um gradiente de cargas elétricas;

- 2) o pH aumenta, formando gradiente de próton.

Em resposta a esse gradiente eletroquímico gerado, cátions – principalmente K^+ – entram passivamente, através de canais seletivos, nas membranas das células estomáticas. Trata-se do mesmo mecanismo quimiosmótico da absorção de cátions pelas raízes (veja Aula 22). Com isso, o conteúdo de solutos nessas células aumenta drasticamente, o que

determina o aumento da pressão osmótica (p) e, conseqüentemente, a queda do potencial hídrico (Ψ) das células estomáticas. Em vista disso, a água entra, tornando as células túrgidas, isto é, cheias de água e completamente expandidas. Este é o fim do primeiro estágio de abertura estomática.

Recapitulando: os prótons (H^+) derivados da quebra da água saem das células, deixando para trás hidroxilas (OH^-). Ocorre então a queda do pH externo e o potencial de membrana aumenta, tornando-se mais negativo dentro da célula. Assim, acontece o influxo de K^+ , e, em seguida, a água entra nas células e os estômatos se abrem.

Essa situação, entretanto, não deve permanecer por muito tempo, pois a alteração de pH constitui uma situação muito instável, visto que o pH intracelular é estritamente controlado para que ocorram as diversas reações químicas. A hidroxila, portanto, não serve, como o ânion, para contrabalançar o influxo de K^+ ao longo de todo o dia.

É preciso, pois que entre em ação uma outra forma de manter a turgidez das células estomáticas. No segundo estágio de abertura dos estômatos, outros íons passam a fazer parte do processo: com o aumento do pH, a enzima PEPC é ativada (veja via bioquímica C_4 na Aula 30) e, da mesma forma que nas plantas CAM e C_4 , o CO_2 é assimilado, produzindo ácido oxaloacético que é reduzido a ácido málico. Como o pH da célula é relativamente alto, o ácido málico se ioniza permanecendo no citoplasma como malato⁻². Esse composto faz o balanço iônico com K^+ e é, também, fonte de H^+ para que a bomba de próton permaneça ativa. Dessa forma, o gradiente eletroquímico, que mantém a entrada passiva de K^+ , agora pode ser mantido pelo malato⁻². Através de canais seletivos (simporte), há, ainda, a entrada de Cl^- , para auxiliar nesse balanço de cargas elétricas e de pH. Em plantas halófitas (que vivem em solos salinos), o íon Na^+ contribui significativamente nesse balanço.

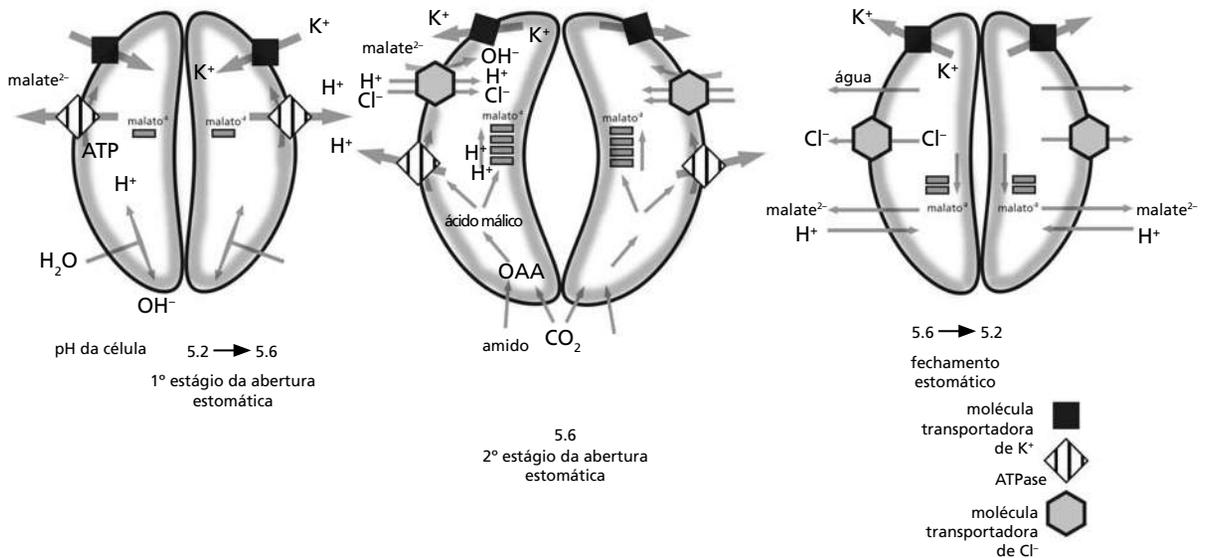


Figura 29.10: Esquema do movimento estomático em dois estágios.

Fechamento estomático

O fechamento estomático ocorre quando a bomba de próton é “desligada”. K⁺ e Cl⁻ (ou K⁺ e Na⁺, no caso de halófitas) movem-se passivamente para fora das células estomáticas, o gradiente eletroquímico se desfaz e a água sai dessas células. Durante o fechamento, foi observado o aumento de tais íons nas células epidérmicas em torno dos estômatos, o que vem a confirmar essa hipótese de mecanismo de fechamento.

A pergunta crucial é: o que regula a abertura e o fechamento estomático?

Para respondermos a essa pergunta, devemos considerar as seguintes funções primordiais dos estômatos:

- Facilitar a entrada de CO₂ para suprir a demanda fotossintética.
- Controlar a saída d’água de tal forma que o perigo de dessecação ou embolismo dos tecidos seja minimizado.

– Modular o fluxo transpiratório como forma de diminuir a temperatura foliar, de obter nutrientes do solo e de abastecer os vasos do floema com água para manutenção do fluxo floemático por toda planta.

Vamos agora discutir os principais fatores de controle ambiental.

CO₂ INTERCELULAR

Os estômatos respondem à concentração de CO₂ no interior da folha. Num experimento no qual se isolou a epiderme foliar, os estômatos assim separados do restante da folha, deixaram de responder a variações de concentração de CO₂. Isso se deu porque os estômatos ficaram isolados das células do mesófilo que são o local de consumo do CO₂ pela fotossíntese. Nos experimentos onde se manipulou a concentração interna de CO₂, através de microsseringas, observou-se que todas as plantas testadas foram capazes de responder a essas variações.



Qual a importância para as plantas saberem quanto CO₂ há no interior da folha?

Você há de convir que se há pouco CO₂ internamente, é porque ele foi consumido pela fotossíntese, pois só essa reação é capaz de assimilar essa molécula. Logo, para a planta, a concentração de CO₂ no interior da folha é uma indicação da sua taxa fotossintética.

Você pode estar se perguntando: mas em quais situações na natureza se observa esse fato? Quando está amanhecendo, os estômatos encontram-se ainda fechados e a enzima RUBISCO começa a ser ativada. À medida que isso acontece, inicia-se a assimilação do CO₂ que já estava no interior da folha, proveniente da respiração celular. Conforme for caindo a concentração de CO₂, os estômatos vão se abrindo e mais dessas moléculas entram na folha. Portanto, uma das maneiras de os estômatos se abrirem está no aumento de incidência de luz solar, já que é ela que desencadeia a diminuição de CO₂ interno pela fotossíntese.

Por outro lado, se por algum motivo, como falta de luz ou de nutrientes, a planta não estiver metabolizando todo o CO₂ que entrou na folha, não adianta deixar os estômatos abertos, pois o CO₂ vai parar de difundir-se, embora a água continue sendo perdida para a atmosfera. Isso porque não havendo diferença entre a concentração interna (folha) e externa (atmosfera) de CO₂, não ocorre difusão desse elemento.

IRRADIAÇÃO

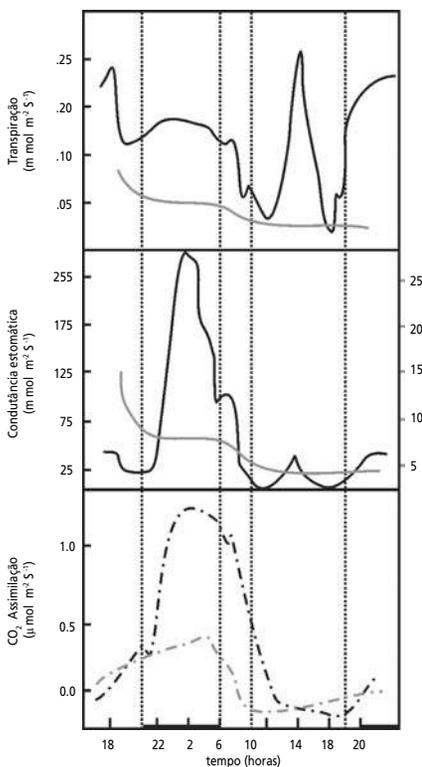
Diversos experimentos demonstraram que os estômatos de várias espécies respondem diretamente à luz, mesmo se a epiderme estiver isolada. Posteriormente, observou-se ser o comprimento da onda na faixa do azul, o que, na realidade, provoca o movimento estomático. Mas de que forma isso ocorre e qual sua importância? A resposta estomática à luz azul é semelhante a outros fenômenos que ocorrem nas plantas, também desencadeados pela luz azul, como o fototropismo e o alongamento do hipocótilo. Trata-se de processos mediados por receptores de membrana. Por outro lado, a resposta dos estômatos à redução interna de CO_2 , desencadeada pela luz nas primeiras horas da manhã – descrita no item anterior – envolve, provavelmente, a síntese fotossintética de ATP nos cloroplastos das células estomáticas.

UMIDADE RELATIVA DO AR

A umidade relativa do ar é um fator determinante para a taxa de transpiração da folha. Como você sabe, quanto menor for essa umidade, maior será o déficit hídrico da atmosfera, e, portanto, maior será a perda de água numa dada abertura estomática.

Algumas espécies apresentam forte resposta ao aumento do déficit hídrico da atmosfera, fechando rapidamente (em questão de minutos) os estômatos. Já outras, que evoluíram num ambiente com alta disponibilidade de água, tendem a responder mais lentamente ao aumento desse déficit.

O Gráfico 29.1 mostra a resposta estomática em *Tillandsia stricta*, uma bromélia atmosférica CAM. Essa espécie vive sobre fios, árvores e muros, e, portanto, seu sistema radicular, normalmente, não exerce função de absorção. Assim, a planta depende da absorção foliar para obter água e nutrientes. Conseqüentemente, *T. stricta* responde dramaticamente ao aumento do déficit hídrico da atmosfera. Compare a condutância estomática nos Gráficos



A e B durante a noite. Observe que ela cai mais de 10 vezes quando aumentamos o déficit hídrico, através da redução da umidade relativa do ar de 90 para 50%. Tal diminuição, no entanto, causou apenas um declínio em torno de 50% da taxa de transpiração. Isso porque, com um acentuado déficit hídrico da atmosfera, ainda que seja mínima a abertura estomática, a evaporação ainda é bastante significativa.

ÁGUA NO SOLO (Ψ_{SOLO}) E POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR (Ψ_{FOLIAR})

A baixa disponibilidade de água no solo (baixo Ψ_{SOLO}) afeta o potencial hídrico foliar e tende a causar restrições à função dos estômatos. Nessas condições, a água é perdida pela superfície foliar numa taxa muito maior que sua entrada pelas raízes e, portanto, Ψ_{Foliar} tende a diminuir (captação de água < transpiração \rightarrow queda Ψ_{Foliar}). Assim, para evitar o embolismo, em função do aumento da tensão da coluna de água no interior dos vasos xilemáticos, a planta reduz a taxa de transpiração. Com isso, Ψ_{Foliar} tende a aumentar um pouco. Além de Ψ_{Foliar} diminuir à medida que Ψ_{Solo} é reduzido, isso não constitui o único fator que explica o grau de restrição estomática encontrado em muitas espécies, em resposta à falta de água no solo. Aparentemente, a redução de Ψ_{Raiz} desempenha um importante papel na sinalização para que ocorra restrição estomática; no entanto, não fica muito claro de que forma isso ocorre.

Numa folha, a informação de que os estômatos devem se fechar de imediato é dada pelo inibidor de crescimento, que é o ácido abscísico (ABA). O ABA parece ter efeito cumulativo, pois quando Ψ_{folha} cai, é acionada a síntese de ABA nas células do mesófilo e este fica armazenado, principalmente nos cloroplastos, numa concentração que ainda não promove o fechamento estomático. Se a folha é reidratada, a síntese cessa, como pode ocorrer durante um curto período de déficit hídrico da planta. À medida que o ciclo desse déficit e de reidratação se repetem, a concentração de ABA vai aumentando, de forma que, num dado momento, essa concentração pode promover o fechamento estomático, em menos de 10 minutos.

A restrição estomática, como forma de diminuir a condutância, entretanto, não constitui a única maneira existente para reduzir a taxa de transpiração total da planta, em resposta ao declínio da disponibilidade de água no solo. Muitas espécies promovem a queda foliar, principalmente nos países de clima temperado. Algumas espécies amazônicas que estão sofrendo com períodos de seca pouco usuais, durante fenômenos climáticos de aquecimento global, como o El Niño, vem perdendo folhas, e reduzindo a cobertura das copas das árvores. Isso aumenta gravemente o risco de fogo, em razão da grande quantidade de folhas secas no chão da mata.

INFLUÊNCIA DE DIFERENTES VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Como acabamos de ver, simultaneamente, algumas variáveis ambientais indicam que a planta deve abrir os estômatos, enquanto outras indicam o contrário. Por exemplo, luz solar sinaliza abertura estomática, enquanto alto déficit de pressão de vapor d'água na atmosfera indica fechamento.

Num outro exemplo, podemos mostrar a diferença de resposta entre plantas métricas e xéricas (como você verá na Aula 30). Se retirarmos uma folha de *Tillandsia stricta* ou de *Neoregelia cruenta* (ambas bromélias) e uma de plantas como falso boldo (do gênero *Coleus*) ou arruda (do gênero *Ruta*), verificamos que as folhas de bromélias vão demorar dias para murchar, enquanto as das outras murcharão em poucas horas. Ou seja, evolutivamente, *T. stricta* se desenvolveu sob a pressão seletiva de pouca disponibilidade de água (xéricas), enquanto *Ruta* e *Coleus* caracterizam-se como plantas métricas (veja Aula 30).



Pergunta-se: qual variável é mais importante?

Na verdade, em relação ao controle do movimento estomático, não há uma hierarquia geral entre as variáveis ambientais. O que ocorre é um balanço constante entre todas as variáveis, e dependendo da espécie e das condições ambientais num determinado momento, uma variável pode ser mais determinante que outra (Figura 29.11). Por exemplo, uma determinada planta pode fechar os estômatos se a incidência de luz for insuficiente para realizar a fotossíntese, mesmo que haja muita disponibilidade de água. Já uma outra planta, nessas mesmas condições, pode permanecer com estômatos abertos, caso sua capacidade de captar luz seja mais eficiente que a primeira espécie. Essas diferenças nas respostas dependem tanto das condições ambientais, quanto das diferenças entre as espécies, como plantas de sol e sombra.

Num outro exemplo, podemos mostrar a diferença de resposta entre plantas métricas e xéricas (como você verá na Aula 30). Se retirarmos uma folha de *Tillandsia stricta* ou de *Neoregelia cruenta* (ambas bromélias) e uma de plantas como falso boldo (do gênero *Coleus*) ou arruda (do gênero *Ruta*), verificamos que as folhas de bromélias vão demorar dias para murchar, enquanto as das outras murcharão em poucas horas. Ou seja, evolutivamente, *T. stricta* se desenvolveu sob a pressão seletiva de pouca disponibilidade de água (xéricas), enquanto *Ruta* e *Coleus* caracterizam-se como plantas métricas (veja Aula 30).

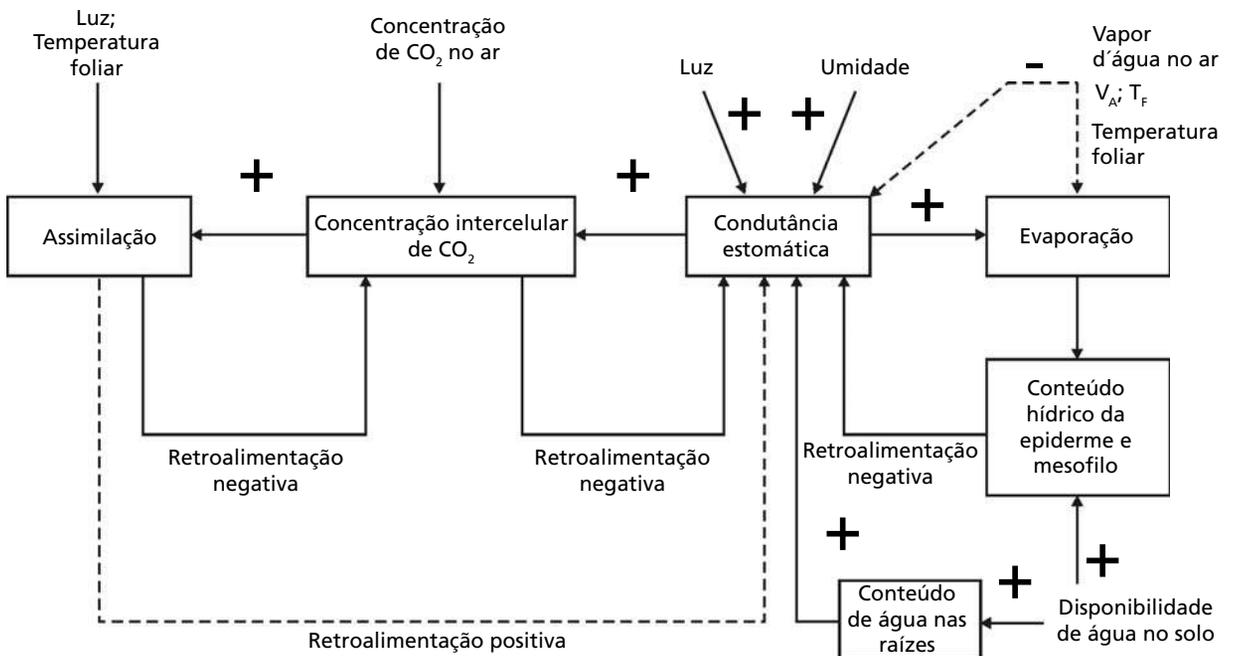


Figura 29.11: Representação esquemática da influência de variáveis externas e internas sobre a condutância estomática. T_F: temperatura foliar.

O MOVIMENTO DA ÁGUA ATRAVÉS DE TODA PLANTA

Para completarmos o entendimento sobre o percurso da água do solo à atmosfera passando pela planta, devemos observar cuidadosamente a **Figura 29.4** e identificar as várias características anatômicas e fisiológicas que permitem que a água seja absorvida do solo pelas raízes, percorra os vasos xilemáticos, chegue às cavidades subestomáticas e saia em forma de vapor pelos estômatos. É fundamental não esquecer que esse movimento de ascensão da água ocorre pelo gradiente de potencial hídrico estabelecido pela transpiração. Vale lembrar também, que é graças às propriedades da água (coesão e tensão) e ao pequeno diâmetro dos feixes do xilema que o fluxo transpiratório se mantém. E mais: cabe à planta o controle da taxa de transpiração através do movimento estomático, o qual é regulado e mediado por diferentes, e às vezes antagônicos, estímulos ambientais.

Por último, é importante saber que o controle da transpiração influencia e é influenciado pela taxa fotossintética; tudo o que fizermos à atmosfera, tanto em termos de mudanças climáticas como de poluição, tem impacto sobre os seres fotossintetizantes. Tais mudanças, no entanto, são potencialmente devastadoras para a manutenção da vida na Terra como a conhecemos. Se continuarmos com os altos níveis de poluição e queima de combustíveis fósseis, entre outras consequências, a quantidade de partículas no ar aumentará dramaticamente. Com isso haverá fortes mudanças no regime de chuvas e na temperatura global. Daí ser muito perigoso continuar jogando com a nossa sorte e com a do Planeta.

RESUMO

Nesta aula, estudamos o papel desempenhado pela transpiração das plantas no controle da temperatura foliar e na obtenção de água e nutrientes a partir do solo. Foi analisado, em detalhes, o movimento dos estômatos de abertura, através da entrada de água nas células estomáticas e de seu fechamento, por meio da perda de turgência. Vimos, ainda, as variáveis que mais influenciam o fluxo de transpiração e de que forma elas atuam.

ATIVIDADES

1. Definir transpiração.
2. Especifique os papéis desempenhados pela transpiração?
3. Indique a seqüência de eventos que precedem a abertura dos estômatos.
4. O que é cavitação?
5. Quais as principais variáveis que influenciam a transpiração?
6. De que forma uma planta pode reduzir a taxa de transpiração?
7. Se você tivesse que fazer uma previsão, diria que uma folha de sol, nas primeiras horas da manhã, está transpirando?

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, estudaremos as diversas adaptações foliares que ocorreram ao longo da história evolutiva das plantas terrestres e que permitiram a elas habitar ambientes tão diversos como os que se conhecem atualmente. As adaptações ocorrem em nível morfológico, anatômico ou fisiológico. Veremos, ainda, de que forma as folhas desempenham outros papéis, além da fotossíntese e do controle da transpiração, como: proteção, sustentação, absorção, reserva e reprodução.

Adaptação das folhas

AULA

30

objetivos

Ao final da leitura desta aula, você deverá ser capaz de:

- Identificar e compreender as diferenças morfológicas e anatômicas das folhas, em resposta às variações ambientais.
- Compreender a importância das vias fotossintéticas, CAM e C_4 , para a sobrevivência vegetal.
- Conhecer as diversas funções que a folha pode desempenhar em uma planta.

Pré-requisitos

Para obter um melhor resultado com esta aula, você deverá

conhecer os conceitos de adaptação, aclimatação, plasticidade; rever a bioquímica da via metabólica C_4 , metabolismo CAM, metabolismo C_4

INTRODUÇÃO

Na Aula 27, você estudou a folha e sua constituição. Nesta aula veremos as variações que as folhas sofreram ao longo da evolução, o que permitiu às plantas ocupar ambientes tão diferentes como um rio e um deserto. Vamos, então, penetrar nesse mundo fantástico das adaptações foliares.

TIPOS DE FOLHAS

Tipicamente, a folha é o órgão da fotossíntese e da transpiração. Suas células são ricas em cloroplastos e apresentam uma estrutura anatômica apropriada que otimiza a absorção da luz solar. Assim, uma folha típica é um órgão plano, alargado e verde.

Os ambientes, porém, não são iguais, e as folhas apresentam inúmeras adaptações ao meio em que vivem. Além disso, elas desempenham outras importantes funções nas plantas e por isso sofreram modificações, tornando difícil muitas vezes seu reconhecimento como folhas. Vamos conhecer agora um pouco da variação que existe no órgão folha.

Você já viu que, para realizar fotossíntese, as folhas captam radiação solar e CO_2 . Viu ainda que, para que ocorra a difusão de CO_2 para o interior das folhas, elas abrem os estômatos para receber esse gás. O CO_2 , pois, se difunde pelas células até chegar aos cloroplastos, onde é incorporado quimicamente pela RUBISCO na forma trioses. Essas moléculas são, então, convertidas em glicose e sacarose no citoplasma. Porém, inevitavelmente, a água sai pelos estômatos, em forma de vapor, pois a cavidade subestomática tem umidade de 100%. Quando há muita água disponível no solo, isso não é problema. Entretanto, nem sempre é assim e folhas de várias espécies precisam lidar com as dificuldades que o meio ambiente lhes impõem.

Dependendo do habitat, as plantas podem ser divididas em mesófitas (mésicas), xerófitas (xéricas) e hidrófitas.

MESÓFITAS: plantas que vivem em ambiente com muita água disponível, e que otimizam a fotossíntese à custa da perda d'água. São as folhas típicas que você estudou na Aula 27.

XERÓFITAS: plantas que vivem em ambiente seco, onde a principal estratégia é minimizar a perda d'água, enquanto realizam a fotossíntese. Portanto, são plantas que sofrem com o estresse hídrico.

HIDRÓFITAS: plantas que vivem em ambiente aquático, onde o problema não é a falta d'água e sim a de oxigênio para as raízes; ou seja, são plantas que sofrem anoxia.

Com base nas características dessa classificação de tipos foliares, imagine como deve ser o formato das folhas, os tecidos que as constituem em termos de espessura e diferenciação celular, e as características dos estômatos, antes de dar prosseguimento à leitura da aula. Você pode se surpreender com o que é possível prever de uma planta, a partir do ambiente em que ela vive. Dessa forma você estará aguçando sua capacidade de olhar as plantas à sua volta.

Mesófitas

Como já foi observado anteriormente, as folhas **mesófitas** apresentam caracteres gerais, já comentados em detalhes na Aula 27. A folha é dorsiventral, isto é, possui parênquima clorofiliano diferenciado em paliádico e esponjoso e, em geral, apresenta estômatos apenas na superfície abaxial (epiderme inferior).

Xerófitas

As adaptações evolutivas das plantas aos diferentes ambientes, especialmente no que diz respeito à disponibilidade de água, podem assemelhar morfológicamente espécies de taxas distantes. Um caráter predominante em folhas de xerófitas, por exemplo, é a redução da razão volume/superfície externa, daí suas folhas serem pequenas e compactadas. Em geral, a redução da superfície externa em relação ao volume é acompanhada por mudanças na estrutura interna da folha, tais como:

- redução no tamanho das células;
- aumento no espessamento das paredes celulares;
- cutícula mais espessa;
- maior densidade do sistema vascular;
- maior densidade de estômatos;
- parênquima paliádico em quantidade maior que o esponjoso;
- tecido de reserva de água.

O sistema vascular bem desenvolvido das xerófitas possui, às vezes, grande quantidade de esclerênquima, tanto na forma de esclereídes quanto na de fibroesclereídes. Os estômatos ficam freqüentemente protegidos da exposição direta à atmosfera, através de diferentes mecanismos:

- eles podem ocorrer em depressões (sulcos) da epiderme;
- a folha pode ter a capacidade de se enrolar, reduzindo a superfície exposta;
- a folha pode possuir a forma cilíndrica.



Figura 30.1: Cacto com flor.

Em algumas Ciperáceas xerófitas e Dioscoreáceas, a folha, ao se enrolar, expõe os estômatos que estão situados em sulcos na superfície abaxial. É comum também a presença de estômatos nas duas superfícies, uma vez que eles apresentam mecanismos de controle de abertura e fechamento altamente eficientes, otimizando a captação de CO_2 em períodos favoráveis. Algumas xerófitas, como espécies de Bromeliáceas e Crassuláceas, são suculentas (abundante reserva de água) e possuem a epiderme coberta por tricomas (pêlos foliares). O parênquima aquífero dessas espécies consiste, usualmente, de células de paredes finas.

Hidrófitas

As hidrófitas também contêm uma série de caracteres que as distinguem de plantas de outros tipos de ambiente. Como exemplo, podemos citar a redução dos tecidos de sustentação e dos tecidos vasculares, principalmente o xilema, além da presença de grandes espaços intercelulares.

Nas folhas submersas, a epiderme toma parte na absorção de nutrientes, possuindo delgadas parede celular e cutícula. Na epiderme abaxial de algumas espécies dessas folhas ocorrem hidropótios, isto é, estruturas secretoras que absorvem e eliminam sais.

– Folhas submersas: são altamente divididas e bastante finas (o mesófilo é reduzido a poucas camadas de células); os estômatos podem estar ausentes e, usualmente, não há diferenciação entre parênquima paliádico e esponjoso.

– Folhas flutuantes: a lâmina foliar é, em geral, inteira e mais espessa, com estômatos restritos à superfície de cima (adaxial). Uma característica marcante é a grande quantidade de espaços entre as células do mesófilo. Esses espaços são atravessados, muitas vezes, por diafragmas (tabiques) de uma ou duas camadas de células contendo cloroplasto. Algumas espécies podem, ainda, crescer tanto na água como na terra e apresentar diferentes formas. São denominadas anfíbias.

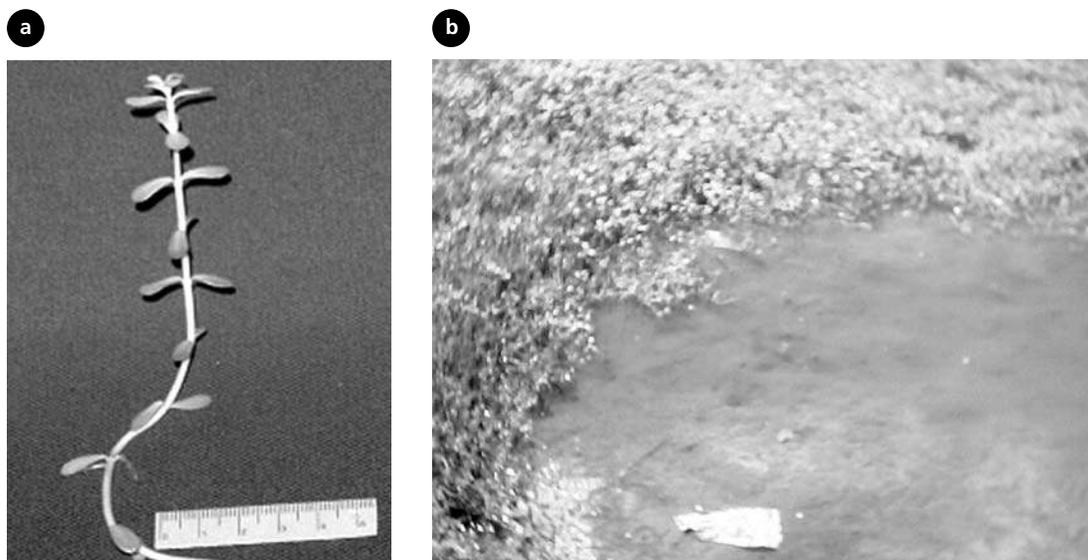


Figura 30.2: (a) *Bacopa monnieri* (Scrophulariaceae) e (b) região alagada na restinga de Cabo Frio, RJ, onde é encontrada circundando um laguinho.

Você se lembra de que anteriormente, antes de dar prosseguimento à leitura, lhe foi solicitado imaginar quais seriam as características de cada tipo foliar? Pois bem, veja o caso dos estômatos: em xerófitas, eles estão protegidos em sulcos da epiderme ou sob tricomas, e isso é fundamental para a sobrevivência sob estresse hídrico. Já as hidrófitas flutuantes, em geral, não têm estômatos na face abaxial, o que também faz muito sentido, pois é a face adaxial que fica em contato com o ar.

As xerófitas possuem, em geral, um denso sistema vascular, enquanto nas hidrófitas ele é reduzido.

PLASTICIDADE: FOLHAS DE SOL E DE SOMBRA

Algumas espécies podem viver em diversos tipos de ambientes, enquanto outras se adaptam a certas características de um determinado habitat e só nele conseguem sobreviverem. O **grau de plasticidade** de uma planta é o que permite que ela habite vários ambientes distintos, ou sobreviva num mesmo local após uma grande mudança, como, por exemplo, um desmatamento. Assim, diferenças anatômicas e fisiológicas entre folhas podem ocorrer numa mesma espécie e até num mesmo indivíduo. Vale lembrar as chamadas folhas de sol e folhas de sombra, que, em geral, possuem características distintas, relacionadas ao fato de estarem expostas a muita ou pouca luz solar, respectivamente.

As folhas de sol são menores, mais espessas e possuem menos clorofila que as folhas de sombra, que se desenvolvem sob baixa intensidade luminosa. A maior espessura das de sol é devida, principalmente, ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico. Além disso, seu sistema vascular é mais desenvolvido, as paredes das células epidérmicas são mais espessas e a razão entre a área superficial interna do mesófilo e a área da lâmina foliar é muito maior nas folhas de sol do que nas folhas de sombra. Um dos efeitos dessas diferenças é que, embora as folhas de sombra consigam realizar fotossíntese sob baixa intensidade luminosa (pois têm mais clorofila e, portanto, absorvem energia solar de maneira mais eficiente), elas não são adaptadas à alta luminosidade e, conseqüentemente, possuem taxas fotossintetizantes máximas, consideravelmente menores sob essas condições (veja a seguir).

Devido à grande variação da intensidade de luz nas diferentes partes da copa de uma árvore, formas extremas de folhas de sol e de sombra podem ser encontradas; essas variações nos tipos de folhas também ocorrem em plantas arbustivas e herbáceas.

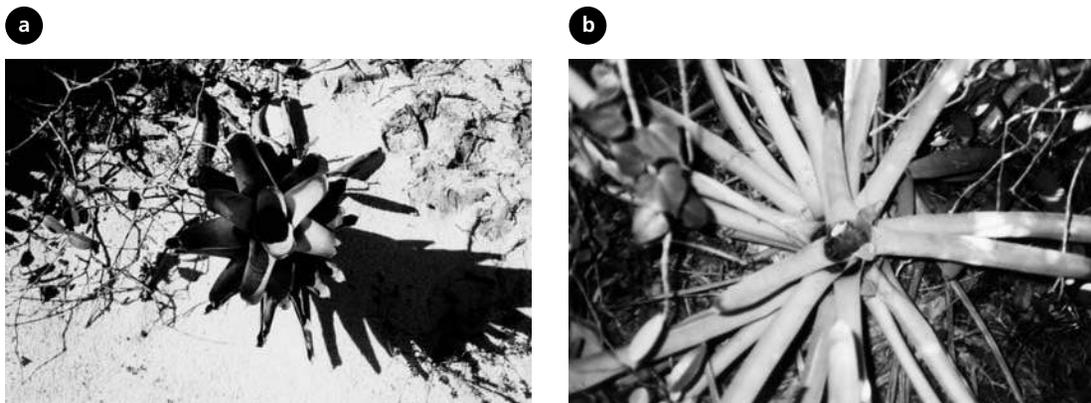


Figura 30.3: *Neoregelia cruenta* na restinga de Barra de Maricá, RJ, no sol (a) e na sombra (b).

CURVA DE RESPOSTA À LUZ: SOMBRA X SOL

Como já dissemos, folhas de sombra e de sol possuem também diferenças fisiológicas, entre as quais encontram-se suas características fotossintéticas. Observe o gráfico de resposta à luz (Gráfico 30.1): nele vemos que o ponto de compensação e o ponto de saturação da fotossíntese são mais baixos nas folhas de sombra, ou seja, ambos ocorrem sob menor intensidade de luz. Como você explicaria esse fato?

Como as folhas de sombra possuem mais clorofila, é necessário menos luz para equiparar a taxa fotossintética à taxa respiratória (ponto de compensação mais baixo); e, por outro lado, a folha alcança taxa fotossintética máxima em menor intensidade luminosa, sendo ela bem inferior à necessária para as plantas de sol. Você se lembra do conceito de taxa fotossintética máxima, estudado na Aula 28? Trata-se da limitação da fotossíntese por um fator interno ou externo; no caso do **Gráfico 30.1**, a fotossíntese foi limitada pela disponibilidade de CO_2 .

Mas o que ocorre com o excesso de luz que chega à planta, quando ela já alcançou o ponto de saturação da fotossíntese?

Já vimos, na Aula 28, que esse excesso de luz é, na realidade, um problema com o qual a planta precisa lidar, pois, diferentemente dos animais, elas não podem simplesmente buscar um local sombreado. O excesso de luz lhes causa fotoinibição. Novamente, como vimos em tantas outras situações abordadas neste livro, a seleção natural foi mantendo as mutações aleatórias vantajosas que ocorreram nas plantas e elas, por sua vez, foram sendo capazes de habitar um número crescente de ambientes. Para lidar com o excesso de luz, as folhas são capazes de se enrolar, os cloroplastos são capazes de se auto-sombream e mais pigmentos acessórios são sintetizados (carotenóides) para protegerem a planta.

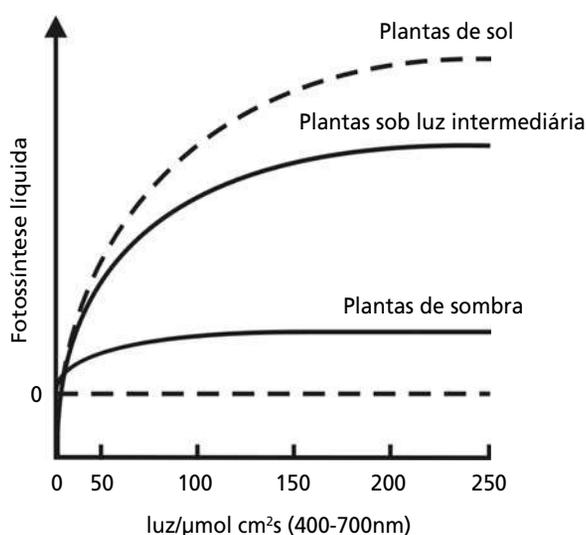


Gráfico 30.1: Taxa de captura de CO_2 em resposta à luz em plantas de sol, intermediárias e de sombra.

IMPORTÂNCIA DA ECONOMIA DE ÁGUA

Em situações extremas de falta d'água, como na caatinga brasileira ou no deserto, uma reserva de água na planta, assim como a diminuição da perda d'água, são estratégias fundamentais para sobrevivência. Exemplos comuns são os cactos e as bromélias (**Figura 30.4**). Algumas folhas cumprem o papel de reservatório, armazenando água em grandes vacúolos celulares, as chamadas folhas suculentas, ou pela sobreposição da bainha foliar, nas bromélias-tanque. Por outro lado, os estômatos protegidos em depressões da epiderme, juntamente com pêlos e espinhos na superfície foliar, ajudam a diminuir a evaporação. Além dessas características anatômicas e morfológicas, as plantas possuem mecanismos fisiológicos para diminuir ainda mais a perda d'água, conforme veremos a seguir.



Figura 30.4: Bromélias e cactos em meio à vegetação de restinga.

PLANTAS CAM

Relembramos a você que nas folhas, quando os estômatos se abrem para permitir que o CO_2 se difunda para seu interior, o vapor d'água acaba saindo. Portanto, ao longo da evolução das espécies de vegetais de ambientes áridos, dentre as várias mudanças anatômicas ou fisiológicas que foram surgindo, as que acarretavam economia de água acabaram se fixando nos genomas desses organismos. Uma delas é o Metabolismo Ácido das Crassuláceas ou CAM (sigla do termo em inglês, *Crassulacean Acid Metabolism*).

A maior característica das plantas CAM está no fato de elas abrirem os estômatos durante a noite, quando a temperatura do ar é mais baixa e, portanto, sua umidade relativa é mais alta. Isso ocorre porque elas possuem a enzima PEPC (fosfoenolpiruvato carboxilase) do tipo CAM, que fica ativa nesse período: à medida que vai escurecendo, a PEPC entra em atividade e capta o CO_2 que está nos espaços

intercelulares da folha, proveniente da respiração. Isso, por sua vez, faz decair a pressão parcial de CO_2 nesses espaços, indicando à folha que os estômatos devem se abrir. Quando tal ocorre, há a difusão de mais CO_2 para o interior da folha, que também é captado pela PEPC. Para captar o CO_2 , essa enzima facilita sua reação com o fosfoenolpiruvato para formar oxaloacetato, que em seguida é transformado em malato. Esse composto é, então, armazenado temporariamente nos vacúolos, até a manhã seguinte, ou seja, é o decréscimo de CO_2 no interior da folha que promove a abertura dos estômatos durante a noite.

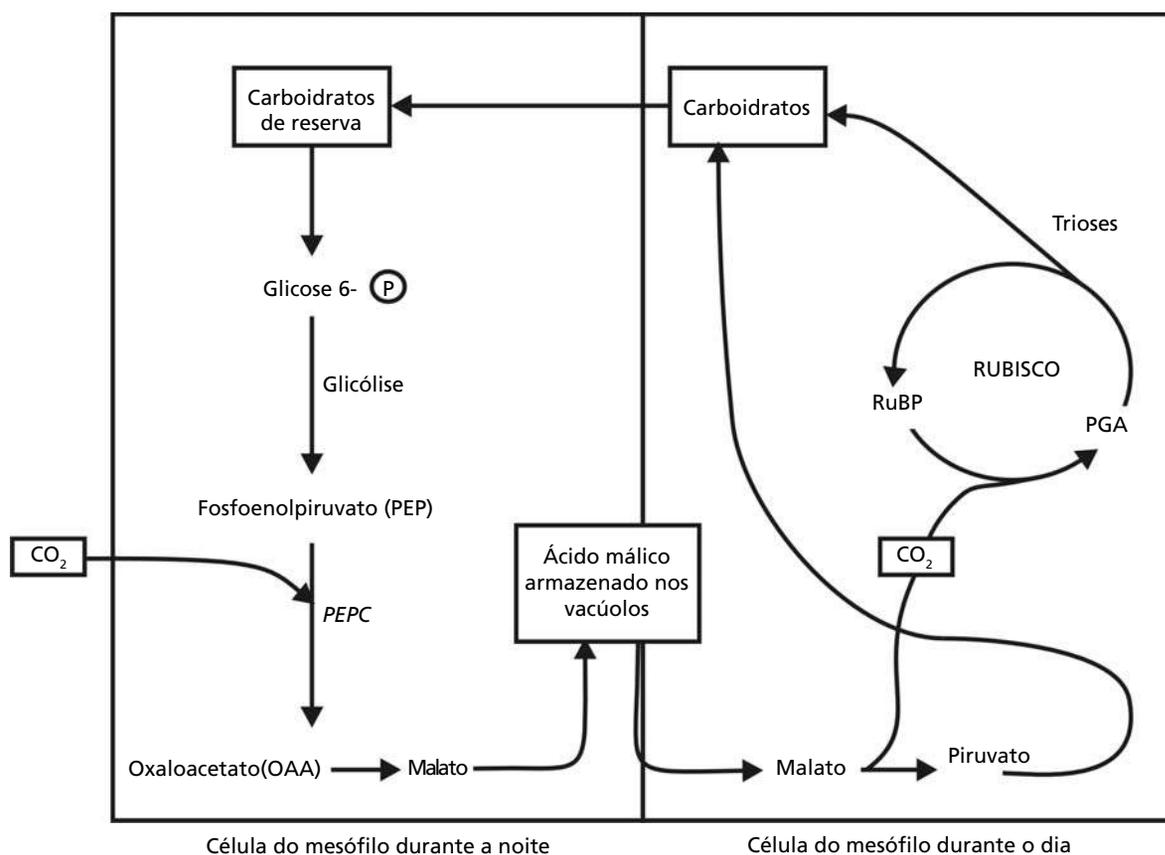


Figura 30.5: Esquema do ciclo CAM de dia e de noite.

Ao amanhecer, as plantas CAM absorvem radiação solar como qualquer outra, mas ao invés de abrirem os estômatos como as demais, elas fecham! Vamos entender melhor: no início da manhã, o malato começa a sair do vacúolo e é quebrado, liberando o CO_2 no interior da folha. Recordam-se da aula anterior, quando discutimos as diferentes variáveis ambientais que controlam o movimento estomático? Pois bem, apesar de o aumento de incidência luminosa sobre as folhas indicar que os estômatos devem se abrir, o acréscimo de CO_2 no interior delas, proveniente da quebra do malato, indica à planta que os estômatos devem se fechar. O CO_2 é, então, fixado pela enzima RUBISCO (que só está ativa durante o dia), através do Ciclo de Calvin-Benson, como qualquer outra planta. Lembre-se: somente através desse ciclo é possível fixar o CO_2 em compostos orgânicos.

Em outras palavras: os estômatos das plantas CAM, apesar de terem a capacidade de se abrir durante a noite, funcionam como os de quaisquer outras plantas, sendo mais sensíveis a uma ou outra variável ambiental. Dessa maneira, as plantas CAM, por não precisarem abrir os estômatos durante o dia para realizar a fotossíntese (em função da alta pressão parcial interna de CO_2 , gerada com a quebra do malato), elas economizam água e mantêm seu crescimento.

Agora você deve estar se perguntando: por que todas as plantas não fazem esse tipo de metabolismo para economizar água? Bem, não se esqueça de que nem em todos os locais nem em todas as estações do ano a disponibilidade de água é baixa. Logo, nem sempre é necessário restringir a transpiração, pois é justamente com ela que as plantas conseguem absorver, para o próprio crescimento, os nutrientes necessários que se encontram em solução no solo. Uma forte restrição da transpiração somente é essencial em certas condições; em outras, mecanismos menos drásticos são suficientes. Por exemplo, os estômatos podem se fechar por algumas horas, em torno do meio-dia, que é o horário de maior evaporação. As plantas podem, ainda, enrolar suas folhas ou deixá-las caídas e murchas para diminuir a incidência dos raios solares. É importante lembrar, também, que a planta CAM precisa de um estoque permanente de PEP (o qual é obtido quebrando o amido) para reagir com CO_2 durante a noite. Assim, essas cadeias carbônicas (amido) precisam ser mantidas como reservas diárias para o metabolismo noturno de captação de CO_2 e, portanto, não podem ser utilizadas para o crescimento da planta. Existe, ainda, o limite de armazenamento de malato no vacúolo,

que requer muito espaço celular, além de uma eficiente manutenção do potencial osmótico no interior da célula. Ou seja, o metabolismo CAM é dispendioso para a planta e muitas vezes limita seu crescimento. E, é claro, nem todas as mutações ocorrem em todas as espécies; lembre-se de que elas são aleatórias!

PLANTAS C₄

Além das plantas CAM, existe uma outra variação do metabolismo fotossintético que diminui a perda d'água: o metabolismo C₄. Vamos começar esclarecendo o porquê desse nome. O primeiro composto formado no Ciclo de Calvin-Benson é uma molécula de três carbonos (ácido fosfoglicérico – PGA), enquanto no Ciclo C₄ o primeiro é uma molécula de quatro carbonos (ácido oxaloacético). Daí termos plantas C₃ e C₄, respectivamente!

Agora vejamos como as plantas C₄ economizam água. O CO₂, ao difundir-se para o interior da folha, durante o dia, não é imediatamente captado pela enzima RUBISCO, como nas plantas C₃, e sim pela PEPC (como ocorre nas plantas CAM). Nas plantas C₄, a PEPC está nas células do mesófilo e a RUBISCO encontra-se nas da bainha do feixe vascular, que fica no interior da folha (localize esses dois tecidos na **Figura 30.7**). A enzima PEPC tem maior afinidade pelo CO₂ e nenhuma pelo oxigênio (veja fotorrespiração). Por isso, o CO₂ é capturado mais rapidamente pela PEPC, diminuindo o tempo que os estômatos necessitam estar abertos para a captação de uma dada quantidade de CO₂. Como nas plantas CAM, o CO₂ é armazenado no malato. Este se difunde pelo mesófilo até as células da bainha. Tanto a captação do CO₂ pela PEPC quanto a difusão do malato até as células da bainha se dão durante o dia e nunca durante a noite. Nas células da bainha o malato é quebrado, o CO₂ liberado e, então, fixado pela enzima RUBISCO através do Ciclo de Calvin-Benson, como qualquer outra planta C₃ ou CAM. Como no microambiente da bainha há pouco O₂, a enzima RUBISCO praticamente reage apenas com o CO₂, aumentando sua eficiência fotossintética (e reduzindo a níveis praticamente nulos a fotorrespiração). Gramíneas invasoras muitas vezes apresentam o metabolismo C₄, que é uma vantagem adaptativa para colo-nizar rapidamente um ambiente degradado.

Portanto, lembre-se, apesar de as plantas poderem ser classificadas em três categorias quanto ao tipo de fotossíntese (C₃, C₄ e CAM), só existem duas vias bioquímicas, a via C₃ (Ciclo de Calvin), que está presente em todas as plantas, e a via C₄ (via do PEP), que ocorre nas plantas C₄ e CAM.

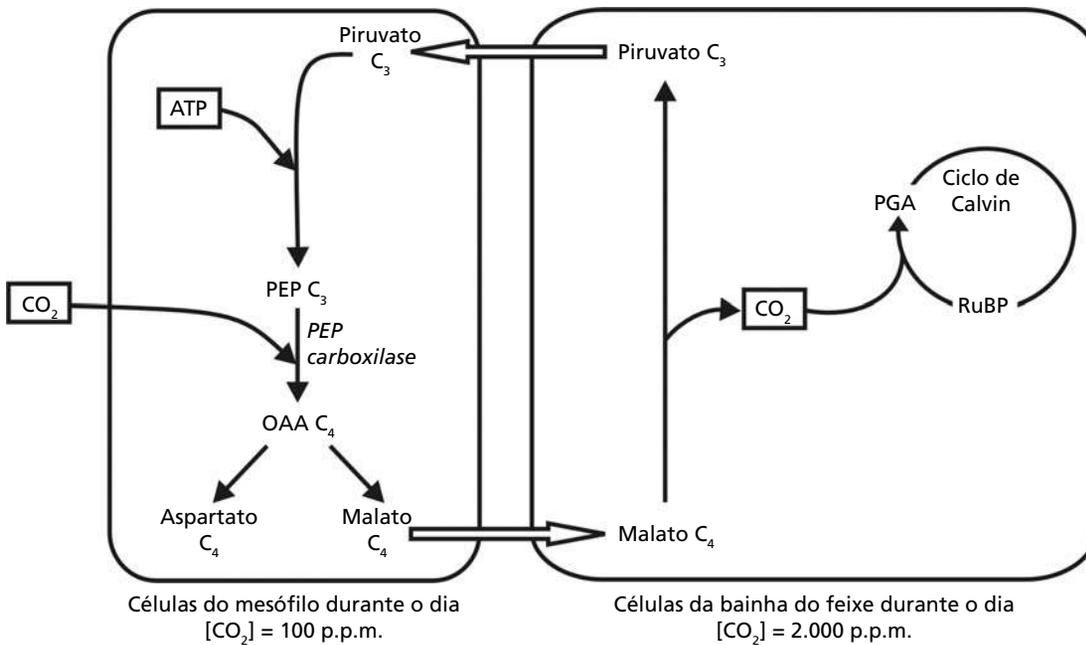


Figura 30.6: Esquema do Ciclo C_4 nas células do mesófilo e da bainha foliar.

CAM X C_4

Você deve ter observado a semelhança entre os metabolismos CAM e C_4 , não é? Na verdade, trata-se da mesma **via bioquímica**. A diferença é que, nas plantas CAM, o malato é armazenado durante a noite e liberado no interior da folha no decorrer do dia; já nas plantas C_4 , ele é transportado para a região mais interna da folha e logo é quebrado para que libere o CO_2 . Assim, uma das diferenças mais óbvias entre as plantas CAM e C_4 está no fato de, nas primeiras, o ciclo de captação (pela PEP) e fixação (pela RUBISCO) ocorrer entre o dia e a noite: portanto, há uma variação temporal; nas plantas C_4 , isso acontece entre as células da superfície (mesófilo) e as do interior (bainha) da folha; ou seja, ocorre uma variação espacial (veja, a seguir, o item Folhas C_3 x C_4 : estrutura anatômica das folhas das gramíneas).

Tanto o metabolismo CAM quanto o C_4 diminuem a perda d'água, mas no metabolismo CAM essa diminuição é muito mais significativa!

Outra maneira de reduzir a perda d'água encontra-se nas plantas decíduas. Elas perdem as folhas durante o período de menor disponibilidade de água, e assim reduzem a transpiração. As plantas decíduas tanto podem habitar ambientes de verão árido como também podem viver em climas muito frios.

A árvore popular conhecida como amendoeira é muito usada no paisagismo urbano do nosso estado, é uma espécie exótica e decídua.

E por que em um inverno muito frio existe pouca água disponível?

Porque a água está congelada, não podendo por isso ser absorvida pelas raízes.

Podemos também encontrar plantas decíduas em ambientes sujeitos à inundação natural, como é o caso das florestas de igapó e várzea, na Amazônia.

CURVA DE RESPOSTA À LUZ: C_3 X C_4

Vamos agora comparar a taxa fotossintética líquida de plantas C_3 e C_4 . Observe, no **Gráfico 30.2a**, que na planta C_3 desse exemplo a saturação da fotossíntese máxima ocorre em torno de $350\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Em outras palavras: valores de incidência luminosa acima disso (eixo x) não produzem aumento da fotossíntese (eixo y). Desse modo, parece ser o suprimento de CO_2 que limita a fotossíntese na planta C_3 , embora não o faça na C_4 .

Que experimentos poderíamos fazer para determinar qual ou quais seriam esses fatores?

Ora, se colocarmos plantas sob alta concentração de CO_2 ou baixa de O_2 , poderemos saber se a fotossíntese máxima está limitada pelo CO_2 (lembre-se de que a afinidade da RUBISCO pelo CO_2 e O_2 é relativa, ou seja, ela depende da pressão parcial de um em relação ao outro).

De fato, se você observar o **Gráfico 30.2b**, verá que é exatamente isso o que ocorre. Ao aumentarmos a pressão parcial do CO_2 em relação à de O_2 , verificamos que a fotossíntese máxima em plantas C_3 e C_4 se torna semelhante à intensidade luminosa superior a $350\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Você já deve ter concluído que as plantas C_4 são menos vulneráveis à fotoinibição, já que a captação e fixação de CO_2 acontece nelas de maneira mais eficiente (a RUBISCO praticamente não tem atividade oxidase nas células de bainha). E você tem razão!

Logo, em plantas C_4 praticamente ocorre fotorrespiração e os problemas com fotoinibição também são reduzidos, à medida que a captação de CO_2 atmosférico é mais eficiente.

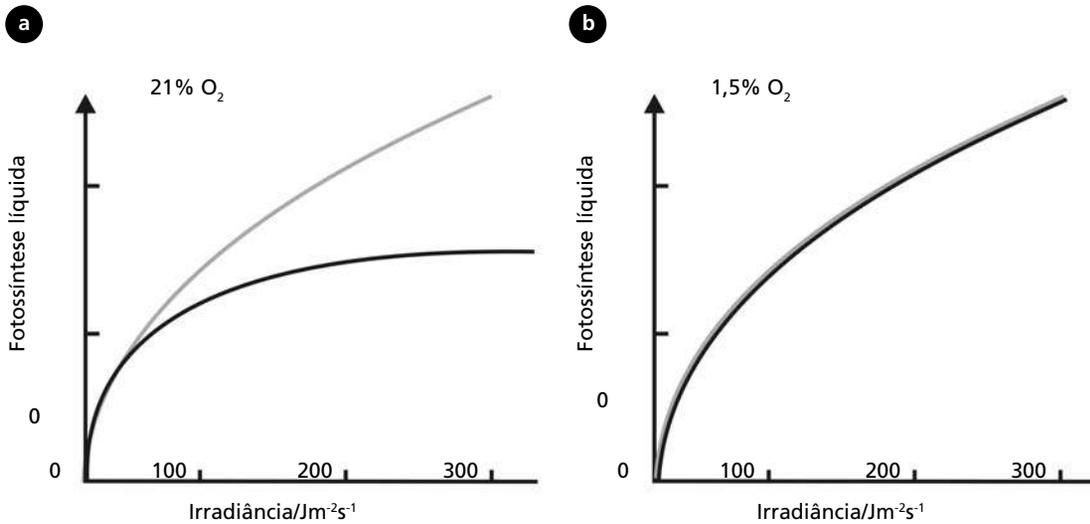


Gráfico 30.2: Taxa de captura de CO₂ por plantas C₃ (preto) e C₄ (cinza) em resposta à luz, em presença de atmosfera natural, com 21% de oxigênio (a) e de atmosfera artificial, com 1,5% de oxigênio (b).

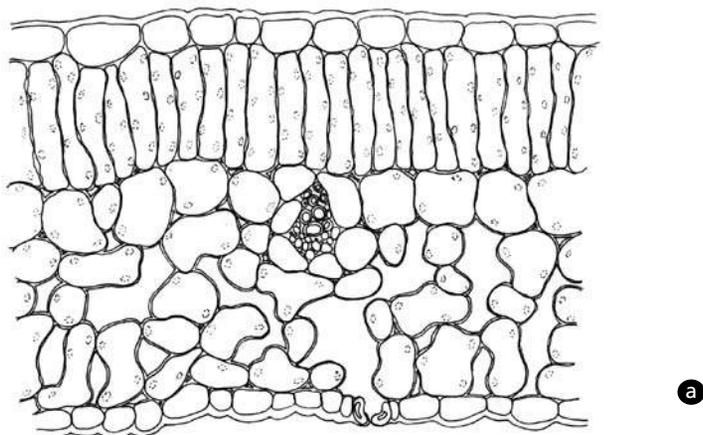
FOLHAS C₃ X C₄: ESTRUTURA ANATÔMICA DAS FOLHAS DAS GRAMÍNEAS

São muitos os estudos dedicados à anatomia comparada de folhas C₃ e C₄. Isso porque essas folhas apresentam características muito diferentes entre si.

Em geral, a bainha do feixe vascular de plantas C₄ é formada por células parenquimáticas relativamente grandes, dispostas de forma compacta, e possuem cloroplastos bem conspícuos. Essas células formam um arranjo tipicamente concêntrico ao redor dos feixes vasculares. Por se assemelhar a uma coroa, esse arranjo de células foi denominado de Anatomia Kranz (*Kranz* = coroa, em alemão). Em várias plantas C₄, os cloroplastos das células da bainha do feixe possuem grana (sistema de membrana tilacóide, onde se realiza o transporte de elétrons da fase clara da fotossíntese) bem desenvolvidos, em comparação aos das células do mesófilo. Além disso, durante a fotossíntese, os cloroplastos das células da bainha do feixe normalmente formam grãos de amido mais longos e numerosos do que os cloroplastos do mesófilo de plantas C₄.

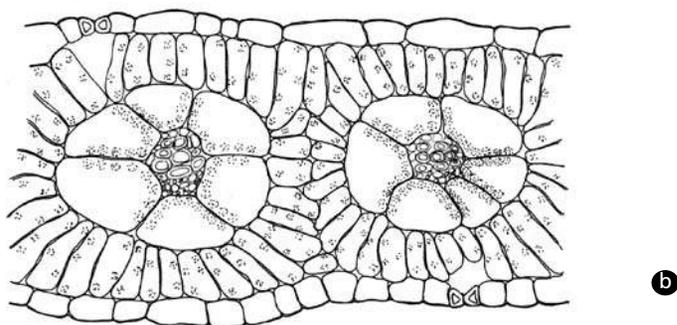
Nas folhas C₃, as células do mesófilo não estão dispostas de forma concêntrica ao redor do feixe vascular. Além disso, a bainha possui células parenquimáticas relativamente pequenas, e seus cloroplastos não apresentam qualquer tipo de dimorfismo.

Outra diferença estrutural entre as células de plantas C_3 e C_4 consiste na distância entre os feixes vasculares. Em seções transversais de folhas C_4 , observa-se a existência de poucas células (apenas 2 a 4) separando a bainha de dois feixes vasculares adjacentes. Em folhas C_3 , a distância entre os feixes vasculares é maior, e é ocupada por 4 a 12 células do mesófilo.



Justicia cydoniifolia (Nees) Lindau

100 μm



Amaranthus viridis

Figura 30.7: Esquema comparativo de corte transversal de folha C_3 (a) e de C_4 (b).

OUTRAS FUNÇÕES DA FOLHA

No início da aula dissemos que as folhas desempenham outras importantes funções nas plantas e que, por isso, elas sofrem modificações tais que muitas vezes se torna difícil reconhecê-las como folhas. Vamos ver algumas dessas modificações.

Como exemplo extremo de modificação, em que a forma externa e a estrutura anatômica da folha sofreram uma transformação tão radical que ela não é mais reconhecida como tal, pode-se citar as folhas aciculadas (em forma de agulha) de *Pinus sp.* (Gimnospermas), conforme visto na Aula 27 – Organização Estrutural da Folha.

As folhas apresentam, ainda, mecanismos especiais de proteção para evitar a perda de água, daí haver plantas com folhas extremamente reduzidas (ex.: casuarina), ou mesmo ausentes (áfilas). Nas plantas áfilas, como os cactos (Figura 30.1), a função fotossintética é assumida pelo pecíolo ou mesmo pelo caule. No primeiro caso, o pecíolo é chamado de **filódio** e é dilatado, achatado, verde e parece-se com uma folha normal, a ponto de dar margem a confusão. Nas plantas áfilas jovens ainda ocorrem folhas normais, mas que desaparecem, dando lugar aos filódios (característicos do gênero *Acacia*). No segundo caso, é o caule que desempenha as funções das folhas (veja cladódio, na aula sobre adaptações caulinares).

Um bom exemplo de adaptação, no que diz respeito à coloração foliar, é o caso do bico-de-papagaio, quando suas folhas vermelhas exercem o papel de atração de insetos polinizadores, substituindo a função das pétalas das flores, que nesse caso são muito pequenas.

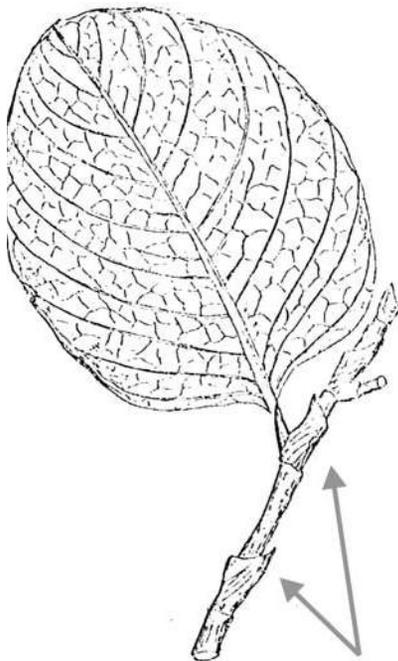


Figura 30.8: Folha de *Cocoloba cereifera* (Polygonaceae), com detalhe da ócrea.

Proteção

As **pétalas** e as **sépalas** das flores são modificações foliares para a proteção dos órgãos reprodutores. A **estípula** (veja na Aula 17, Figura 10) é um apêndice, localizado na base da folha, que protege a gema, e é chamada caduca quando cai logo após o desenvolvimento da gema (veja Aula 4). Em algumas plantas, a concreção das estípulas forma uma espécie de bainha fechada denominada **ócrea** (Figura 30.9); ao contrário da bainha verdadeira, a ócrea parte do ponto de inserção da folha para cima. As **brácteas** são folhas modificadas que protegem os botões florais; como as estípulas, podem ser persistentes ou caducas. Os **espinhos** podem ser folhas modificadas que contribuem para evitar a perda excessiva de água e proteger a planta de predadores.

Sustentação

As gavinhas (Figura 30.9) podem ser formadas por modificações de todo o limbo ou pelo prolongamento do pecíolo; a gavinha é um órgão filiforme que se enrola no substrato e é encontrado em plantas trepadeiras como o chuchu, a uva, o maracujá etc. Veja também a Aula 4.

Absorção

Nas Bromeliáceas, as folhas de **filotaxia rosulada** (roseta) formam, pela sobreposição de suas bases, um “tanque” (Figura 30.3) e armazenam água e nutrientes que são absorvidos pela epiderme; as folhas compartilham assim a função de absorção com as raízes. Nas chamadas **bromélias atmosféricas** (Figura 30.10) não ocorre formação de “tanque” e as folhas absorvem água e nutrientes na forma de aerossol, através dos **tricomas foliares** (Figura 30.11). Você já deve ter visto uma bromélia dessas em fios telefônicos ou em cima de árvores.

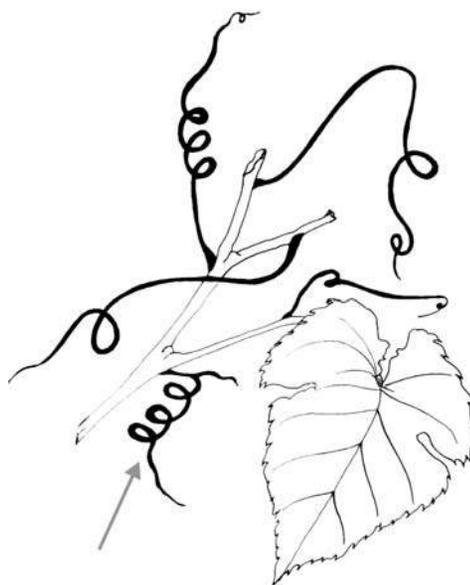


Figura 30.9: Folha de uva, com detalhe da gavinha.



Figura 30.10: *Tillandsia stricta* em floração.

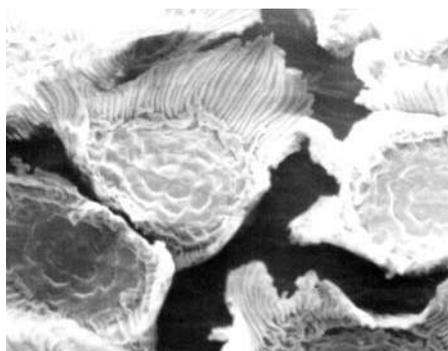


Figura 30.11: Tricomas na face abaxial de uma folha jovem de *Vriesea geniculata* (300x).

As plantas insetívoras exibem folhas modificadas que lhes permitem capturar e digerir pequenos animais. Nos ápices das folhas de Nepenthaceae formam-se órgãos semelhantes a jarros, denominados ascídias. As espécies de Droseraceae possuem pêlos glandulíferos na superfície do limbo. Nas Lentibulariaceae ocorrem órgãos em forma de bolsa, denominados utrículos, que se localizam nas partes submersas da planta.

a



b



Figura 30.12: Plantas insetívoras: dionéia (a) e drósera (b).

Reserva

As folhas crassas, ou suculentas, acumulam substâncias de reserva, principalmente água. Os **catáfilos** dos bulbos são folhas modificadas que também acumulam reservas, conforme já vimos na Aula 4.

Reprodução

Os estames e os carpelos são modificações foliares que constituem o androceu e o gineceu das Angiospermas, assim como as folhas carpelares e as escamas estaminais das Gimnospermas. Nas Pteridófitas, as folhas que servem à reprodução produzindo esporos são denominadas esporófilas ou trofoesporófilas. Veremos a reprodução em detalhes na disciplina Botânica II.

VRIESEA GENICULATA – UMA FOLHA MUITO ESPECIAL

Trata-se de uma bromélia heterófila que habita rochas graníticas, como o Morro da Urca e a Pedra de Itacoatiara, RJ. Essa espécie tem um hábito de vida muito interessante: na fase jovem é uma bromélia atmosférica, como *Tillandsia stricta* (Figura 30.10), mas na fase adulta, *V. geniculata* é uma bromélia-tanque, daí ser classificada como heterófila. Note, na Figura 30.13, que as folhas mais externas (as mais velhas) são do tipo tillandsioide, enquanto as mais novas, que estão nascendo no centro da roseta, são mais largas e finas, como as de bromélias-tanque.



Figura 30.13: *Vriesea geniculata* na transição entre a fase jovem e a fase adulta, sobre a Pedra da Urca.

As mudanças que ocorrem ao longo da vida de *V. geniculata* não são só morfológicas, são também anatômicas. Na Figura 30.14, você pode observar a superfície foliar em duas fases do desenvolvimento da planta. Na fase tillandsioide, a absorção de água e de nutrientes, assim como as trocas gasosas, ocorrem ao longo de toda a folha, pelos tricomas. Por outro lado, na fase adulta, a absorção de água e nutrientes ocorre no trecho da folha coberto de água (tanque), enquanto as trocas gasosas ocorrem em sua parte aérea. Por isso, há perda de tricomas na parte aérea.

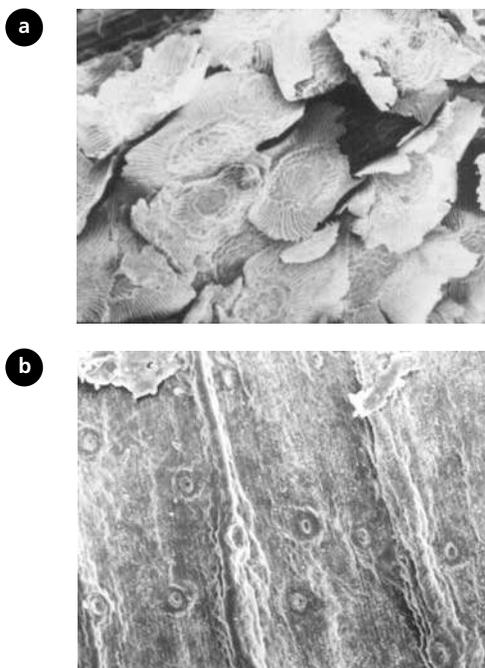


Figura 30.14: Folha jovem 100x (a) e folha adulta de *V. geniculata* 70x (b).

RESUMO

Esta aula tratou das inúmeras adaptações ocorridas nas folhas e que permitiram que as plantas ocupassem os diferentes ambientes conforme são conhecidos atualmente. Mostrou-se que essas adaptações podem ser morfológicas (bromélias-tanque), anatômicas (Anatomia Kranz) ou fisiológicas (metabolismo CAM) e que as folhas servem ainda como órgão de proteção, sustentação, absorção, reserva e reprodução.

ATIVIDADES

1. De que forma as folhas podem ser classificadas quanto à disponibilidade de água no ambiente em que vivem?
2. Liste duas características de cada tipo de folha que as distingam das demais.
3. O que você entende por folhas de sol e de sombra?
4. Explique por que as folhas de sol possuem um ponto de compensação da fotossíntese mais alto que as folhas de sombra.
5. Por que o ponto de saturação da fotossíntese em folhas de sombra é mais baixo?
6. Por que as plantas CAM são capazes de habitar ambientes com deficiência hídrica?
7. Por que plantas C_4 praticamente não apresentam fotorrespiração?
8. Como as folhas C_4 se diferenciam, anatomicamente, das demais plantas (C_3 e CAM)?
9. Liste e exemplifique três outras funções das folhas, além das de captação de CO_2 e de transpiração.
10. O que é uma planta heterófila?

INFORMAÇÃO PARA AS PRÓXIMAS AULAS

Nas próximas duas aulas, vocês desenvolverão várias práticas referentes à morfologia, à anatomia e à fisiologia foliar, que ajudarão na fixação dos conceitos já vistos nas aulas teóricas.

Morfologia externa, interna (anatomia) e transporte de solutos no caule

AULA 31

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Reconhecer os diferentes tipos morfológicos das folhas de Angiospermas.
- Realizar experimentos de Anatomia em folhas de Gimnospermas e Angiospermas.
- Aprender a seguir um protocolo de prática e relatar os resultados observados.

Pré-requisitos

Para que você obtenha um melhor aproveitamento desta aula, deverá rever os conceitos de estrutura externa da folha (Aula 17) e estrutura interna da folha (Aula 27).

PRÁTICA 1

1. Observe as seguintes folhas e classifique-as quanto à constituição, indicando suas respectivas partes:

- 1.1. Comigo-ninguém-pode (*Dieffenbachia picta*).
- 1.2. Hibisco (*Hibiscus sp.*).
- 1.3. Goiabeira (*Psidium guajava*).
- 1.4. Capim-colonião (*Panicum maximum*).
- 1.5. Espada-de-são-jorge (*Sansevieria thyrsiflora*).

2. Observe e classifique, quanto à composição, as plantas a seguir:

- 2.1. Hibisco (*Hibiscus sp.*)
- 2.2. Guizo-de-cascavel (*Crotalaria sp.*).
- 2.3. Unha-de-vaca (*Bauhinia sp.*).
- 2.4. Sombreiro (*Clitoria fairshildiana*).
- 2.5. Cássia (*Senna sp.*).
- 2.6. Espatódea (*Spathodea campanulata*).
- 2.7. Paquirá-aquática (*Pachira sp.*).
- 2.8. Flamboyant (*Delonix regia*).

3. Observe e classifique, quanto à filotaxia, as plantas abaixo:

- 2.1. Unha-de-vaca (*Bauhinia sp.*).
- 2.2. Hibisco (*Hibiscus sp.*).
- 2.3. Cabeludinha (*Eugenia sp.*).
- 2.4. Quaresma (*Tibouchina sp.*).
- 2.5. Espirradeira (*Nerium oleander*).

Obs.: O nome das famílias botânicas dessas plantas encontra-se na tabela final da Aula 17.

Respostas

- 1.1. Completa com limbo, pecíolo e bainha.
- 1.2. Completa, com limbo, pecíolo e estípula.
- 1.3. Peciolada, com limbo e pecíolo.
- 1.4. Invaginante, com limbo e bainha.
- 1.5. Sésil, somente limbo.

- 2.1. Folha simples
- 2.2. Folha composta unifoliolada.
- 2.3. Folha composta bifoliolada.
- 2.4. Folha composta trifoliolada.
- 2.5. Folha composta paripenada.
- 2.6. Folha composta imparipenada.
- 2.7. Folha composta digitada.
- 2.8. Folha bicomposta.

- 3.1. Folha alterna dística.
- 3.2. Folha alterna espiralada.
- 3.3. Folha oposta dística.
- 3.4. Folha oposta cruzada.
- 3.5. Folha verticilada.

PRÁTICA 2

Caracterize e esquematize a lâmina foliar de pinheiro (*Pinus sp.*, *Coniferae*, *Gymnosperma*) e de brilhantina (*Pilea sp.*, *Urticaceae*, *Angiosperma*).

Considerações

Nas Angiospermas Dicotiledôneas, a folha apresenta três sistemas principais de tecidos: o de revestimento, representado pela epiderme; o fundamental, representado pelos tecidos do mesófilo, e o sistema vascular, que consiste nos feixes vasculares que formam as nervuras. As folhas em forma de agulha (aciculadas) do *Pinus sp.* apresentam uma estrutura bastante diferente daquela de uma folha típica. Normalmente, a epiderme consiste em paredes muito espessadas, cutículas bem desenvolvidas, estômatos em cavidades, tecido de sustentação subepidérmico (esclerênquima)

e sistema fundamental, preenchido por um parênquima clorofiliano especial que aumenta a superfície das células por apresentar projeções para o próprio interior das paredes celulares (parênquima plicado).

Procedimentos

- a) Colete uma folha de *Pinus sp.* e uma folha de *Pilea sp.*
- b) Faça cortes pequenos na lâmina foliar e coloque entre dois pedaços de isopor (isso irá auxiliar nos cortes da folha como forma de suporte).
- c) Faça cortes transversais na lâmina foliar com o auxílio de lâmina de barbear.
- d) Com o auxílio de um pincel, coloque os cortes bem finos entre lâmina e lamínula com uma gota de água.
- e) Observe ao microscópio óptico. Identifique os três sistemas de tecidos nas duas lâminas foliares em questão.
- f) Identifique e esquematize as diferenças encontradas entre as duas folhas.

PRÁTICA 3

Compare folhas xeromórficas, mesomórficas e hidromórficas de espécies de Angiospermas. Exemplos de plantas que podem ser usadas nesta aula:

- xerófita: espiroleira (*Nerium oleander*, Apocynaceae)
- mesófita: brilhantina (*Pilea sp.*, Urticaceae)
- hidrófita: ninféia (*Nymphaea sp.*, Nymphaeaceae)

Considerações

Em folhas de várias espécies, encontramos diferentes modificações em relação ao meio ambiente em que vivem. Elas são divididas em três grandes grupos: as xerófilas, plantas que vivem em ambiente seco, onde a principal estratégia é minimizar a perda d'água enquanto realizam a fotossíntese; as mesófitas, plantas que vivem em ambiente com muita água disponível e que otimizam a fotossíntese à custa da perda de água;

as hidrófitas, plantas de ambiente aquático que contêm uma série de caracteres em comum, como a redução dos tecidos vasculares e de sustentação. A epiderme da folha normalmente toma parte na absorção de nutrientes, apresentando paredes celulares e cutícula delgada.

Procedimentos

- Colete uma folha de plantas xerófitas, mesófitas e hidrófitas.
- Faça cortes pequenos na lâmina foliar e coloque entre dois pedaços de isopor (isso irá auxiliar nos cortes das folhas como forma de suporte).
- Faça cortes transversais na lâmina foliar, com o auxílio de uma lâmina de barbear.
- Com o auxílio de um pincel, coloque os cortes bem finos entre lâmina e lamínula com uma gota de água.
- Observe ao microscópio óptico. Identifique, no quadro abaixo, as características encontradas em cada espécie.

Características	Mesomórficas	Xeromórficas	Hidromórficas
Cutícula			
Parede das células epidérmicas			
Esclerênquima			
Lacunacidade do mesófilo			
Mesófilo			
Posição dos estômatos			

Levar o aluno a:

- Observar, através de experimentos, alguns dos fenômenos estudados nas aulas teóricas.
- Aprender a seguir um protocolo de prática e relatar os resultados observados.
- Conhecer experimentos que possam ser utilizados posteriormente junto aos alunos do Ensino Médio.

Pré-requisito

Para alcançar um bom proveito nesta prática, você deverá conhecer bem os conceitos de transpiração, fotossíntese e movimento estomático.

PRÁTICA 1: SUBIDA DE CORANTES

Materiais

- Ramo de maria-sem-vergonha com cerca de 15cm
- Corante (ex.: anilina comestível de cor azul ou vermelha)
- Tubo de ensaio

Procedimentos

- Obter um ramo, de preferência com raiz, de maria-sem-vergonha. Se não for possível obtê-lo com raiz, corte o ramo com uns 30cm de comprimento e depois, já submerso em água, corte-o novamente a uns 10cm acima do primeiro corte e despreze esse pedaço.
- Colocar o ramo no tubo de ensaio com corante, numa altura suficiente para que uns 2cm dele fiquem dentro do corante.
- Observar o ramo após 30 minutos.

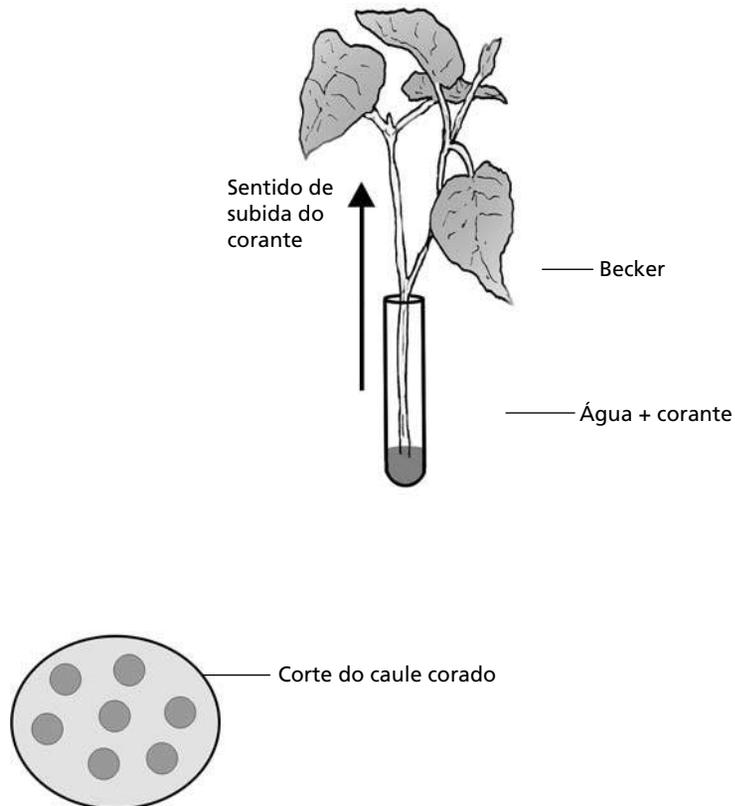


Figura 32.1: Demonstração de transpiração.

PRÁTICA 2: FOTOSÍNTESE EM *ELODEA*

Materiais

- *Elodea*
- Becker de 150ml
- Funil que caiba no Becker
- Tubo de ensaio
- Solução de bicarbonato de sódio a 2%
- Caneta de retroprojektor
- Caixa de papel

Procedimentos

- Colocar a planta no Becker e o funil emborcado por cima.
- Encher tudo com a solução de bicarbonato.
- Encher também o tubo de ensaio e emborcá-lo na ponta do funil.
- Marcar o nível da solução no tubo.
- Deixar metade dos conjuntos ao sol ou sob iluminação artificial e metade debaixo da caixa.
- Observar essa marca por 30 minutos com intervalos de 10 minutos.

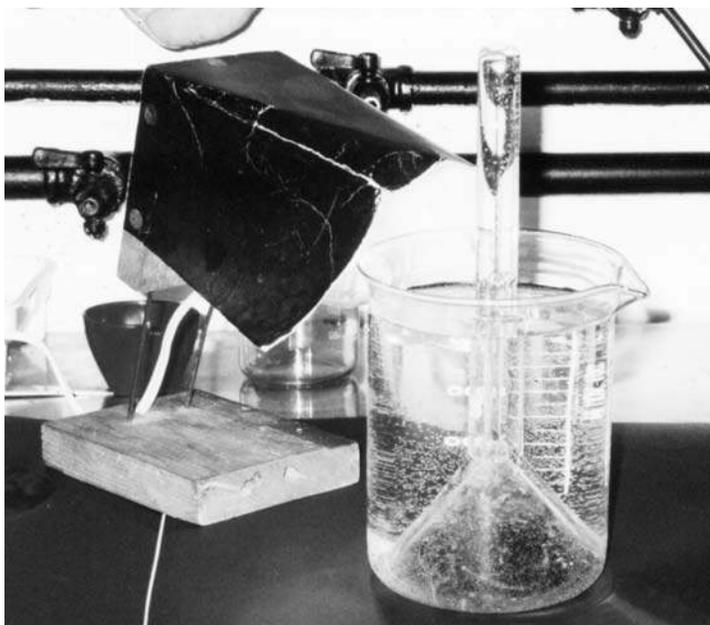


Figura 32.2: Demonstração de fotossíntese em *Elodea*.

PRÁTICA 3: TRANSPIRAÇÃO

Materiais

- Papel de cobalto
- Lâminas
- Pregadores
- Pinça
- Papel-alumínio
- Folhas de um arbusto

Procedimentos

- Cubra a superfície adaxial de algumas folhas com papel-alumínio e espere 5 minutos antes de prosseguir.
- Coloque uma tira de papel de cobalto sobre uma lâmina, utilizando uma pinça.
- Coloque ambos encostados na superfície abaxial de folhas cobertas de papel-alumínio e de folhas descobertas e fixe com um pregador.
- Após 5 minutos, observe a coloração do papel.

PRÁTICA 4: MOVIMENTO ESTOMÁTICO

Materiais

- Hidróxido de amônia
- Saco plástico
- Cotonete
- Pinça
- Papel-alumínio
- Pipeta
- Folhas de sol e sombra de diferentes espécies

Procedimentos

- Cubra a superfície adaxial de algumas folhas com papel-alumínio e espere 5 minutos antes de prosseguir.
- Coloque o cotonete embebido em hidróxido de amônia dentro do saco plástico.
- Coloque cada folha coberta com papel-alumínio em um saquinho.
- Após 5 minutos, observe o que ocorreu com as folhas.

PRÁTICA 5: INFLUÊNCIA DA LUZ NA FOTOSÍNTESE

Materiais

- Dois tubos de ensaio com rolha de borracha
- Folhas frescas
- Solução de fenolftaleína a 0,5%
- Papel-alumínio

Procedimentos

- Coloque 1ml de solução de fenolftaleína no tubo de ensaio.
- Coloque uma folha no tubo de ensaio, sem que ela toque a solução de fenolftaleína (a folha deve tocar a superfície interna do tubo de forma a manter-se a meia altura dentro dele).
- Faça o mesmo no outro tubo e cubra-o com papel-alumínio.
- Exponha o tubo sem papel-alumínio à luz (solar ou artificial).
- Observe a coloração da solução de fenolftaleína após 20 minutos.

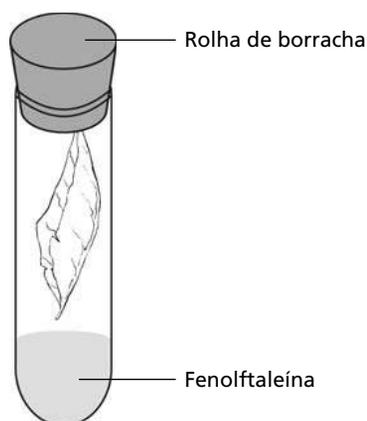


Figura 32.3: Demonstração da dependência da luz para fotossíntese.

PRÁTICA 6: EXTRAÇÃO DE PIGMENTOS

Materiais

- 3 folhas de diferentes cores (juntar folhas de mesma coloração, caso sejam pequenas)
- Pistilo e grau
- 25ml de solvente (acetona, álcool ou éter etílico)
- 5 a 10 tiras de papel de filtro dobrado ao meio no sentido vertical
- 5 a 10 Beckeres de 50ml

Procedimentos

- Picar e macerar cada tipo de folha juntamente com o solvente.
- Separar a parte líquida e colocar no Becker.
- Colocar a tira de papel de filtro dentro do Becker na posição vertical, em contato com a solução.
- Aguardar 20 minutos e comparar as cores e as bandas de cores no papel de filtro.

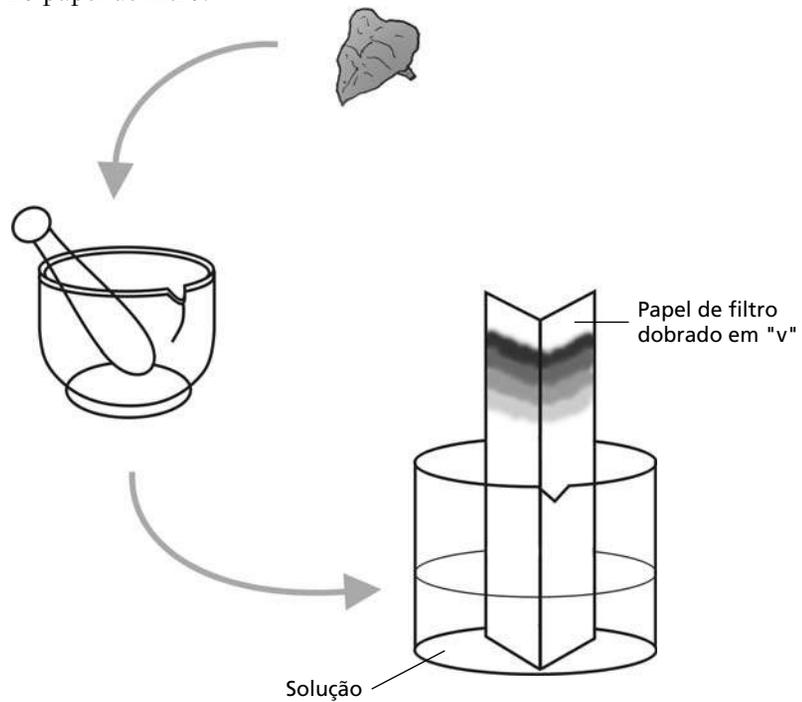


Figura 32.4: Extração de pigmentos de folhas.

RESUMO

Com esta aula, o aluno terá a oportunidade de observar os fenômenos de transpiração e fotossíntese, assim como empregar diversos conceitos, como o do movimento estomático e o de folhas de sol e de sombra, num contexto prático.

EXERCÍCIOS

1. Após cada prática, você deve relatar os resultados observados e explicar o porquê deles.
2. Você deve relatar qualquer variação quanto ao protocolo, que tenha sido realizada e o porquê.
3. Você deve criticar o protocolo de prática, quanto a possíveis detalhes omitidos e/ou dificuldades encontradas na execução da tarefa.

Botânica I

Gaboarito

1. A coifa é o tecido que cobre o ápice da raiz. Esse tecido tem por função proteger a região meristemática da ponta da raiz e facilitar a penetração dela no solo. Isso é possível pelo fato de essa região produzir boa quantidade de mucopolissacarídeos. Acredita-se ainda que a coifa seja responsável pelo crescimento geotrópico positivo das raízes subterrâneas. Essa função é atribuída aos grandes e numerosos grãos de amido existentes que transmitiriam estímulos gravitacionais à membrana plasmática das células que os possuem. Em raízes aéreas, encontramos, às vezes, células da coifa com conteúdo de compostos fenólicos que auxiliam na proteção da região meristemática, como, por exemplo, da herbívora.

2. a) Os três sistemas de tecidos encontrados nas raízes são: o de revestimento, o fundamental e o sistema vascular. O sistema de revestimento é, geralmente, composto por uma camada de células, denominada epiderme, e tem como característica o desenvolvimento de pêlos absorventes. É a camada que está diretamente em contato com o ambiente. O sistema fundamental ou córtex pode ser bastante variado, mas é principalmente formado por células parenquimáticas ou elas podem ser uma grande fonte de reserva de diversas substâncias. Nesse sistema encontramos a camada da exoderme e da endoderme. O sistema vascular é formado por tecidos vasculares e por uma camada não-vascular: o periciclo. Já os tecidos vasculares são formados por vários tipos celulares (xilema e floema) e são diretamente responsáveis pelo transporte de substâncias pela raiz. O periciclo é fundamental na formação das raízes secundárias.

b) Em uma secção transversal de uma raiz em estágio primário de crescimento observamos, de fora para dentro da raiz: a epiderme (sistema de revestimento), o córtex (sistema fundamental) e o sistema vascular, formado por elementos vasculares, como o xilema e o floema alternados, e por células não-vasculares: o periciclo.

3. (V) Essas são duas características de epidermes de raízes subterrâneas e aéreas. Os pêlos radiculares são típicos de raízes subterrâneas e servem para absorção. O velame é uma especialização característica de epiderme de raízes aéreas, bastante comum em orquídeas.

(V) Realmente, esses dois tecidos são de vital importância para o crescimento secundário ou lateral da raiz. O câmbio dá origem aos elementos vasculares, floema e xilema, enquanto o felogênio dá origem à periderme formando a feloderme e o súber.

(F) A endoderme é fundamental no desvio do transporte do apoplástico para a via simplástico, ultrapassando a membrana plasmática.

(F) A atividade do câmbio produz xilema para o interior do eixo e floema para a periferia.

4. A endoderme é formada por uma camada de células bastante compacta, sem espaços intercelulares. É caracterizada pela presença de estrias de Caspary em suas paredes anticlinais. Essa estria é composta por uma substância chamada suberina, que é altamente impermeável. Isso confere propriedade de deslocamento do fluxo de água. Muitas vezes é observado um depósito adicional de suberina ou lignina em forma de "U" ou envolvendo toda a célula. Localiza-se como a camada mais interna do córtex, junto ao periciclo.

5. O crescimento secundário se inicia com divisões das células do câmbio. Então, o câmbio começa a produzir células de xilema e floema, aumentando o diâmetro do eixo da planta. Os espaços gerados pela acentuada atividade nas regiões entre os raios do xilema são preenchidos por elementos de parênquima radial originados das células iniciais de raio do câmbio. Na parte mais externa da raiz, um cilindro completo de câmbio da casca, denominado felogênio, produz súber para o lado externo e feloderma para o lado interno, formando assim a periderme. Nessa camada encontramos as lenticelas, que são áreas esponjosas com numerosos espaços intercelulares que permitem a passagem do ar.

6. As raízes laterais iniciam o seu desenvolvimento a partir do periciclo da raiz principal devido a estímulos hormonais. Pela ontogênese é possível observar que no início do processo um pequeno ápice aparece e rapidamente se torna organizado. O meristema recém-formado não é muito ativo até que atinja o exterior da raiz principal. Esse fato é possível pelo rompimento físico e enzimático das camadas subseqüentes de células.

Aula 19

1. A planta parasita emite haustórios, que penetram na planta hospedeira e absorvem a seiva orgânica (parasitas) ou inorgânica (semiparasitas). As plantas com raízes estranguladoras não são consideradas parasitas, pois as raízes não absorvem a seiva; as raízes envolvem o substrato, estrangulando a planta sob elas.
2. As raízes escoras aumentam a área de sustentação do vegetal no solo móvel do mangue. As raízes respiratórias permitem a aeração das raízes que permanecem submersas no lodo do mangue ou cobertas de água, ou seja, com pouco oxigênio.
3. O sistema vascular é estreito e reduzido, devido à pouca necessidade do suporte mecânico e à eficiência de condução.
4. O estresse por salinidade induz a redução na taxa de crescimento da raiz, realiza o alongamento, reduzindo a formação de raízes laterais, e provoca mudanças no tempo de maturação da célula e no incremento da vacuolização celular.
5. As plantas micorrizadas, além de apresentarem um crescimento melhor do que as não-micorrizadas, possuem maior longevidade e resistência. Os vegetais em associação com bactérias nitrificantes restauram os níveis de nitrogênio de solos pobres.

Aula 20

1. O que é potencial hídrico? Inclua em sua resposta os seus principais componentes.

O potencial hídrico nada mais é do que uma representação do potencial químico, pois indica o trabalho necessário para levar determinada amostra de água ao nível potencial da água pura. Como na água pura a capacidade de realizar trabalho é máxima, o seu potencial hídrico em CNTP é, por definição, ZERO. À medida que as moléculas de água vão sendo ocupadas com qualquer função (como, por exemplo, dissolver outras moléculas), vai diminuindo a disponibilidade de água, e os valores vão ficando cada vez mais negativos. Para as células vegetais, os dois principais componentes do potencial hídrico são:

Potencial Osmótico ou Potencial de Solutos (ψ_s): toda vez que solutos entram em contato com a água, uma parte das moléculas encarrega-se de dissolvê-los. Conseqüentemente, diminui-se a energia livre da água, pois a quantidade de moléculas disponíveis para realizar trabalho diminuiu (a atividade química da água diminuiu). Assim, em CNTP, a água pura também tem potencial osmótico ZERO (todas as moléculas de água disponíveis); quanto mais solutos são a ela adicionados, os valores de potencial osmótico tendem a ficar cada vez mais negativos. Você já conhece a Pressão Osmótica (p) que está relacionada à concentração de solutos osmoticamente ativos em solução, e que, portanto, tem sinal positivo; e como o potencial osmótico está relacionado à diminuição da atividade química da água pelos solutos, ele tem sinal negativo ($p = \psi_s$). Ambos os termos, porém, podem ser utilizados na determinação do potencial hídrico, desde que os sinais sejam respeitados.

20.3.2 - Potencial de Pressão (ψ_P): como as células vegetais possuem uma parede bastante rígida, ao longo do gradiente de potencial hídrico o movimento de entrada de água para o protoplasma irá gerar uma pressão de água (logo chamada Pressão Hidrostática = P) sobre as estruturas celulares, pressão esta que se difunde ao longo da membrana plasmática, que, por sua vez, é comprimida contra a parede celular. A célula túrgida, isto é, cheia de água, possui valores altos de potencial de pressão (ψ_P). Assim, os valores de Pressão Hidrostática são iguais aos do Potencial de Pressão (note que, para os solutos, a relação é inversa). Essa pressão hidrostática é positiva, e a célula fica túrgida, ou seja, cheia de água. Essa pressão exercida também é chamada Pressão de Turgescência. Tal mecanismo é fundamental para o crescimento da célula vegetal, considerando-se que a parede é altamente resistente e a força interna gerada auxilia os processos de desestabilização da parede celular, quando a célula está crescendo. Assim, pressões positivas elevam os valores da água.

O potencial hídrico pode, então, ser dado pelas duas formulações abaixo:

em termos potenciais: $\psi_{H_2O} = \psi_P + \psi_S$;

ou em termos de pressão: $\psi_{H_2O} = P - p$.

2. Quais são os principais processos de transporte de água?

DIFUSÃO: a distribuição de moléculas ocorre ao acaso, pela colisão que gera energia cinética. Você pode verificar esse fenômeno abrindo um vidro de perfume no fundo de uma sala. As pessoas mais próximas ao frasco perceberão mais rápida e intensamente o perfume do que aquelas mais distantes. Isso ocorre porque a concentração das moléculas é maior no ponto de dispersão; logo, o cheiro é mais forte perto do frasco. Com o passar do tempo, as moléculas vão se espalhando pela sala e sua concentração

vai diminuindo. A difusão é tanto mais eficiente quanto maior for o gradiente de concentração da substância entre os compartimentos, e menor a distância a ser percorrida.

A água vai se difundir entre células em função do potencial hídrico. Por exemplo, quando você retira um fragmento de tecido vegetal e o coloca na água pura, a tendência do movimento de água é entrar na célula, que possui um valor de potencial hídrico menor, pois tem solutos dissolvidos e menos água disponível, enquanto o potencial da água pura é zero. Assim, a água pode entrar na planta a partir do solo. A difusão também é importante no transporte radial de água, ou seja, naquele que ocorre ao longo do raio da raiz ou do caule. Dessa forma, a difusão é responsável pelo transporte de água em pequenas distâncias e, conseqüentemente, é fundamental para o transporte de água em plantas de pequeno porte, como as Briófitas, que não possuem um sistema de condutor como o xilema das Gimno e das Angiospermas.

FLUXO DE MASSA: nesse caso, o movimento das moléculas é concentrado e ocorre em função da aplicação de uma força (gravidade, pressão etc.). Esse tipo de processo é facilmente observado pelo deslocamento da água em rios, em cachoeiras, ou dentro de canos, em sua casa. Para aumentar a velocidade de deslocamento da água, o bombeiro hidráulico normalmente reduz o diâmetro do cano, ou usa uma bomba, da mesma forma como a velocidade de deslocamento da água no rio aumenta quando há um estreitamento do leito. Esse é o principal tipo de processo de transporte de água que ocorre ao longo do xilema.

OSMOSE: quando, ao se deslocar, a água passa pela membrana, o processo é chamado de osmose. As membranas são semipermeáveis, o que significa dizer que elas permitem muito mais rapidamente o movimento de pequenas moléculas de carga líquida neutra, como a água, do que moléculas grandes e com carga, como os solutos nela dissolvidos. Nesse processo, pode ocorrer o movimento de água por difusão de suas moléculas pela membrana, e também por fluxo de massa, através dos microporos da membrana que estão cheios de água. Tudo isso ocorre sempre a favor do gradiente de potencial hídrico.

3. Como o sistema radicular pode aumentar a quantidade de água absorvida do solo?

Ajuste Osmótico

Como a água sempre se move a favor do gradiente de potencial hídrico, as raízes possuem um mecanismo bastante eficiente de tornar seu potencial ainda mais negativo do que o do solo, ampliando a diferença entre o potencial do solo e o da raiz. Durante o ajuste osmótico, as células da raiz aumentam a quantidade de solutos osmoticamente ativos (ácidos orgânicos e açúcares), o que aumenta também o valor do potencial osmótico da célula e diminui ainda mais o seu potencial hídrico. Esse mecanismo amplia a diferença entre os dois compartimentos (célula da raiz-solo), e aumenta a eficiência do processo de entrada de água por difusão e fluxo de massa.

4. Como o sistema radicular pode contribuir com a subida de água dentro do corpo da planta? Este processo é contido por qual fator?

Pressão de Raiz

Ao entrar na raiz, a água segue para os vasos do xilema e destes para o restante do corpo da planta. Lembre-se de que a água prefere capilares, como os vasos do xilema. As forças adesivas e coesivas garantem o preenchimento do vaso. Inicialmente, pensou-se que, por difusão, a água saturaria o córtex da raiz, entrando nos vasos do xilema, fazendo com que ela se movesse para as partes superiores da planta. Com isso, a coluna de água subiria graças à compressão de uma molécula sobre a outra. Esse mecanismo é denominado Pressão de Raiz, e é observado nas plantas de pequeno a médio porte, em solos que possuem água em abundância, bastando cortar a parte aérea da planta na região próxima ao solo e observar o aparecimento de água no caule decapitado. Quando o corte for realizado em regiões mais distantes do solo, o processo não mais ocorre. Assim, somente a pressão de raiz não justificaria o transporte de água até a copa das árvores.

5. Elabore um texto explicando o processo que faz com que a água suba dentro do corpo do vegetal e saia na atmosfera.

Mesmo preferindo movimentar-se em capilares, esse movimento será contido pelo peso da coluna de água, como acontece quando colocamos canudos dentro de refrigerante. O líquido sobe espontaneamente até determinada altura, e se não for gerada uma pressão negativa dentro do canudinho, que puxa a coluna de líquido, o refrigerante não subirá. O processo de transporte por fluxo de massa é garantido pela pressão negativa que é gerada por sucção, dentro do canudinho. A transpiração, que ocorre nas folhas, é que exerceria este papel na planta. A água rodeia as células da folha, refrigerando-as, como em um radiador. Quando as células estão em intensa atividade metabólica – fotossíntese e respiração –, essa água passa

para a fase de vapor, com o calor gerado nesses processos. Dessa forma, ela sai pelos estômatos abertos, seguindo o gradiente de potencial hídrico. Na fase de vapor, as moléculas estão mais dispersas, menos disponíveis para realizar trabalho e os valores de potencial de vapor são, então, muito mais negativos que os hídricos da folha. E como a água tem alta coesão entre as moléculas, quando elas saem da fase líquida para a de vapor, novas moléculas de água são sugadas de dentro dos vasos do xilema. Assim, a água se move do solo para as raízes, isto é, para dentro dos vasos do xilema e destes para as folhas, saindo como vapor para a atmosfera.

Aula 21

1. Cite as principais diferenças entre seiva bruta e seiva elaborada.

SEIVA BRUTA e SEIVA ELABORADA: a primeira é composta de elementos minerais dissolvidos na água, ou seja, elementos brutos, não incorporados em uma molécula orgânica, e é transportada via xilema. Já a seiva elaborada, como o nome diz, passou por uma “elaboração”, que nada mais é do que a formação de moléculas orgânicas, principalmente o açúcar, também dissolvido em água, produzido na fotossíntese e transportado pelo floema. Assim, o principal componente de ambos os tipos de seiva é a água. A seiva elaborada contém principalmente sacarose (entre 0,3 a até 1 M), aminoácidos, alguns deles utilizados como forma de transporte de nitrogênio, proteínas, poucos solutos inorgânicos; e possui pH básico. A grande maioria dos hormônios de plantas também é distribuída através da seiva elaborada. Já a seiva bruta tem pH perto da neutralidade e é composta de vários íons dissolvidos.

2. Qual a importância da distribuição dos solutos orgânicos dentro do vegetal? Como são classificadas as diferentes regiões do vegetal que produzem ou consomem carbono?

Para o perfeito funcionamento do organismo, é necessário que ocorra a distribuição do açúcar produzido na fotossíntese para todo o vegetal.

As folhas que exportam carbono são consideradas FONTE e as que o consomem, DRENO ou regiões consumidoras. Esses dois conceitos são utilizados para diversos tecidos e órgãos do vegetal, e pode acontecer que uma região seja considerada dreno em uma fase de sua vida, e depois passar a categoria de região fonte. É isso que ocorre com as plantas que possuem órgãos de armazenamento, como raízes tuberosas, bulbos, tubérculos etc. Enquanto esses órgãos estão crescendo, eles devem armazenar grandes quantidades de carbono, e são, por isso, drenos muito

fortes. Eles se formam – ou, em linguagem popular, se enchem, pois crescem muito, armazenando carbono para quando a planta precisar. É óbvio que as práticas agrícolas desses tipos de órgãos que utilizamos em nossa alimentação preconizam que devem ser colhidos tão logo atinjam um tamanho ideal, mas, na natureza, essas estruturas passarão a ceder o carbono armazenado para a planta durante a fase de crescimento reprodutivo, seja ele sexual ou vegetativo, comportando-se como fonte de carbono. É o que acontece com batatas, nabos, beterrabas etc., que começam a murchar assim que os brotos começam a crescer novamente, como muitas vezes observamos dentro da nossa geladeira.

Os outros tecidos e órgãos que irão se comportar como drenos são aqueles nos quais as taxas de crescimento são, ou estão, muito altas, como os tecidos meristemáticos, como os meristemas apicais de caules e raízes ou os meristemas laterais, câmbio vascular e felogênio em plantas que sofrem crescimento secundário. Outros tipos de meristemas possuem crescimento determinado, como os florais e aqueles presentes nos frutos. Assim, o carbono fixado na fotossíntese é distribuído dentro dos critérios estabelecidos pelas relações fonte e dreno.

Aula 22

1. Quais são os elementos químicos considerados imprescindíveis aos vegetais?

Os macronutrientes: Nitrogênio (N), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Fósforo (P) e Enxofre (S).

Os micronutrientes: Cloro (Cl), Ferro (Fe), Boro (B), Manganês (Mn), Zinco (Zn), Cobre (Cu), Níquel (Ni) e Molibdênio (Mo).

2. O que significa critério de essencialidade?

É um critério criado por Arnon e Stout em 1939, utilizado para facilitar a discriminação dos elementos essenciais às plantas. Ele preconiza:

- a) a planta não é capaz de completar seu ciclo de vida na ausência do elemento;
- b) a função do elemento não pode ser exercida por outro, ou seja, ele é insubstituível;
- c) o elemento está diretamente envolvido no metabolismo vegetal, em uma etapa específica e conhecida.

3. Qual o principal elemento mineral essencial? Cite duas de suas funções.

Nitrogênio – componente estrutural de aminoácidos e, assim, de todas as proteínas, bem como dos ácidos nucléicos.

4. O que são elementos benéficos?

São os elementos que promovem o crescimento. Eles não são essenciais, ou o são somente para determinada espécie de planta ou em condições muito específicas; assim, não atendem ao critério de essencialidade.

5. Como os elementos minerais entram na célula vegetal?

Como eucariotos superiores, as plantas são capazes de discriminar seletivamente a entrada de soluto na célula, graças ao processo de transporte ativo e passivo medido por canais, carreadores e bombas.

Aula 23

1. A distinção entre esses dois órgãos vegetais é baseada primariamente na distribuição relativa dos tecidos fundamental e vascular. Nas raízes das Dicotiledôneas, por exemplo, os tecidos vasculares formam um cilindro sólido, circundado pelo córtex. Além disso, os cordões de floema primário se alternam com os pólos radiais de xilema primário. Ao contrário no caule, os tecidos vasculares geralmente formam um cilindro de feixes isolados ao redor da medula, com o floema no lado externo e o xilema no lado interno dos feixes vasculares. Soma-se a essas características a disposição do protoxilema em relação ao metaxilema. Nas raízes, o protoxilema está voltado para a periferia e o metaxilema para a região central do órgão – protoxilema exarco. No caule, o protoxilema ocupa uma posição mais interna, próximo à medula do caule, enquanto o metaxilema ocupa posição periférica, próximo ao floema – protoxilema endarco. Outras diferenças menos determinantes podem ser apontadas: a epiderme das raízes – rizoderme – apresenta pêlos absorventes e geralmente é desprovida de cutícula; suas principais funções são proteção e absorção de água e sais minerais. A epiderme dos caules, por outro lado, normalmente apresenta cutícula, estômatos e tricomas, tendo por principais funções a proteção e as trocas gasosas. O parênquima fundamental das raízes é desprovido de cloroplastos, enquanto nos caules inúmeros cloroplastos podem estar presentes. O colênquima está normalmente ausente nas raízes. A endoderme dos caules, de maneira geral, está representada por uma bainha amilífera ou representa apenas um limite fisiológico. O periciclo é geralmente uniestratificado na raiz e pluriestratificado no caule.

2. Quadro sinóptico com as principais características anatômicas que podem ser utilizadas para diferenciar caules de Dicotiledôneas e Monocotiledôneas:

CAULE	
Dicotiledôneas	Monocotiledôneas
Medula freqüentemente presente	Medula normalmente ausente
Sistema vascular do tipo sifonostelo	Sistema vascular do tipo atactostelo
Feixes vasculares colaterais abertos ou fechados	Feixes vasculares colaterais fechados
Feixes vasculares bicolaterais abertos ou fechados	Feixes concêntricos e biconcêntricos
Crescimento secundário – proveniente da atividade cambial	Crescimento secundário difuso – proveniente da atividade de um meristema periférico
Periderme	Periderme ou súber estratificado

3. A instalação da estrutura secundária do caule tem início com o estabelecimento do câmbio, através da retomada das divisões celulares no câmbio fascicular e no câmbio interfascicular. O câmbio passa a produzir cilindros de tecidos vasculares secundários, sendo floema secundário para a periferia e xilema secundário para o interior, o que promove o isolamento da medula e do xilema primário no centro do caule. A adição dos novos tecidos vasculares e o conseqüente aumento do diâmetro do caule geram grande tensão nos tecidos localizados externamente ao câmbio vascular. A epiderme e os tecidos do córtex tendem a romper, surgindo, nessas regiões, sucessivas peridermes para substituir o antigo tecido de revestimento. O floema primário também sofre as ações desse crescimento que ocorre de dentro para fora e vai sendo deslocado progressivamente, até ser esmagado, desativado e descartado pela instalação de uma nova periderme. O esquema é o da Figura 23.10.

4. Em uma seção transversal do caule, os anéis de crescimento mais velhos estão próximos à medula, e o floema inativo para o transporte está na periferia do caule.

Isso porque no crescimento secundário típico, a produção diferenciada de células pelo câmbio vascular promove um distanciamento centrípeto no caso das células mais velhas do xilema e centrífugo no caso das células mais velhas do floema. As células de xilema ou floema mais jovens e ativas estão sempre próximas ao câmbio vascular.

5. O prego estará na mesma altura – 1,30m do solo. Isso porque o crescimento em altura nos vegetais ocorre no ápice caulinar, em decorrência da atividade do meristema apical; a 1,30m do solo, ocorre apenas crescimento em espessura pela atividade do câmbio vascular.

Aula 24

1. Quadro comparativo resumido com os tipos de caule e as suas principais funções relacionadas ao desenvolvimento em ambientes mesofíticos, xerofíticos e aquáticos e tipos de parênquima associados:

Caules	Principais funções	Parênquima
mesofíticos	sustentação dos órgãos aéreos	parênquima fundamental
xerofíticos	armazenamento de substâncias nutritivas reprodução vegetativa fotossíntese armazenamento de água	parênquima de reserva parênquima de reserva parênquima clorofiliano parênquima aquífero
aquáticos	fotossíntese armazenamento de ar	parênquima clorofiliano aerênquima

2. As lianas utilizam as plantas hospedeiras para seu suporte e, por essa razão, não é necessário grande investimento em tecidos de sustentação. Nesse mesmo sentido, crescer sob um hospedeiro requer uma flexibilidade necessária ao enrolamento do caule, que segue em busca de luminosidade adequada, o que foi alcançado pelo aumento na produção de células parenquimáticas. Por outro lado, o desenvolvimento de elementos de vasos mais largos, portadores de placas de perfuração simples, possibilitou um transporte de água mais eficiente e mais rápido, reduzindo a resistência a um mínimo valor. Tais características do caule das lianas resultaram em um significativo aumento da produção de células parenquimáticas pelo câmbio vascular e, também, em alterações na posição e na quantidade de xilema e floema

produzidos. Isso foi maximizado pelo aparecimento de novos câmbios ou de uma atividade cambial desigual.

3. Quadro comparativo entre xilopódio, caules armazenadores de substâncias nutritivas e caules suculentos:

	Função	Estrutura
xilopódio	armazenamento de água armazenamento de substâncias nutritivas regeneração das partes aéreas da planta	pode ser de origem caulinar e/ou radicular subterrâneo lenhoso – xilema
caules armazenadores	armazenamento de substâncias nutritivas propagação vegetativa	origem caulinar subterrâneo ou aéreo herbáceo – parênquima de reserva
caules suculentos	armazenamento de água	origem caulinar subterrâneo ou aéreo herbáceo – parênquima aquífero

Aula 27

1. Em lâminas foliares são encontrados três sistemas de tecidos, que são: o de revestimento, o fundamental ou mesófilo, e o sistema vascular. A epiderme persiste como sistema de revestimento único durante toda a vida da folha. Entretanto, inúmeras variações estruturais são observadas na epiderme foliar, que é constituída por células epidérmicas fundamentais, estômatos, tricomas, entre outras. O sistema fundamental ou mesófilo é principalmente formado por parênquima clorofiliano, podendo ser bastante variado quanto à forma. Frequentemente, o mesófilo é diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. O sistema vascular é formado por feixes vasculares que permeiam todo mesófilo. Tais feixes são, comumente, denominados nervuras. Ele é constituído por xilema e floema primários, organizados em feixes que formam um sistema interligado no plano mediano da lâmina foliar contínuo com o sistema vascular do caule. O xilema está sempre voltado para a face adaxial da folha, e o floema, para a face abaxial.

2. Os estômatos, por apresentarem poros ou ostíolos, auxiliam as trocas gasosas com o meio ambiente, colaborando com a fotossíntese. Os estômatos originam-se por divisão de células protodérmicas e o seu desenvolvimento varia de espécie para

espécie, tendo também uma importância taxonômica. Quando essas células estão circundadas por outras anexas, fala-se em um complexo estomático. Geralmente, as células estomáticas possuem cloroplastos. Suas paredes apresentam espessuras diferentes, e a estrutura mantém uma estreita relação com a função dos estômatos. Presumivelmente, a quantidade de estômatos também permite uma taxa mais elevada de trocas gasosas durante os períodos, relativamente raros, de suprimento favorável de água. Constitui também fator importante para a eficiência da fotossíntese a existência de numerosos espaços intercelulares conectados à atmosfera externa, através dos estômatos, os quais facilitam a rápida troca gasosa.

3. O mesófilo é comumente diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso. O paliçádico está geralmente voltado para a face adaxial e o lacunoso, para a face abaxial, comumente chamada folhas dorsiventrais. Em certas plantas, o parênquima paliçádico ocorre em ambos os lados da folha, conhecida como folha isobilateral. Em algumas outras plantas, as células do mesófilo são aproximadamente similares em forma, não havendo diferenciação entre paliçádico e lacunoso, denominado parênquima regular ou homogêneo.

4. É um fator importante para a eficiência da fotossíntese, a existência de numerosos espaços intercelulares conectados à atmosfera externa, através dos estômatos, os quais facilitam a rápida troca gasosa; e também a forma alongada das células do parênquima paliçádico, o que facilita o direcionamento de luz. As células do parênquima paliçádico são alongadas e dispostas perpendicularmente à superfície foliar. As células do parênquima lacunoso possuem formas irregulares e estão separadas umas das outras por grandes espaços.

5. A separação de uma folha de um ramo, sem que o mesmo seja danificado, recebe o nome de abscisão. A camada de abscisão é reconhecida por apresentar, na parede celular, mudanças estruturais que facilitarão a separação da folha. A segunda camada, como o nome já diz, apresentará modificações citológicas, como depósito de substâncias de diferentes naturezas nas paredes celulares e nos espaços celulares, que protegerão a planta após a queda da folha.

1. Tal medida significa que uma folha tem o dobro da taxa fotossintética líquida da outra, ou seja, a cada minuto, em 1 grama de folha, 9 cm³ (ou 18 cm³) de O₂ são liberados para a atmosfera.
2. As medidas têm de ser feitas durante a noite, pois de dia a taxa de respiração é mascarada pela fotossíntese. Pode-se usar um eletrodo de oxigênio para medir o consumo de O₂, ou um IRGA para medir a liberação de CO₂.
3. Fotorrespiração é semelhante à respiração porque ambas utilizam O₂ na reação, e são opostas porque a primeira consome e a segunda produz ATP.
4. Fotossíntese é semelhante à respiração já que ambas produzem ATP, e são opostas a medida que a primeira consome CO₂ e a segunda O₂.
5. Sim, primitivamente, já existia fotossíntese na Terra, pois apesar de a hidrólise acoplada ao transporte de elétrons só ter surgido posteriormente, a síntese de ATP a partir da energia luminosa (fotossíntese) já ocorria, sendo outras moléculas, como H₂S, as doadoras de elétrons (fotossíntese não-oxigênica).
6. A entrada de CO₂ é controlada pela demanda fotossintética; ou seja, à medida que a pressão parcial do CO₂ interno vai caindo pelo consumo no Ciclo de Calvin-Benson, os estômatos se abrem e, por difusão, o CO₂ entra (já que há mais CO₂ no ar que no interior da planta). Se a disponibilidade de água não for um fator limitante, a abertura estomática é modulada pela necessidade de CO₂; mas se houver restrições de água, a planta irá reduzir a abertura estomática para que a perda d'água não seja muito acentuada. Com isso, a taxa fotossintética cai. Quanto à liberação de O₂, esta se dá por difusão, tanto pelos estômatos quanto pela cutícula, mas a planta não exerce qualquer controle sobre a difusão do O₂. O O₂ é um subproduto da fotossíntese para a planta, que, em parte, é utilizado na respiração celular (como os organismos heterotróficos). Em geral não há por que regular sua saída.
7. Como o IRGA mede a concentração de CO₂ no ar, antes e depois de entrar na câmara com a folha, é possível termos acesso apenas ao balanço entre o que entrou e foi usado na fotossíntese, o que foi liberado pela respiração e o que foi produzido pela fotorrespiração. Logo, o IRGA mede a fotossíntese líquida.
8. Diria que se forem plantas da mesma espécie, a planta de sombra teria um ponto de compensação a uma intensidade luminosa inferior à planta de sol, já que a de sombra precisa de menos luz para começar a fazer fotossíntese.

9. A fotoinibição dinâmica é aquela sofrida pelas plantas e cianobactérias, diariamente, pelo excesso de luz, em que as proteínas do Complexo Antena sofrem alterações conformacionais que são reparadas também diariamente, em geral durante o período noturno. Já a fotoinibição crônica ocorre numa taxa superior àquela que a planta tem capacidade de reparar e, progressivamente, diminui a eficiência da fotossíntese.

10. À medida que a fotorrespiração gasta ATP e poder redutor, o “engarrafamento” no transporte de elétrons diminui. Ou seja, quando ocorre a reação da RUBISCO com o O_2 e a do caminho do glicolato, ocorre o aumento da demanda pelos produtos da fase clara da fotossíntese e, assim, reduzem-se os riscos de fotoinibição, que é o dano sobre o PSII.

Aula 29

1. Transpiração é o processo de perda de água por evaporação para a atmosfera, em função de uma diferença de potencial hídrico, que ocorre através da superfície dos vegetais terrestres. A transpiração é, principalmente, estomática, mas pode ser, também, cuticular (importante somente no período da noite).

2. A transpiração garante a subida de água e de nutrientes do solo para a planta e permite a redução da temperatura foliar.

3. A partir da quebra de moléculas de água, prótons (H^+) saem e hidroxilas (OH^-) permanecem nas células estomáticas. Isso estabelece um gradiente de potencial eletroquímico que faz com que cátions (K^+) entrem nessas células. O aumento do potencial osmótico é seguido pela entrada de água e pela abertura dos estômatos.

4. Cavitação seguida de embolismo é o rompimento da coluna de água do xilema, causado pela entrada de ar nos vasos e traqueídeos, o que inviabiliza a subida da água naquele trecho.

5. Concentração de CO_2 , incidência luminosa, umidade relativa do ar e disponibilidade de água no solo, taxa fotossintética.

6. A redução da transpiração pode ser feita pela restrição do grau de abertura dos estômatos (restrição estomática), pelo enrolamento das folhas e pela abscisão foliar.

7. Provavelmente, não. Como se trata de uma folha de sol, os estômatos tendem a se abrir um pouco mais tarde que os estômatos de uma planta de sombra, já que folhas de sol precisam de maior incidência luminosa para iniciar a fotossíntese. Por outro lado, as folhas de sombra, como têm mais clorofila, absorvem luz com mais

eficiência e podem iniciar a fotossíntese mais cedo. Por isso, essas plantas possuem menor ponto de compensação da fotossíntese.

Aula 30

1. As folhas podem ser classificadas em mesófitas, xerófitas e hidrófitas.
2. Mesófitas: folha dorsiventral (parênquima clorofiliano diferenciado em paliçádico e esponjoso) e, em geral, tem estômatos apenas na superfície abaxial.

Xerófitas: as que apresentam redução da razão volume/superfície externa e aumento no espessamento das paredes celulares.

Hidrófitas: as que apresentam redução dos tecidos de sustentação e presença de grandes espaços intercelulares.
3. Folhas de sol e de sombra se diferenciam quanto à incidência de luz à qual estão sujeitas. Folhas de sol têm o parênquima paliçádico e o sistema vascular mais desenvolvido, as paredes das células epidérmicas mais espessas, e a razão entre a área superficial interna do mesófilo e a área da lâmina foliar maior e com menos clorofila que as folhas de sombra.
4. Como as folhas de sol possuem menos clorofila (menos eficiência na captação de luz), elas precisam de mais luz para chegar a uma taxa fotossintética equivalente à taxa respiratória.
5. Como as folhas de sombra possuem mais clorofila, elas chegam ao máximo de sua taxa fotossintética sob menor intensidade luminosa que as folhas de sol.
6. As plantas CAM abrem os estômatos durante a noite, quando a perda d'água é menor (umidade relativa do ar mais alta).
7. Porque a enzima RUBISCO está restrita à bainha vascular, onde o malato é quebrado, liberando o CO₂. Portanto, a concentração de CO₂ fica bem mais alta que no ar atmosférico, de forma que a RUBISCO tem somente a atividade de enzima carboxilase e não de oxigenase.
8. A maioria das plantas C₄ apresenta a Anatomia Kranz.
9. Proteção dos órgãos reprodutores (pétalas e sépalas), sustentação da planta (gavinhas), reserva de água (folhas suculentas).
10. É uma planta que apresenta mais de uma forma de vida; no caso de *Vriesea geniculata*, a forma jovem é de uma bromélia atmosférica e a adulta é de uma bromélia-tanque.

Botânica I

Referências

Aula 18

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria. *Anatomia vegetal*. Viçosa: Ed. UFV, 2003.

ESAU, Katherine. *Anatomia vegetal*. 3.ed. Barcelona: Omega, 1985.

FAHN, Abraham. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon Press, 1990.

MAUSETH, James D. *Plant anatomy*. California: Benjamin/Cummings Publishing Company, 1988.

NULTSCH, Wilhelm. *Botânica geral*. Trad. Paulo Luiz de Oliveira. 10.ed. rev. e atual. Porto Alegre: Artes Médicas Sul, 2000. 489p.

RAVEN, Peter H.; EVERT, Ray F; EICHHORN, Susan E. *Biologia vegetal*. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

Aula 20

STEUDLE, Ernest. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, n. 52, p. 847-875, 2001.

Aula 21

GOGGIN, Fiona L.; MEDVILLE, Richard; TURGEON, Robert. Phloem loading in the tulip tree. Mechanisms and evolutionary implications. *Plant Physiology*, n. 124, p. 891-899, 2001.

OPARRA, R.J.; SANTA CRUZ, S. The great escape: Phloem loading and unloading of macromolecules. *Annual Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, n. 51, p. 323-347, 2000.

Aula 22

EPSTEIN, Emanuel. *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. New York: Wiley, 1972.

EVANS, H.J.; SORGER, G.J. Role of mineral elements with emphasis on univalent cations. *Annual Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Palo Alto, n. 50, p. 641-664.

MARSCHNER, Heinrich. *Mineral nutrition of higher plants*. 2.ed. San Diego: Academic Press, 1995.

MENGEL, Konrad; KIRKBY, Ernest A. *Principles of plant nutrition*. 4.ed. Berna:International Potash Institute, 1987.

Aula 23

ANGYALOSSY-ALFONSO, Verônica; MARCATI, Carmen R. Câmbio vascular. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria. *Anatomia vegetal*. Viçosa: Ed. UFV, 2003. p. 206-235.

FAHN, Abraham. *Anatomía vegetal*. Madrid: Blume, 1974.

SAJO, Maria das Graças; CASTRO, N.M. Caule. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria. *Anatomia vegetal*. Viçosa: Ed. UFV, 2003. p. 283-302.

Aula 24

RIZZINI, Carlos T.; HERINGER, Ezechias Paulo. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 34, n. 2, p. 235-247, 1966.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; ESTELITA, Maria Emília Maranhão. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). *Rev. bras. Bot.*, v. 23, n. 1, p. 27-35, mar. 2000.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, Beatriz; CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria. *Anatomia vegetal*. Viçosa: Ed. UFV, 2003.

ESAU, Katherine. *Anatomia vegetal*. 3.ed. Barcelona: Omega, 1985.

FAHN, Abraham. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon Press, 1990.

MAUSETH James D. *Plant anatomy*. California: Benjamin/Cummings Publishing Company, 1988.

NULTSCH, Wilhelm. *Botânica geral*. Trad. Paulo Luiz de Oliveira. 10.ed. rev. e atual. Porto Alegre: Artes Médicas Sul, 2000. 489p.

RAVEN, Peter H.; EVERT, Ray F; EICHHORN, Susan E. *Biologia vegetal*. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

ISBN 85-7648-010-7



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA



Ministério
da Educação

