



# Anatomia e Fisiologia do Desenvolvimento da Raiz e do Caule

Prof. Thiago Braga

## Descrição

A anatomia de raízes e caules de angiospermas, os hormônios relacionados à raiz e ao caule, os movimentos vegetais e a nutrição mineral nas plantas.

## Propósito

Conhecer a anatomia de raízes e caules de angiospermas, identificar hormônios relacionados ao seu desenvolvimento e aos seus movimentos, bem como compreender a nutrição mineral nas plantas, é relevante para a sua formação, pois esses conhecimentos auxiliarão na sua atuação profissional nos campos da docência e do desenvolvimento e produção de plantas.

## Objetivos

## Módulo 1

## Anatomia da raiz e do caule

Descrever a anatomia das raízes e dos caules de angiospermas.

## Módulo 2

## Hormônios em raízes e caules

Reconhecer os hormônios relacionados à raiz e ao caule e os movimentos vegetais.

## Módulo 3

## Nutrição mineral nas plantas

Aplicar os principais conceitos dentro da nutrição mineral nas plantas.

# Introdução

Neste estudo, aprenderemos a identificar e descrever a anatomia das raízes e do caule de angiospermas, órgãos do eixo vegetativo das plantas. Esses órgãos sintetizam, em seus tecidos, hormônios que atuam nos processos fisiológicos do vegetal, da mesma forma que o desenvolvimento e a fisiologia da planta também sofrem a influência de hormônios produzidos em outros órgãos.

Embora sejam organismos sésseis, as plantas possuem movimento! Seja por influência da luz, seja pela busca por um suporte, ou ainda por outro mecanismo, movimentos são realizados pelas plantas, e iremos conhecê-los e entender como ocorrem.

Sabemos que as plantas fazem a sua absorção pelas raízes e que, junto com a água, ela precisa absorver nutrientes minerais. Mas planta não produz seu próprio alimento? Por que ela precisa se

nutrir de minerais? Tais minerais são tão necessários, que a deficiência traz sintomas críticos que podem levar o vegetal à morte. Conhecer as funções dos nutrientes, identificar os sintomas de deficiências nas plantas e saber utilizar fertilizantes nas culturas vegetais permitirá promover um bom desenvolvimento saudável em qualquer cultivo.



# 1 - Anatomia da raiz e do caule

Ao final deste módulo, você será capaz de descrever a anatomia das raízes e dos caules de angiospermas.

## Introdução

As angiospermas são vegetais completos porque possuem seis órgãos, divididos em dois tipos, de acordo com a participação ou não na reprodução sexuada:

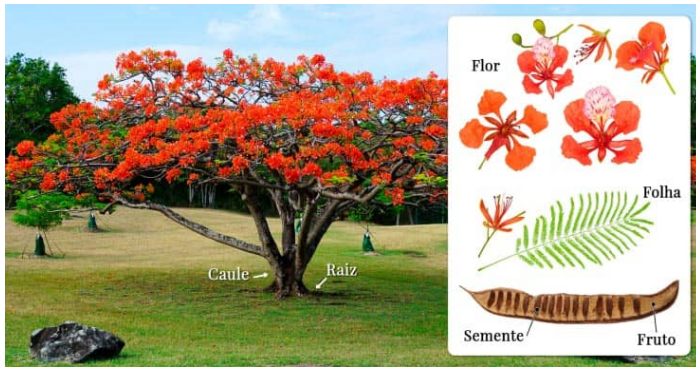
## Órgãos vegetativos — raiz, caule e folhas

Têm funções de absorção, fixação, sustentação, armazenamento, fotossíntese e transpiração, entre outras, e não participam da reprodução sexuada.

## Órgãos reprodutivos — flor, fruto e semente

Estão relacionados diretamente com a reprodução sexuada das plantas, como local da fecundação, dispersão, proteção e nutrição do embrião.

Veja a seguir um exemplo de angiosperma, o flamboyant:

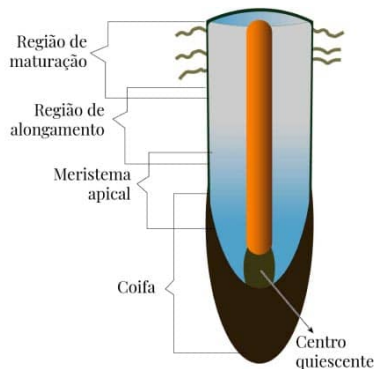


Neste módulo, apresentaremos as características anatômicas da raiz e do caule de angiospermas, para que possamos distinguir, pela anatomia, raízes de monocotiledôneas e de eudicotiledôneas, raízes primárias de raízes secundárias, bem como caules de monocotiledôneas e de eudicotiledôneas e, ainda, caules primários de caules secundários. Para isso, é fundamental prestarmos atenção à organização dos tecidos que compõem cada órgão.

## A raiz e a planta

Na maioria das plantas vasculares, a raiz está envolvida nos processos de **fixação** do indivíduo ao solo e **absorção** de água e nutrientes. Ela também está associada às funções de **condução** e **armazenamento**. Além disso, podemos citar hormônios sintetizados nas regiões meristemáticas da raiz (citocininas e giberelinas) que serão transportados via xilema em direção às partes aéreas, local em que atuam no estímulo ao crescimento e ao desenvolvimento vegetal.

Anatomicamente, podemos distinguir diferentes regiões da raiz, com características diferentes:



Esquema geral das regiões da raiz.

#### Região de maturação



Área em que a maior parte dos tecidos primários completa o seu desenvolvimento.

#### Região de alongamento



Área em que se dá o crescimento das células, que vai resultar em um aumento de comprimento da raiz.

#### Meristema apical

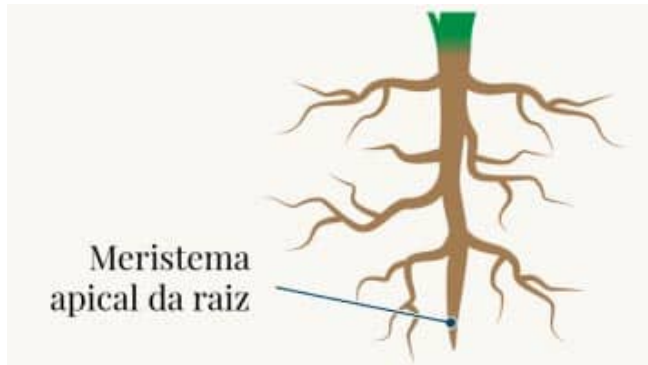


Região na qual ocorre intensa divisão celular, com a diferenciação inicial dos tecidos.

## Coifa

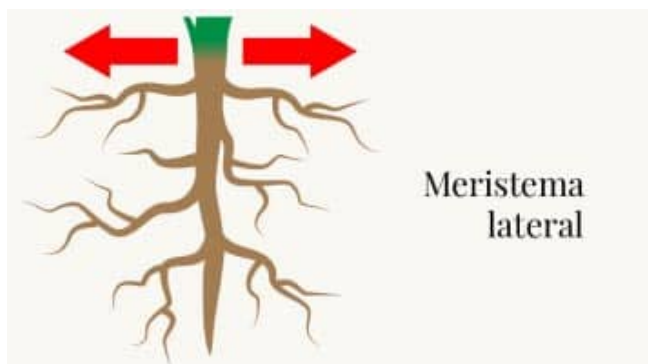


Tecido protetor do meristema apical.



## Crescimento primário

É o crescimento em comprimento, resultante da atividade dos meristemas apicais, por meio dos meristemas primários: protoderme, meristema fundamental e procâmbio. Originarão os tecidos que vão compor o corpo primário da raiz.



## Crescimento secundário

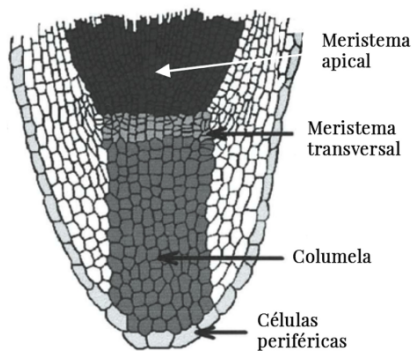
É o crescimento em espessura ou lateral, resultante da atividade dos meristemas secundários ou laterais: felogênio ou câmbio da casca e câmbio vascular. Originarão os tecidos que vão formar o corpo secundário da raiz.

## Origem e formação dos tecidos

O principal acontecimento que possibilita a origem da raiz no embrião é a organização do meristema apical na extremidade inferior do hipocótilo, de intensa atividade mitótica no início do desenvolvimento.



Durante o seu crescimento, a raiz tende a buscar o caminho que oferece menor resistência e a coifa tem papel fundamental nesse desenvolvimento. Também chamada de caliptra, é uma massa de células parenquimáticas localizada no ápice da raiz, originada por um meristema especial, o **meristema transversal**.



Anatomia da coifa.

É formada por várias camadas de células, o que lhe dá um formato de dedal. Impulsionada para frente, ocasiona a descamação das células periféricas, por conta do atrito com o solo, as quais são imediatamente repostas pelo meristema transversal.

Logo, a coifa exerce as seguintes funções:

- Proteção do meristema apical.
- Produção de mucilagem pelas camadas mais externas durante a penetração da raiz no solo.
- Controle da resposta à gravidade por meio da **columela**, coluna de células ricas em amiloplastos, denominados **estatólitos**, que atuam como sensores da gravidade.

## Estrutura primária da raiz



A estrutura primária da raiz tem origem nos **meristemas primários protoderme, meristema fundamental e procâmbio, presentes no meristema apical**, que originam respectivamente a epiderme, o parênquima

cortical e os tecidos condutores do cilindro vascular.

Vamos conhecê-los a seguir.

## Atenção

É importante registrar que o corpo primário da raiz é responsável pela absorção. Por isso, o seu revestimento é especializado para essa função.

## Epiderme

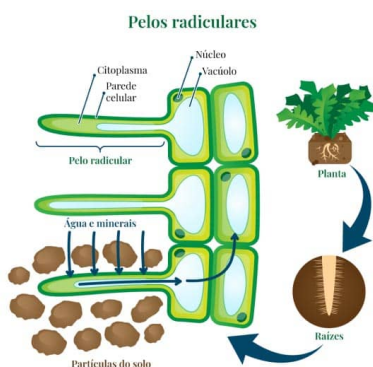
A epiderme da raiz é uniestratificada, coberta por uma fina camada de cutícula. Em raízes assimiladoras, como as de orquídeas ou aráceas **epífitas** tropicais, a epiderme é pluriestratificada, chamada **velame**. Inúmeras células epidérmicas apresentam expansão tubular e são denominadas **pelos radiculares** ou **pelos absorventes**, e ficam localizadas em uma região identificada por **zona pilífera**. Os pelos radiculares são responsáveis por aumentar de forma significativa a superfície de absorção das raízes, maximizando a absorção de água e sais minerais, conforme demonstrado na imagem a seguir.

Vale ressaltar que as paredes celulares epidérmicas oferecem pouca resistência à passagem de água e sais minerais para o interior da raiz.

Entretanto, a epiderme radicular, que reveste o corpo primário acima da zona pilífera, possui células suberizadas, dificultando a absorção de água.

## Epífitas

Que vivem sobre árvores.



Corte longitudinal da raiz, na zona pilífera, mostrando os pelos radiculares.

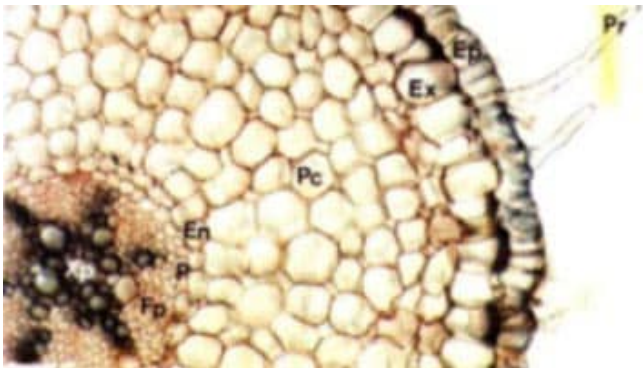
## Córtex



O córtex, ao ser observado em uma secção transversal, ocupará a maior parte do corpo primário da maioria das raízes, inserido entre a epiderme e o cilindro vascular. Ele é constituído de diversas camadas de células parenquimáticas de paredes primárias e espaços intercelulares. Pode ocorrer esclerênquima e, em casos raros, colênquima. O córtex apresentará, em geral, uma disposição radiada de suas células.

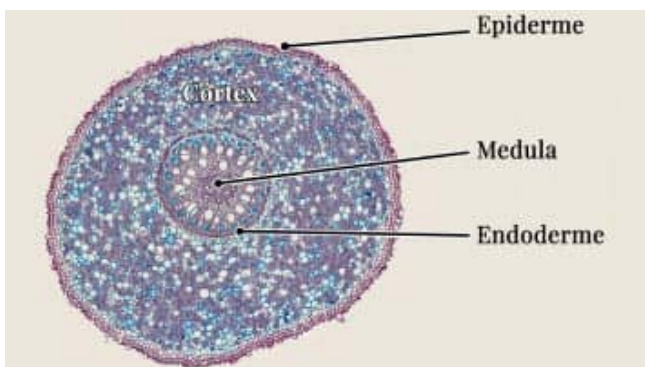
O parênquima cortical caracteriza-se por possuir células aclorofiladas e é comum ter grande quantidade de amiloplastos. Todas as células do córtex são conectadas por plasmodesmos, que constituem a via simplástica de passagem da água e minerais. Os espaços intercelulares do córtex radicular formam, junto com as paredes celulares, a via apoplástica de fluxo da água absorvida.

Na região em que a raiz é revestida pela epiderme suberizada, está presente uma camada especializada na porção mais externa do córtex, logo abaixo da epiderme, a **exoderme**. É composta por uma ou duas camadas de córtex que sofrem suberização parcial, formando um anel de suberina em torno de cada célula, transversalmente à superfície da raiz, podendo, em alguns casos, ser lignificadas.



Corte transversal de raiz de Eudicotiledônea, na região suberizada com exoderme.

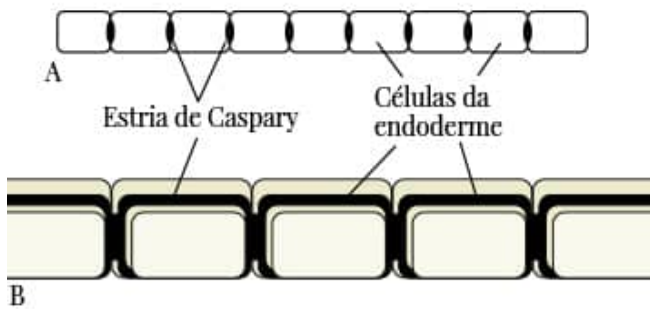
A exoderme tem como função reduzir a perda de água pela raiz e proteger contra os ataques de microrganismos.



Corte transversal de raiz de *Smilax* sp., evidenciando a endoderme.

A endoderme, área mais interna do córtex, diferencia-se de toda a estrutura cortical por possuir um arranjo mais compactado das células, carecendo de espaços intercelulares.

É formada por uma ou duas camadas de células corticais que possuem espessamento lignificado em forma de fita na parede primária, denominado estrias ou **bandas de Caspary**, muitas vezes com acréscimo de suberina.



Esquema de endoderme. A — Vista em corte transversal. B — Vista em corte longitudinal.

A endoderme é responsável por direcionar o fluxo da água para o cilindro vascular apenas pela via simplástica.



Dependendo do tipo de ambiente em que a planta vive, o parênquima cortical vai apresentar tipos celulares que o tornem adaptado às condições do ambiente. Assim, plantas de ambiente aquático ou de lugares alagados apresentam córtex do tipo aerênquima, enquanto as raízes de plantas de locais secos têm o córtex compacto.

Raízes tuberosas, como a beterraba, a cenoura e a batata doce, têm um parênquima cortical de reserva, rico em leucoplastos.

No córtex, podem ser encontrados esclereídeos e fibras, bem como idioblastos contendo tanino, mucilagem e cristais. Sua ocorrência e distribuição pode ter importância taxonômica.

A endoderme possui ainda a função de diminuir o refluxo de íons acumulados no cilindro vascular e no córtex, servindo assim como uma barreira contra a perda desses componentes para a solução do solo.

Atenção

Nas raízes que não apresentarem crescimento secundário, o córtex será mantido, sendo verificado um aporte adicional de camadas de suberina alternadas com camadas de cera nas paredes que tangenciam a endoderme.

## Cilindro vascular

O cilindro vascular engloba uma ou mais camadas de células não vasculares, o **periciclo**, que circundará por completo os tecidos vasculares. O periciclo está localizado entre a endoderme e os tecidos vasculares e é formado por uma ou mais camadas de células avasculares com características meristemáticas.

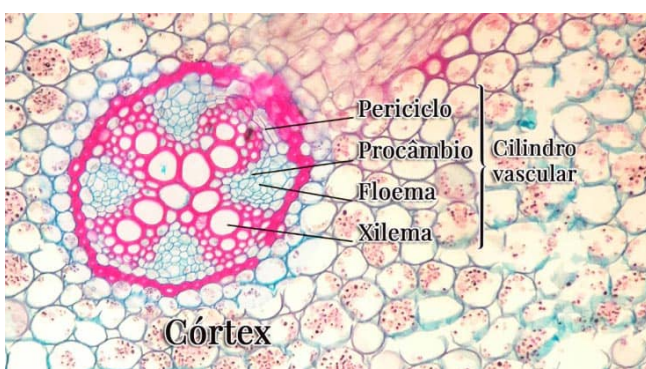
Suas funções são originar raízes laterais na maioria das plantas com sementes, como exemplificado na imagem que segue, originar o câmbio vascular nas regiões opostas ao protoxilema, em gimnospermas e eudicotiledôneas, e formar o primeiro felogênio.



Formação de uma raiz lateral a partir do periciclo em Eudicotiledônea.

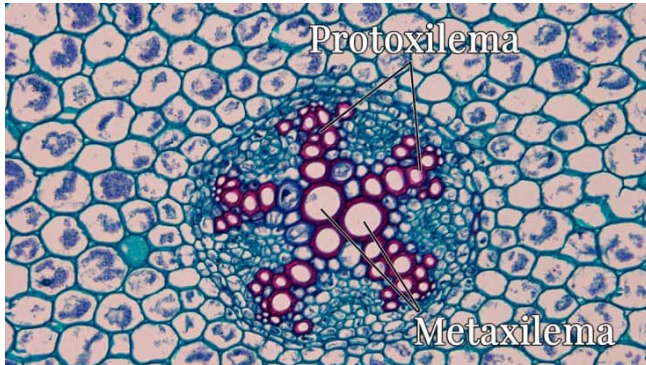
O cilindro vascular é constituído não somente pelo periciclo, mas também por tecidos condutores xilema e floema, em uma organização que pode indicar se a raiz é pivotante ou adventícia e se é um vegetal de monocotiledônea ou de eudicotiledônea, conforme a distribuição do xilema e do floema primários.

Nas raízes de eudicotiledônea, o **xilema primário** ocupa a região central do cilindro vascular e se projeta em raios em direção ao periciclo, que se alternam com cordões de **floema primário**, como mostra a imagem:



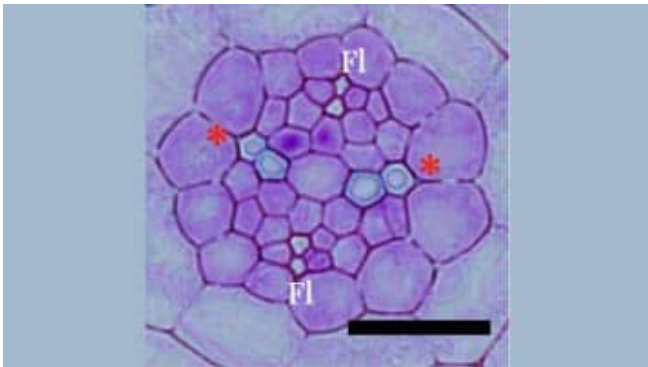
Corte transversal de raiz primária mostrando o cilindro vascular.

A porção mais central do xilema primário é denominada **metaxilema**, e a região dos polos dos raios é denominada **protoxilema**, como mostra a imagem:



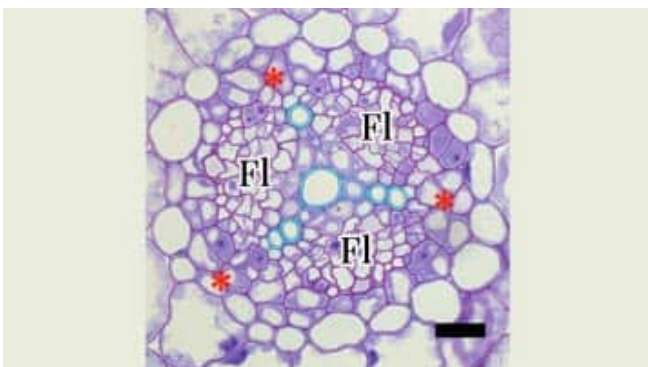
Corte transversal de raiz mostrando o protoxilema e o metaxilema.

O número de raios de protoxilema (arcos) nas raízes primárias será variável de acordo com a espécie da planta, podendo alternar até mesmo ao longo do eixo da raiz. De acordo com o número de raios de protoxilema, as raízes são classificadas da seguinte forma:



## Diarcas

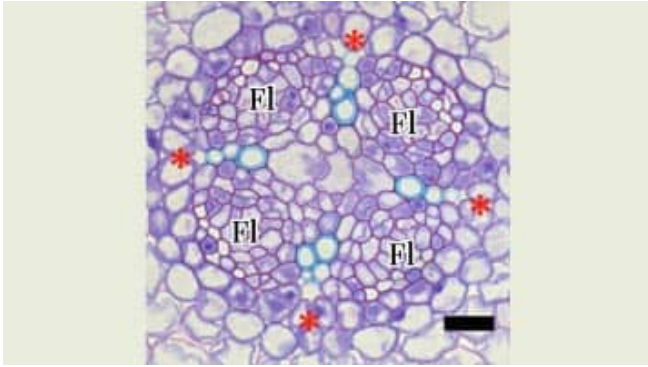
Possuem dois raios de protoxilema.



## Triarcas

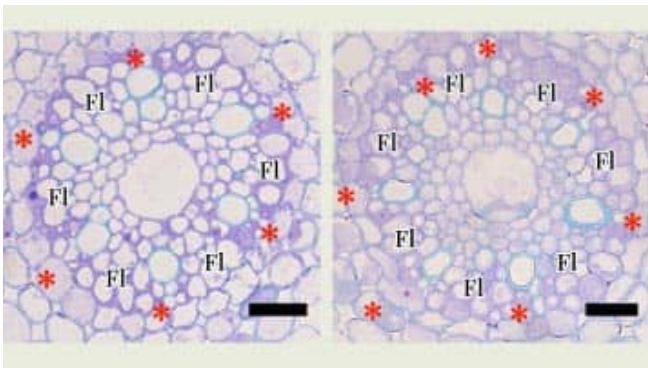


Possuem três raios de protoxilema.



## Tetrarcas

Possuem quatro raios de protoxilema.



## Poliarcas

Possuem cinco ou mais raios de protoxilema.

### Atenção

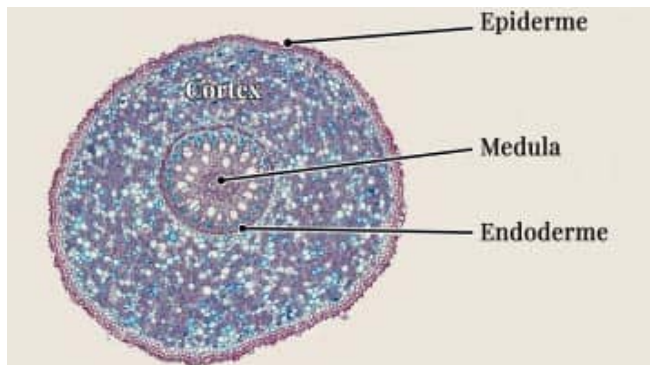
Fl indica o floema e o asterisco vermelho indica os raios de protoxilema.

O xilema tem por característica ser **exarco**, pois a maturação dos elementos traqueais ocorre de forma centrípeta, ou seja, o protoxilema, primeiro elemento formado do xilema, está voltado para a periferia do órgão e o metaxilema, desenvolvido depois do protoxilema, está voltado para o interior. Caso não ocorra a diferenciação do xilema no centro da raiz, este será ocupado por uma medula parenquimática.

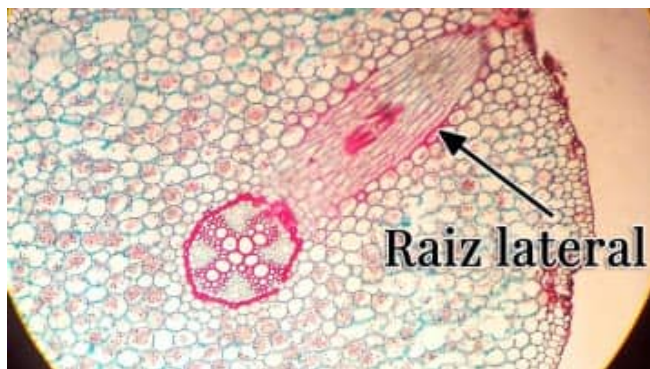
Nas monocotiledôneas, as raízes são sempre **poliarcas**. Elas diferem das raízes principais poliarcas das eudicotiledôneas porque possuem medula parenquimática no centro do cilindro vascular, o que é característico de raízes adventícias. Nas raízes principais de eudicotiledôneas, o centro do cilindro vascular é totalmente preenchido por metaxilema. Assim, utilizando as características anatômicas do cilindro vascular (ou estelo) das raízes primárias, podemos determinar se são monocotiledôneas ou eudicotiledôneas.

## Desafio

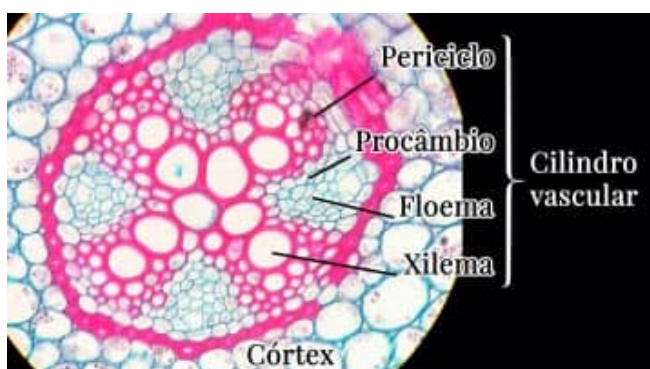
Observe as figuras e localize os raios de protoxilema e diga qual é monocotiledônea e eudicotiledônea.



Corte transversal de raiz de *Smilax* sp., evidenciando a endoderme.

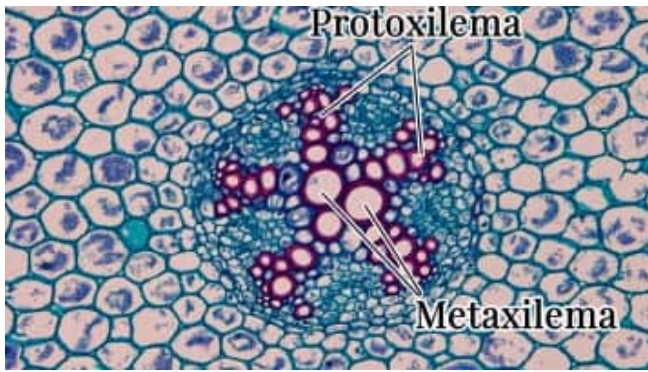


Formação de uma raiz lateral a partir do periciclo em eudicotiledônea.



Corte transversal de raiz primária mostrando o cilindro vascular.





Corte transversal de raiz mostrando o protoxilema e o metaxilema.

Resposta



A primeira (superior a esquerda): Monocotiledônea e as demais: Eudicotiledônea.

## Estrutura secundária da raiz

O desenvolvimento secundário da raiz resulta do surgimento de dois meristemas secundários: **câmbio vascular e felogênio**.

### Câmbio vascular

Tem origem na diferenciação das células procambiais que ficam entre o floema e o xilema primários. Assim, ele apresentará, inicialmente, o formato de faixas, cujo número dependerá do tipo de raiz. Tomemos como exemplo uma raiz do tipo triarca. Nesse caso, o câmbio vascular apresentará três faixas cambiais.

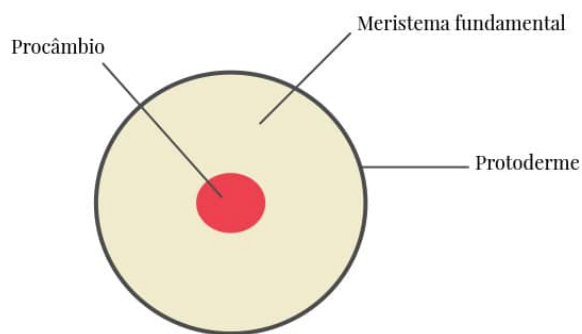
Ato contínuo, as células do periciclo, localizadas de forma oposta aos pólos do protoxilema, iniciam processo de divisão e diferenciação em câmbio vascular, conectando-se às faixas cambiais. Assim, o câmbio vascular passa a envolver por completo a massa central de xilema, empurrando o floema para fora. Por consecutivas divisões, xilema e floema secundários são adicionados à raiz continuamente.

O câmbio vascular que apresenta origem procambial irá produzir todos os elementos dos sistemas axial e radial dos tecidos condutores secundários. Já o câmbio que tem origem no periciclo formará apenas parênquima radial.

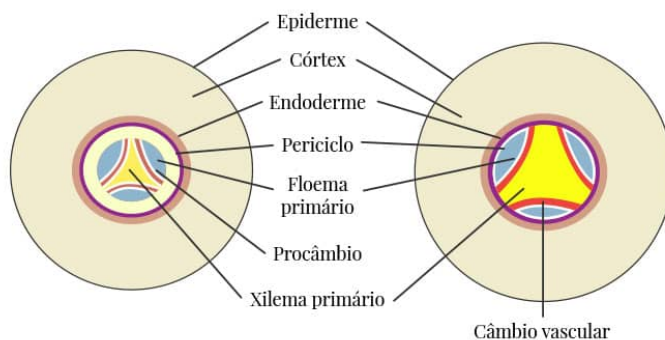
## Felogênio

Também conhecido como câmbio da casca, pode ter origem em qualquer camada da região cortical ou ainda da região mais externa do periciclo. Por característica, o felogênio produzirá súber para o lado externo e feloderme para o lado interno. Juntos, o câmbio da casca, o súber e a feloderme compõem a periderme. Com a formação da primeira periderme da raiz, o córtex e a epiderme são separados do resto da raiz. O córtex só permanecerá no crescimento secundário de raízes tuberosas, como a mandioca.

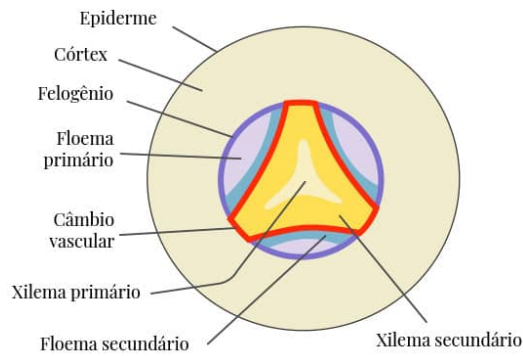
Observe a seguir a sequência de eventos que ocorrem na formação da raiz secundária de eudicotiledônea. Observe, ao final, o córtex e a epiderme sendo descartados.



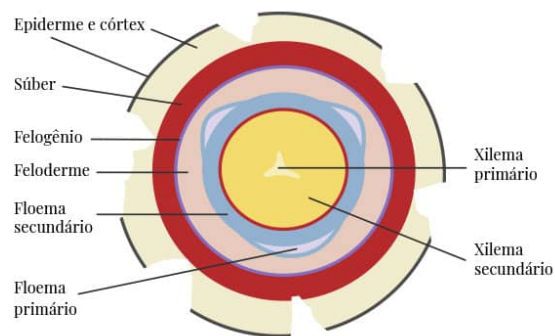
Meristema apical de raiz.



Raiz primária e início do crescimento secundário com o procâmbio transformado em câmbio vascular, em três faixas.



Câmbio vascular completo e surgimento do felogênio.



Corpo secundário da raiz com os tecidos vasculares e de revestimento secundários.

Ao final desse estágio de crescimento, os seguintes tecidos estarão presentes na raiz, do exterior para o interior:

- possíveis remanescentes da epiderme e do córtex;
- periderme;
- periciclo;
- floema primário;
- floema secundário;
- câmbio vascular;
- xilema secundário;
- xilema primário.

Atenção

Em geral, tanto o floema primário, quanto o xilema primário estarão presentes por meio de fibras ou esclereídeos, não sendo mais funcionais.

## Variações no crescimento secundário

As raízes tuberosas, como a beterraba podem se desenvolver por meio de proliferação de parênquima nos tecidos vasculares secundários, por meio de câmbios supranumerários e câmbios adicionais concêntricos. Essas estruturas produzem uma menor quantidade de elementos traqueais e poucos elementos crivados, dando origem a um parênquima de reserva em ambas as direções.



Anéis concêntricos de câmbio vascular e parênquima de reserva da beterraba.

As raízes gemíferas, embora sejam comuns em herbáceas, vêm sendo encontradas em espécies arbóreas florestais tropicais, e são divididas em adicionais e reparativas. Entenda a diferença entre elas:

### Adicionais

São originárias de um sistema radicular não perturbado, por isso, são endógenas. Durante o crescimento secundário da raiz, podem tornar-se perenes ao crescerem de forma simultânea ao câmbio.



### Reparativas

Surgem em resposta a algum tipo de perturbação, em qualquer momento do crescimento secundário da raiz, sendo de característica exógena.

As raízes gemíferas têm como característica a capacidade de originar gemas caulinares e desenvolverem ramos aéreos, como a batata doce.



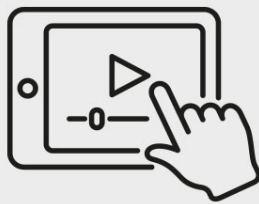
Brotação em raiz principal de batata doce, uma gemífera.



## Os diferentes tipos de raízes e suas adaptações

Assista ao vídeo em que o professor Thiago Braga apresenta as diversas especializações ligadas ao sistema radicular.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



## O caule e a planta



As plantas superiores em seu estágio embrionário ostentam apenas um eixo, nomeado hipocótilo-radicular, que tem por característica possuir em sua porção superior uma ou mais folhas embrionárias, os cotilédones, e um primórdio de gema. O desenvolvimento do caule ocorrerá a partir do epicótilo, região situada acima do cotilédone, ainda que a parte superior do eixo hipocótilo-radicular, abaixo do cotilédone, possa também fazer parte de sua constituição.



Caule de cacaueiro sustentando folhas, flores e frutos.

O caule é o órgão da planta responsável pela sustentação de folhas, flores, estróbilos e frutos, bem como pela condução de seiva. Via floema, o caule irá transportar os açúcares produzidos nas folhas, para os locais onde serão consumidos ou armazenados, assim como os hormônios. Pelo xilema, serão transportados hormônios, água e sais minerais das raízes até as folhas, distribuindo por todo o vegetal.

Nas espermatófitas, podemos observar uma estrutura caulinar básica, com a presença de nós e entrenós. São características dos caules, ainda, a presença de gemas apicais e axilares, demonstradas na imagem a seguir.

## Nós

Local em que se insere a folha.



## Entrenós

Região entre dois nós consecutivos.

## Gemas apicais

São as gemas terminais dos caules, que os alongam continuamente.

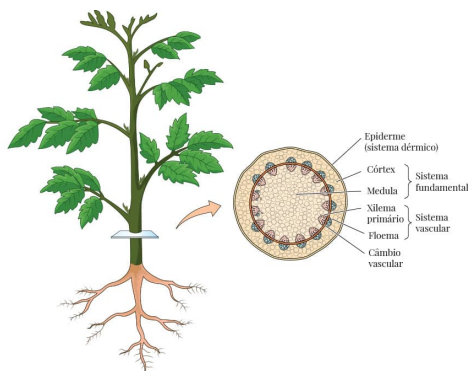
## Gemas axilares

Gemas localizadas logo acima do ponto de inserção da folha.



Caule de goiabeira evidenciando sua estrutura básica.

O caule é composto pelos três sistemas de tecidos: **dérmico, fundamental e vascular**. Na maioria das eudicotiledôneas, também apresentará crescimento secundário, além do primário. Assim como vimos nas raízes, a organização dos tecidos do caule primário de monocotiledôneas e de eudicotiledôneas apresentará diferenças.



Esquema dos tecidos caulinares de uma eudicotiledônea no início do crescimento secundário.

# Origem e formação dos tecidos

Tal qual ocorre na raiz, o caule possui o seu meristema apical, que é responsável por produzir células para o corpo primário da planta, além de estar envolvido na formação dos primórdios foliares e das gemas axilares.

O meristema apical do caule das Angiospermas apresentará o tipo de organização conhecido como **túnica-corpo**.

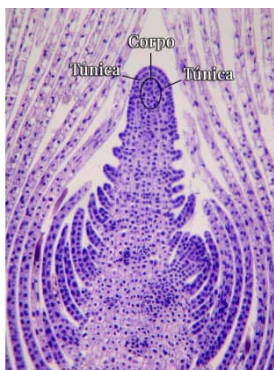
## Túnica

Consiste em uma ou mais camadas de células localizadas de forma periférica. As células da túnica se dividem perpendicularmente à superfície do meristema (plano anticlinal), aumentando-a.

## Corpo

Localizado em uma posição mais interna e adjacente à túnica, apresenta divisão de células em todos os planos, contribuindo para o aumento do volume do meristema e para o aumento da massa da região apical do caule.

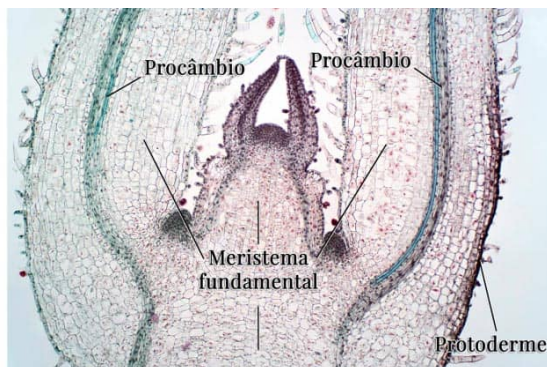
Corpo e túnica possuem suas próprias células iniciais. O ápice caulinar da maioria das angiospermas apresenta em sua formação três camadas de células superpostas, sendo duas camadas de túnica e a camada inicial do corpo, como mostra a imagem a seguir.



Corte longitudinal de meristema apical de caule evidenciando a organização túnica-corpo.

Quando consideramos o ápice caulinar das angiospermas, a maior parte do corpo corresponde a uma área denominada zona de células mães centrais, circundada pelo meristema periférico, que tem sua origem parcialmente na túnica e parcialmente no corpo. Abaixo das células mães centrais, está inserido o meristema da medula. A zona de células mães centrais apresenta baixa atividade mitótica, ao contrário do meristema periférico, que possui alta quantidade de divisões celulares.

A protoderme sempre terá a sua origem na parte mais externa da túnica, enquanto o procâmbio e parte do meristema fundamental serão originados no meristema periférico do corpo. A parte do meristema fundamental que majoritariamente compõe a medula terá sua origem no meristema da medula, como mostra a imagem a seguir.



Corte longitudinal de meristema apical evidenciando os meristemas primários.

O meristema apical do caule, quando em desenvolvimento, origina os primórdios foliares em velocidade tão acelerada que impossibilita a distinção entre os nós e os entrenós, o que pode ser visualizado nas duas últimas imagens. Conforme o crescimento tem continuidade, ocorre o alongamento dos entrenós, possibilitando, assim, a identificação das regiões nodais em que estão inseridas as folhas.

### Atenção

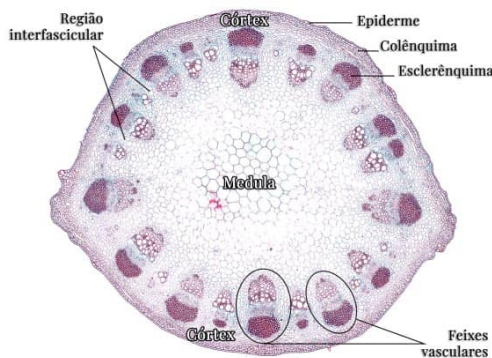
O ápice caulinar, além de contribuir para o crescimento do comprimento do caule, vai dar origem aos primórdios foliares e às gemas axilares.

Assim como ocorre na raiz, o meristema apical do caule, apresentado na imagem anterior, vai dar origem aos meristemas primários protoderme, meristema fundamental e procâmbio, responsáveis respectivamente por originar epiderme, meristema fundamental e tecidos vasculares primários.

## Estrutura primária do caule

Em sua estrutura primária, encontraremos no caule os seguintes tecidos: epiderme, xilema primário e floema primário, parênquima, podendo ainda estar presente colênquima e esclerênquima.

Vamos ver sobre eles a seguir:



Corte transversal de caule primário de eudicotiledônea.

## Epiderme



A epiderme é o tecido de revestimento do corpo primário, originário da protoderme. Tem por característica ser geralmente uniestratificada, conforme vimos na imagem acima, recoberta por cutícula de estrutura e espessura variáveis, a depender da espécie e do ambiente. A presença de estômatos é rara, podendo possuir tricomas e acúleos (esclerificações da epiderme, avasculares, de formato pontiagudo).

A epiderme é um tecido vivo, e suas células se dividem mediante mitose, possibilitando sua distensão tangencial durante o crescimento do caule primário.

## CórTEX



O córtex origina-se do meristema fundamental e é formado por parênquima apenas, ou por parênquima mais colênquima, ou ainda por parênquima, colênquima e esclerênquima, como vimos na imagem acima. Em várias espécies, camadas subepidérmicas podem se diferenciar em colênquima ou esclerênquima como tecidos de sustentação.

O córtex caracteriza-se por apresentar espaços intercelulares. Em algumas angiospermas, especialmente as aquáticas, podemos observar o desenvolvimento de grandes espaços intercelulares que armazenam ar, formando um aerênquima que proporciona flutuação à planta. Nesses vegetais, não é observada a presença de tecidos de sustentação na região cortical. O aguapé é um exemplo de planta aquática com aerênquima.

É comum a presença de amiloplastos nas células parenquimáticas, armazenando amido em caules de reserva, como a batata inglesa e o inhame. Nas últimas camadas do córtex, pode haver a formação de uma bainha amilífera. Nas monocotiledôneas, a bainha amilífera tem papel importante no espessamento secundário dos caules, sem a formação de câmbio vascular.

Em algumas plantas, podemos observar ainda a formação de parênquima aquífero para alta retenção de água, como é o caso dos cactos.

### Medula



A medula ocupa a região central do caule, como pode ser visto no corte transversal apresentado na imagem acima, e é constituída apenas por tecido parenquimático. Pode ocorrer a presença de células secretoras de tanino, assim como pode ser uma região de reserva, especialmente de amido.

### Região interfascicular



Córtex e medula são muitas vezes contínuos por meio das regiões interfasciculares. Constituídas apenas de parênquima, essas regiões se localizam entre os feixes vasculares, unindo o córtex e a medula, o que é visível na imagem acima. Pode ser ampla ou extremamente reduzida. Nas eudicotiledôneas, tem função na diferenciação em câmbio vascular interfascicular no início do crescimento secundário.

### Cilindro vascular

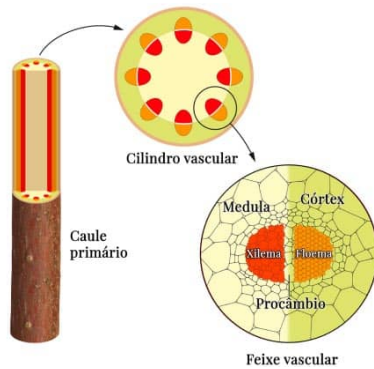


O cilindro vascular compreende os tecidos xilema e floema primários, originários do procâmbio, e o periciclo. O periciclo é a camada periférica que delimita o cilindro vascular. Formado por uma ou mais camadas de células parenquimáticas e pouco diferenciado do ponto de vista morfológico, as células do cilindro vascular têm alta capacidade de divisão, de características meristemáticas. Pode ter função na formação do primeiro felogênio e na origem das raízes adventícias caulinares.

## Feixes vasculares

Os tecidos condutores estão organizados em estruturas denominadas feixes vasculares, em que o metafloema fica oposto ao metaxilema, com o procâmbio entre eles, conforme a imagem a seguir. Os feixes

vasculares caulinares podem ser colaterais, bicolaterais ou concêntricos.

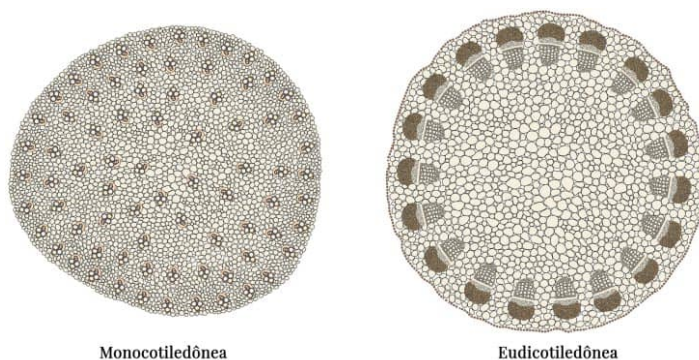


Detalhe do feixe vascular colateral de um caule primário de eudicotiledônea.

Em eudicotiledôneas, os feixes vasculares são organizados lado a lado e formam um anel em corte transversal, com as projeções de protoxilema mergulhadas na medula, caracterizando uma formação **endarca**. Esses feixes estarão sempre disposto de como que o floema se volte para o córtex e o xilema, para a medula.

Nas monocotiledôneas, os feixes vasculares podem se distribuir em anéis concêntricos ou podem ser espalhados aleatoriamente no tecido fundamental.

Quando dispostos aleatoriamente, não se tem a delimitação clara de córtex e de medula.



Cortes transversais de caule primário de monocotiledônea e de eudicotiledônea.

## Atenção

O arranjo dos feixes vasculares no caule é uma característica fundamental na distinção entre caules de monocotiledôneas e de eudicotiledôneas, conforme mostrado na imagem anterior.

Nas monocotiledôneas, os feixes vasculares são sempre fechados, isto é, o procâmbio desaparece na maturidade, sem formar câmbio vascular, mantendo as características de corpo primário. Já nas



eudicotiledôneas, os feixes vasculares podem ser abertos ou fechados, e estes formarão câmbio vascular a partir do procâmbio no início do crescimento secundário.

## Crescimento secundário nos caules



Exemplo de gimnospermas.

O corpo das plantas é formado pelo conjunto de tecidos meristemáticos e permanentes envolvidos com o espessamento do órgão que, como vimos, acontece nas raízes e nos caules. Entre as espermatófitas, observamos duas formas distintas de espessamento, que diferencia as eudicotiledôneas e gimnospermas das monocotiledôneas.

O corpo secundário nos caules de eudicotiledôneas e gimnospermas é desenvolvido a partir da formação do câmbio vascular no procâmbio e na região interfascicular, levando ao espessamento do órgão, enquanto nas monocotiledôneas, o processo de espessamento não tem o envolvimento de um câmbio vascular.

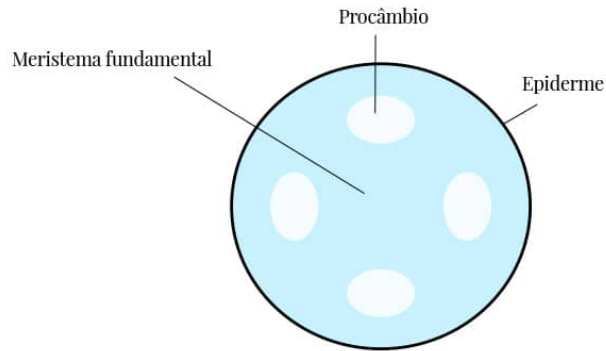
O corpo secundário nos caules de eudicotiledôneas e gimnospermas é desenvolvido a partir da formação do câmbio vascular no procâmbio e na região interfascicular, levando ao espessamento do órgão, enquanto nas monocotiledôneas, o processo de espessamento não tem o envolvimento de um câmbio vascular.

Em razão disso, vamos estudá-los separadamente.

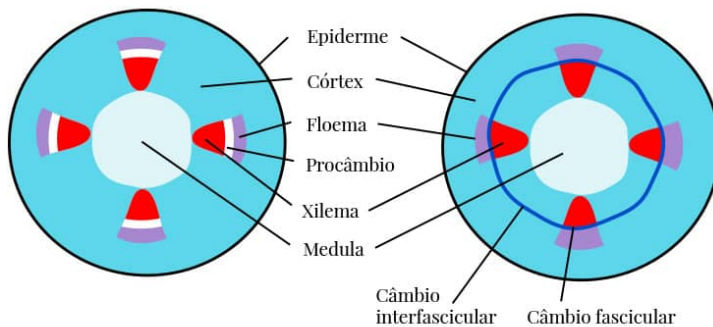
### Estrutura secundária do caule de eudicotiledôneas e gimnospermas

O corpo secundário maduro do caule de eudicotiledôneas e gimnospermas é formado pelos tecidos vasculares e de revestimento secundários, além de medula e córtex parenquimáticos, muitas vezes ausentes, como pode ser visto a seguir. Em muitos caules secundários, há formação de uma casca.

Veja a seguir o esquema do desenvolvimento caulinar até a formação do caule secundário:

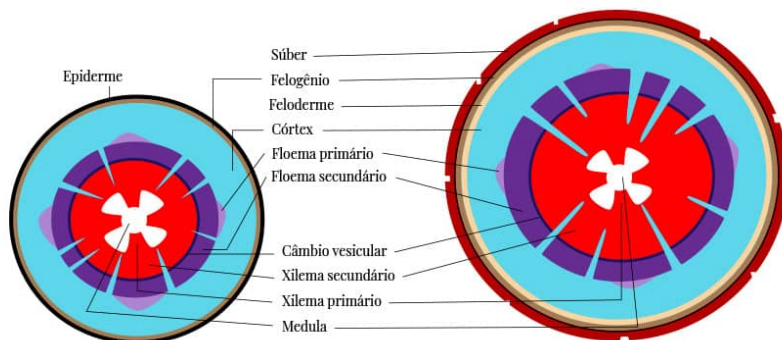


A - Ápice meristemático.



B - Corpo primário.

C - Início da formação do corpo secundário com o surgimento do câmbio vascular.



D - Corpo secundário jovem, ainda com epiderme revestindo por fora da periderme.

E - Caule secundário totalmente desenvolvido.

## Periderme



Tecido que reveste o caule secundário, produzida pelo felogênio. Surge após o início do espessamento com a presença de xilema e floema secundários, conforme demonstrado na fase E.

Geralmente, apresenta [lenticelas](#). É o componente externo da casca e, em muitas espécies, forma [ritidoma](#).

### Córtex

Região entre a periderme e o floema secundário, na qual permanecem os [mesmos tecidos do corpo primário](#). É comum desaparecer em muitas espécies quando a casca se solta. Em caules de reserva, permanece como região de armazenamento.

### Medula

Região central do cilindro vascular, constituída apenas por parênquima; geralmente desaparece com o envelhecimento da planta.

### Floema secundário

Localizado na periferia do caule secundário, o primeiro floema secundário gerado mantém as fibras do floema primário mergulhadas no córtex. Ele é descartado e renovado sempre que a casca se solta espontaneamente.

### Câmbio vascular

É o meristema secundário que dá origem às células do [sistema axial](#) e do [sistema radial](#). Origina-se do procâmbio dos feixes vasculares e das células do parênquima interfascicular, conforme podemos ver na fase C da imagem anterior. Fica localizado entre o floema e o xilema secundários.

### Xilema secundário

Mantém o xilema primário mergulhado na medula, porém não funcional (veja fases D e E da última imagem). Forma os anéis de crescimento nos caules secundários de muitas árvores, conforme as

condições do ambiente.

### Casca



Estrutura complexa, composta por todos os tecidos externos ao câmbio vascular. De acordo com o grupo taxonômico, sua constituição pode variar.

## Lenticelas

Aberturas originadas do afrouxamento das células do súber, características de periderme.

## Litidoma

Sobreposição de peridermes.

## Mesmos tecidos do corpo primário

Parênquima, colênquima e esclerênquima.

## Sistema axial

Células com função de condução, sustentação e armazenamento.

## Sistema radial

Células com função de transferência, armazenamento e síntese de metabólitos secundários.

# Variações cambiais em caules e lenhos de reação de Eudicotiledôneas e Gimnospermas

Nos estudos anatômicos dos caules secundários, encontramos morfologias muito peculiares formadas por ação do câmbio vascular. Sabemos que ele é o meristema que dá início à formação do corpo secundário das Eudicotiledôneas e das Gimnospermas. Nas plantas autossuportantes, o câmbio vascular produz xilema e floema secundários em camadas normais, formando cilindros homogêneos ao longo do caule.

Entretanto, há dois tipos de formações do cilindro vascular comandadas pelo câmbio, que se caracterizam pela irregularidade e diversidade de arranjos: **variações cambiais em caules lianescentes e lenhos de reação.**

### Variações cambiais

São padrões diversificados de crescimento secundário dos caules, em que se originam um ou mais câmbios vasculares os quais produzem quantidades e arranjos distintos de floema e xilema entre as diferentes espécies.

Nos caules, o [hábito](#) lianescente é típico das plantas chamadas lianas, que escalam outra planta suporte para alcançarem as copas das árvores em busca da luz do sol.

São caules lenhosos, com vasos xilemáticos rígidos, mas que mantêm flexibilidade e resistência mecânica no caule, por serem tecidos macios e abundantes.

As famílias botânicas com maior abundância e diversidade de lianas são:

### Hábito

Tipo de desenvolvimento.



Bignoniaceae



Leguminosae



## Sapindaceae



## Malpighiaceae

**Quais são as características anatômicas dos caules lianescentes que os tornam especiais?**

O sistema vascular apresenta arranjos diferentes entre floema e xilema, devido às variações que ocorrem no câmbio vascular.

As plantas lianescentes têm menor quantidade de xilema em relação às plantas autossuportantes, mesmo que a copa seja do mesmo tamanho.



Os vasos xilemáticos das plantas lianescientes são mais largos, arranjados junto com vasos estreitos, em comparação com as plantas autossuportantes, proporcionando segurança e eficiência na condução de água.

O tipo de variação cambial pode ser utilizado na identificação ou distinção de grupos taxonômicos.

Existe uma grande diversidade de variações cambiais em lianas, e o tipo de variação pode ser utilizado na identificação ou distinção de grupos taxonômicos. Observe os três mais frequentes na organização anatômica entre espécies de lianas:

## Bignoniaceae

É formado por um só câmbio, identificado pelo xilema interrompido por cunhas de floema.

## Malpighiaceae

É formado por vários câmbios entre os xilemas.

## Sapindaceae

Caracteriza-se pela formação de cilindro vascular composto, de fácil identificação.

### Lenho de reação

Também conhecido como madeira de reação, é um xilema secundário em camadas irregulares, formado em resposta a estímulos mecânicos de acordo com características genotípicas. Em corte transversal, vemos anatomicamente a formação de camadas mais largas de lenho de um lado e mais estreitas no lado oposto. Esse lenho é formado por alterações do estado fisiológico do câmbio. Acredita-se que seja influenciado por hormônios.

A formação do lenho de reação leva a planta à posição ereta quando ela está sofrendo algum estresse mecânico forçando uma curva no caule. Além do caule principal, também há formação de lenho de reação nos galho das árvores.

São reconhecidos os seguintes fatores que estimulam a formação do lenho de reação:

- genética;
- vento;
- fonte luminosa ou sombreamento;
- ação da gravidade;
- inclinação das árvores.

Entre os grupos vegetais, encontramos dois tipos de lenho de reação:

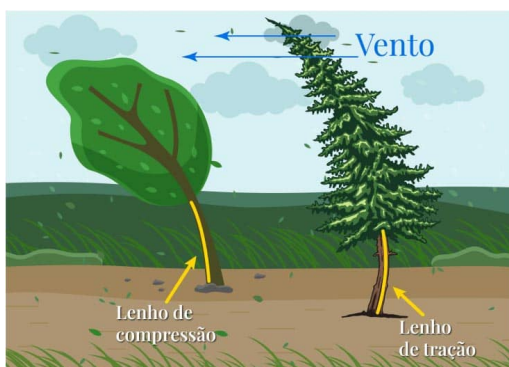
## Lenho de tração

São formados anéis mais largos de xilema unilateralmente, na parte superior da curvatura do tronco ou galho. Esse tipo de lenho possui maior quantidade de celulose e é pouco lignificado. É encontrado entre as magnoliídeas e eudicotiledôneas, logo, nas angiospermas.

## Lenho de compressão

As camadas mais largas de lenho são produzidas na parte inferior da curvatura do tronco ou galho, com maior quantidade de lignina e pouca celulose. É encontrado entre as coníferas, logo, em gimnospermas.

Veja na imagem a seguir uma árvore de eudicotiledônea e uma de conífera sujeitas ao mesmo vento na mesma direção. Esse fator, no entanto, provoca respostas anatômicas diferentes, logo, tipos de lenho de reação diferentes, no que diz respeito à distribuição das camadas de lenho, à posição e à espessura.



Lenhos de tração e de compressão formados em plantas de eudicotiledônea e de conífera sob ação do mesmo vento.

# Espessamento em caules de monocotiledôneas

Como já vimos anteriormente, não há formação de um câmbio vascular nas monocotiledôneas arborescentes ou que tenham caules espessados, como palmeiras e pândanus. O espessamento vai ocorrer sob a ação do **meristema de espessamento secundário (MES)**, que surge na região parenquimática externa aos feixes vasculares ou na bainha amilífera entre os feixes.

Podemos distinguir dois tipos anatômicos de espessamento nas monocotiledôneas:

A partir do momento em que se diferencia e entra em atividade, o meristema de espessamento secundário formado na região externa aos feixes vasculares produz mais parênquima e feixes vasculares para o interior do cilindro vascular e mais parênquima para fora.

Em palmeiras, a formação do meristema de espessamento secundário não se limita à região externa aos feixes, mas ele se forma de modo difuso entre os feixes, ocasionando um espessamento de aparência difusa.

Após o espessamento, um novo revestimento é formado, seja pela produção de uma periderme conforme nas eudicotiledoneas, seja pela formação de células suberizadas (súber estratificado).

Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

### Questão 1

Um pesquisador, ao analisar cortes transversais do cilindro vascular de uma estrutura primária de raiz, realizou um conjunto de afirmativas.

- I. A raiz é poliarca, com uma medula parenquimática no centro do cilindro vascular.
- II. O periciclo está originando uma raiz lateral.
- III. O centro do cilindro vascular é ocupado por metaxilema.

Assinale a opção que identifica o grupo taxonômico e justifica corretamente.

- A A raiz é de monocotiledônea, pelo que se afirma apenas em II.
- B A raiz é de monocotiledônea, pelo que se afirma apenas em I e II.
- C A raiz é de monocotiledônea, pelo que se afirma apenas em II e III.
- D A raiz é de eudicotiledônea, pelo que se afirma apenas em I.
- E A raiz é de eudicotiledônea, pelo que se afirma apenas em III.

**Parabéns! A alternativa B está correta.**

As raízes de monocotiledônea se caracterizam por serem poliarcas e apresentarem uma medula parenquimática no centro do cilindro vascular. A formação de raízes laterais pelo periciclo acontece tanto em monocotiledônea, quanto em eudicotiledônea.

## Questão 2

As palmeiras são monocotiledôneas arborescentes, que possuem espessamento do seu caule, para suportar o crescimento em altura, que pode alcançar mais de 8 metros, como as palmeiras imperiais. As eudicotiledôneas também possuem muitas espécies arborescentes com troncos espessos que suportam o peso e a amplitude de suas copas enormes, como das mangueiras. Embora tenham caules espessos, árvores de monocotiledônea e de eudicotiledônea possuem processos diferentes na formação dos troncos. Entre as opções a seguir, marque a opção que indica o tecido responsável pelo espessamento dos troncos das palmeiras.

- A Câmbio vascular.
- B Câmbio da casca.



- C Meristema de espessamento secundário.
- D Meristema de tração.
- E Meristema de reação.

**Parabéns! A alternativa C está correta.**

As monocotiledôneas arbóreas possuem um tipo especial de espessamento sem a formação de câmbio vascular. Para que comecem a espessar, células parenquimáticas se diferenciam em meristema de espessamento secundário para produção de novas células parenquimáticas e de feixes vasculares.



## 2 - Hormônios em raízes e caules

Ao final deste módulo, você será capaz de reconhecer os hormônios relacionados à raiz e ao caule e os movimentos vegetais.

# Introdução

Os hormônios vegetais, também conhecidos como fitormônios, regulam e influenciam o desenvolvimento, o crescimento, o movimento e a diferenciação dos vegetais, seja de forma individual ou integrada, em tecidos, células ou órgãos em que estão sendo sintetizados ou mesmo distantes do local de produção.

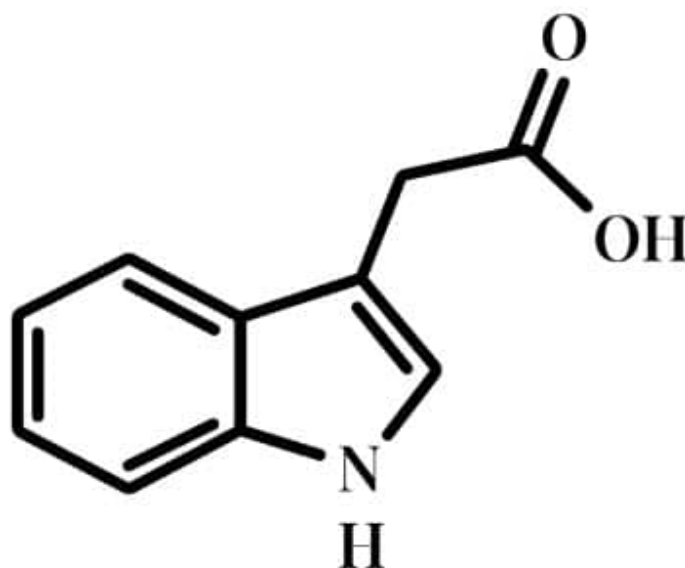
São reconhecidas cinco classes principais de hormônios vegetais:

## Auxina

Existem diversos tipos de auxinas produzidos naturalmente, sendo o ácido indolacético (AIA) considerado o principal. Também há auxinas sintéticas presentes no mercado (sintetizadas industrialmente).

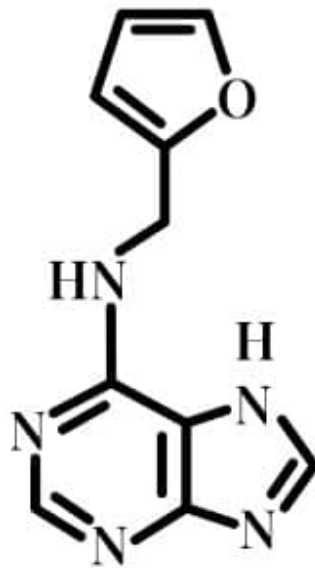
Este hormônio atua de diversas formas nas plantas. Vegetais que possuem estimulação através do uso de auxina apresentam forte dominância apical, com poucos ramos laterais e desenvolvimento de frutos sem sementes.

A auxina é um hormônio produzido pelas células meristemáticas principalmente na extremidade do caule, mas também pode ser produzida por outros órgãos da planta. Após a produção, é levada para o caule através das células parenquimáticas e chegam às raízes. Pertence à primeira classe de hormônios, pois foi um dos primeiros hormônios vegetais descobertos e a ser estudado.



## Citocinina

A citocinina é um fitormônio que atua em regiões da planta que possuem intensa divisão celular. Esse hormônio é abundante em frutos, sementes em germinação, extremidades das raízes e folhas em desenvolvimento. Possui a função de retardar o envelhecimento da planta, mediante sua capacidade de promover a retenção de substâncias (como aminoácidos) dentro das células.

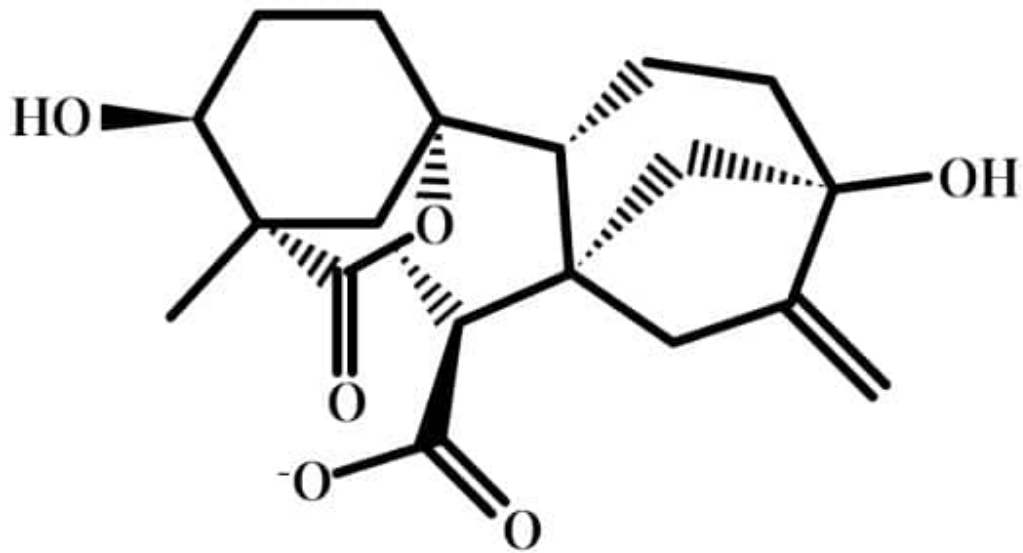


Estrutura molecular da citocinina.

---

## Giberelina

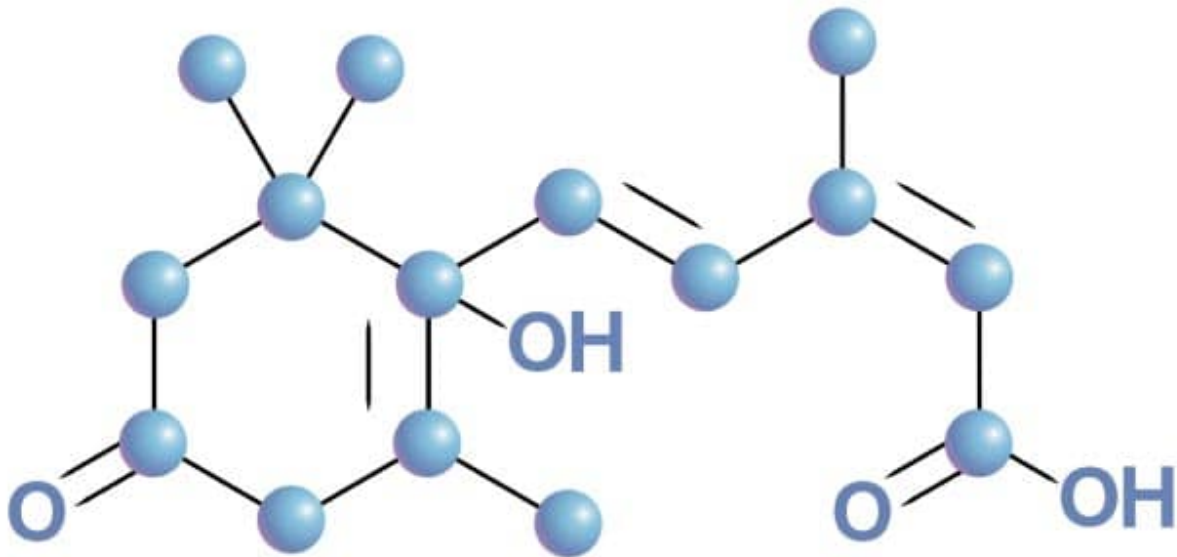
A giberelina, representada na próxima imagem, é um hormônio produzido naturalmente pelos vegetais em diversos órgãos e possui diferentes funções nas plantas. São mais de 135 tipos de giberelinas, sendo o ácido giberélico (A1) o mais conhecido dentre eles.



Estrutura molecular do hormônio giberelina.

## Ácido abscísico

O ácido abscísico é um fitormônio produzido nas extremidades do caule e da raiz, bem como nas folhas. Ele é transportado via xilema pelas plantas e possui ação integrada com outros hormônios em diferentes órgãos. Sua produção está diretamente ligada a períodos de estresse para a planta, como escassez hídrica.

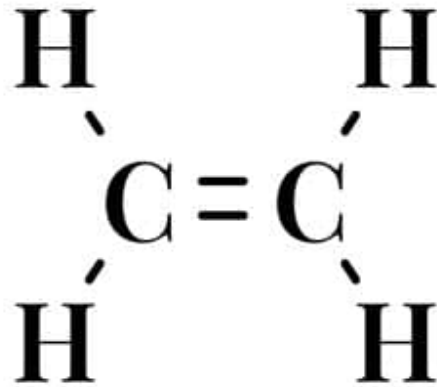


Estrutura molecular do hormônio ácido abscísico.

## Etileno

O etileno é um hormônio vegetal gasoso incolor, produzido em diversas partes das plantas a partir do aminoácido metionina. Por ser um gás, esse hormônio possui grande facilidade de distribuição nas

diferentes estruturas das plantas. Em algumas plantas semiaquáticas, o etileno atua estimulando o crescimento do caule.



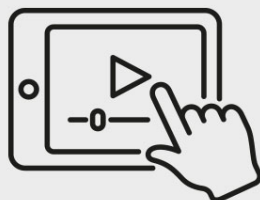
Estrutura molecular do hormônio etileno.



## Aplicação prática dos hormônios vegetais em culturas agrícolas

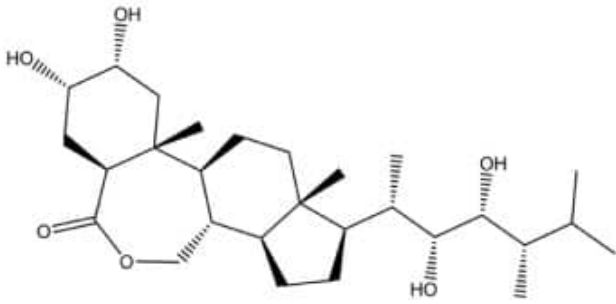
Assista ao vídeo a seguir em que o professor Thiago Braga apresentará a utilização de hormônios vegetais em algumas culturas agrícolas, demonstrando como a correta utilização pode aumentar a produtividade.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



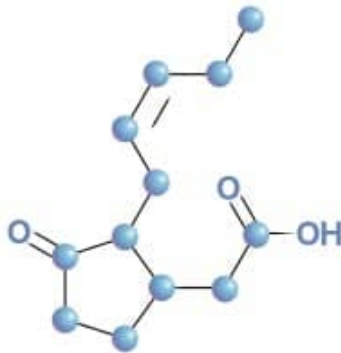
Ainda existe um novo grupo de hormônios vegetais, os **brassinosteroides**, os **jasmonatos** e os **salicilatos**. A seguir vamos entender mais sobre eles.





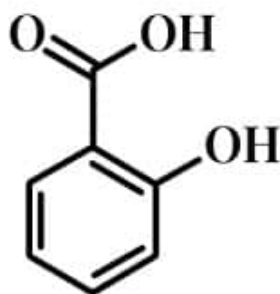
## Brassinosteroides

Hormônios vegetais naturais, os brassinosteroides são encontrados em baixas concentrações em flores, folhas e raízes, e em concentrações mais elevadas em grãos de pólen, sementes imaturas e frutos. Atuam no controle de sinais no crescimento e no desenvolvimento das plantas, com funções na expansão celular, na diferenciação vascular, na [fotomorfogênese](#), na germinação e no desenvolvimento reprodutivo, bem como na senescência foliar. Têm participação parcial no aumento da sensibilidade às auxinas.



## Jasmonatos

O jasmonato é um hormônio vegetal derivado do ácido linolênico, que participa da ativação das defesas das plantas contra insetos e fungos patogênicos. Ainda, atua na regulação do desenvolvimento das anteras e do grão de pólen.



## Salicilato

O salicilato ou ácido salicílico é um hormônio vegetal que se volatiliza quando metilado, sendo importante na resistência sistêmica adquirida. Isto é, quando uma folha é atacada por patógenos, ocorre a síntese de salicilato e metilação, então, ele se volatiliza transmitindo sinal para outras partes da planta e plantas

vizinhas. As principais ações do salicilato são na formação de flores, na longevidade das flores, no aquecimento de tecidos (termogênese) e na inibição de germinação de sementes e de síntese de etileno.

## otomorfogênese

Morfologia originada sob a ação da luz.

Nas raízes, são sintetizados os seguintes hormônios: citocininas e ácido abscísico. No caule, duas regiões sintetizam hormônios:

## Gema apical

Sintetiza auxina, giberelinas e brassinosteroides.

## Caule jovem

Logo abaixo da gema apical, sintetiza giberelinas.

Os hormônios podem atuar no próprio local de produção ou em região distante, sendo necessária a condução até o seu local de ação. A principal forma de condução dos hormônios é através do xilema e do floema.

# Controle hormonal sobre o desenvolvimento das raízes



O desenvolvimento em resposta ao **gravitropismo** que ocorre nas raízes tem ação da **auxina**. O balanço **auxina-citocinina**, dependendo da concentração de cada um, pode inibir ou estimular o desenvolvimento de raízes, e esses hormônios também podem promover a diferenciação dos tecidos vasculares.

A dominância apical nas raízes é regulada pela **citocinina**, enquanto a produção de raízes laterais (ramificação) é regulada pela **citocinina** junto com a **auxina** e o **etileno**.

A especialização das células epidérmicas radiculares tem início sob ação do **ácido abscísico**. Os pelos absorventes ou radiculares têm a sua formação e alongamento regulados pelo **etileno** e **auxina**; no mesmo sentido, o **jasmonato** interage com o **etileno** para promover a formação de pelos radiculares.

## Gravitropismo

Crescimento sob ação da gravidade.

# Controle hormonal sobre o desenvolvimento dos caules

Vários hormônios atuam em diferentes processos metabólicos do caule, seja promovendo, ou inibindo:

## Divisão celular no meristema apical

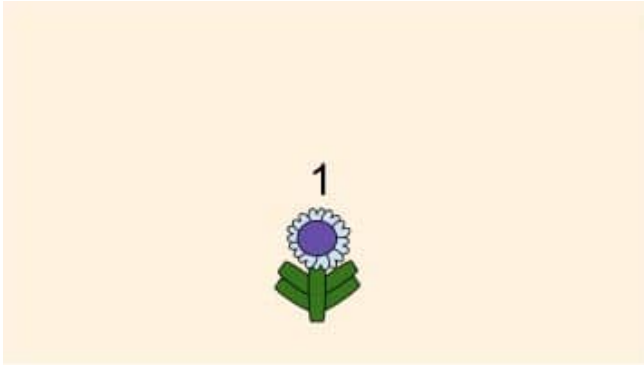
**Promovida** por auxina, citocinina e giberelina.

## Diferenciação dos feixes vasculares no caule

**Promovida** por auxina, citocinina, giberelina e brassinosteroide.

## Alongamento caulinar

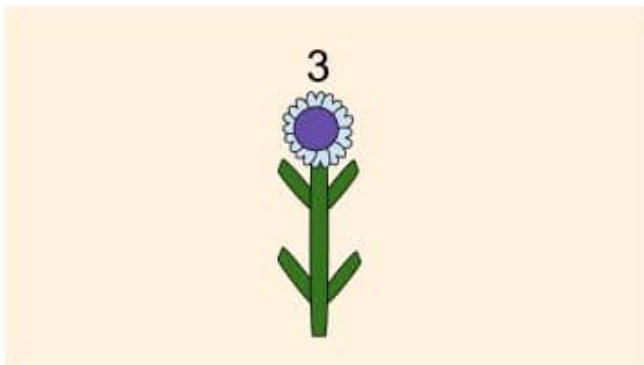
**Promovido** por auxina, citocinina, giberelina (veja e próxima imagem) e brassinosteroide; **inibido** por ácido abscísico, etileno e jasmonato.



Planta sem giberelinas e com comprimento de entrenó muito curto, chamada de planta anã.



Planta média submetida a uma quantidade moderada de giberelina e um comprimento médio de entrenó.



Planta submetida a uma grande quantidade de giberelina e, portanto, possui comprimento de entrenó muito maior porque as giberelinas promovem a divisão celular no caule.

## Crescimento das gemas laterais

**Promovido** por citocinina; inibido por auxina.

## Crescimento radial do caule

**Promovido** por citocinina e etileno.

## Formação de raízes adventícias caulinares

**Promovida** por auxina e etileno; inibida por citocinina e brassinosteroide.

## Dominância apical do caule sob influência da auxina

Sabemos que a auxina produzida no ápice caulinar é responsável pelo alongamento do caule e é altamente influenciada pela luz. Quando estão sob alta concentração de auxina e baixa concentração de citocinina, as células da região meristemática se alongam e o caule cresce.

A dominância apical é um processo fisiológico em que ocorre a inibição do desenvolvimento das gemas axilares próximas à gema apical. Quanto mais próximas estiverem da gema apical, maior será a influência de inibição do seu desenvolvimento. As gemas axilares mais distantes da gema apical estão sujeitas a menor concentração de auxina e maior concentração de citocinina, por isso, sofrem menos influência da inibição e se desenvolvem naturalmente em ramos novos.

Quando cortamos o ápice caulinar, finalizamos com a produção de auxina. Dessa forma, será observada queda na concentração de auxina e aumento da concentração de citocinina na região das gemas laterais próximas ao ápice, que passam a se desenvolver e a ter a dominância apical.

### Atenção

Quando realizamos podas nas plantas, estamos promovendo esse processo fisiológico de quebra da dominância apical.

## Balanço auxina-etileno no alongamento da plúmula

Nos estágios iniciais do desenvolvimento do caule, o balanço da concentração de auxina e etileno determina a formação do gancho plumular.

O gancho plumular é a curvatura da plúmula para baixo, permitindo que a plântula cresça e se mova dentro do solo, protegendo os primórdios foliares e o meristema apical.

### Plúmula



Primórdio de gema formado apenas por um grupo de células meristemáticas ou por um eixo caulinar com entrenós curtos e um ou mais primórdios foliares.

## Balanço giberelina-ácido abscísico no controle da dormência de gemas axilares

Um evento comum observado nas plantas de países temperados é a dormência de gemas durante o período frio.

Quando chega o outono, as temperaturas despencam e os dias vão se tornando progressivamente mais curtos. Essas características do ambiente levam à queda na produção de giberelina e aumento na síntese de ácido abscísico. Consequentemente, as gemas apicais e axilares entram em dormência.

Com o final do inverno, a temperatura vai começando a se elevar progressivamente, estimulando a síntese de giberelinas e a queda na produção de ácido abscísico.

Quando a primavera chega, as temperaturas estão mais elevadas e os dias mais longos, havendo maior concentração de giberelina em relação ao ácido abscísico, o que favorece a quebra de dormência das gemas.

## Movimentos vegetais

Chamamos de **movimentos das plantas** as respostas aos estímulos do ambiente que geram mudança na direção em que os órgãos das Espermatófitas estão se desenvolvendo ou, de forma diferente, que geram mudança a partir do repouso.

São observados especialmente em raízes, caules, folhas e flores. Os movimentos podem ser de dois tipos: **tropismos** e **nastismos**, vejamos a diferença entre eles:



### Tropismo

É o movimento-resposta em direção ao estímulo (tropismo positivo) ou em direção contrária a ele (tropismo negativo).



### Nastismo

É o movimento-resposta cuja direção não é associada ao estímulo.

## Movimentos das raízes

A raiz é um órgão que apresenta pouco movimento. O mais estudado e conhecido é o **gravitropismo**, que é o movimento em resposta à ação da gravidade, ocasionando o desenvolvimento contínuo em direção ou perpendicularmente à força da gravidade, com a ação da auxina.



O aumento de auxina (no lado voltado para a ação da gravidade) inibe o alongamento das células, e as células do lado oposto crescem mais, fazendo com que ocorra uma curva para baixo. Logo, as raízes possuem geotropismo positivo.

As raízes percebem a ação da gravidade por meio dos estatólitos da coifa, que são amiloplastos e funcionam como sensores da força da gravidade, fazendo gerar a resposta gravitrópica.

## Movimentos dos caules

Os principais movimentos observados em caules são os tropismos. Entre os mais estudados e conhecidos estão o gravitropismo, o tigmotropismo e o fototropismo.

A seguir vamos conhecer mais sobre eles.

### Gravitropismo

No caule, observamos um gravitropismo negativo, pois ele cresce em direção oposta à ação da gravidade. Os amiloplastos parecem estar envolvidos com a percepção da gravidade, atuando como estatólitos, do mesmo modo que agem nas raízes. Eles estariam localizados na bainha amilífera, externa aos feixes vasculares. Há evidências de que a auxina participa no desenvolvimento gravitrópico negativo dos caules.

Podemos resumir o gravitropismo do caule pelo seguinte exemplo:



Geotropismo positivo em raiz e negativo em caule.

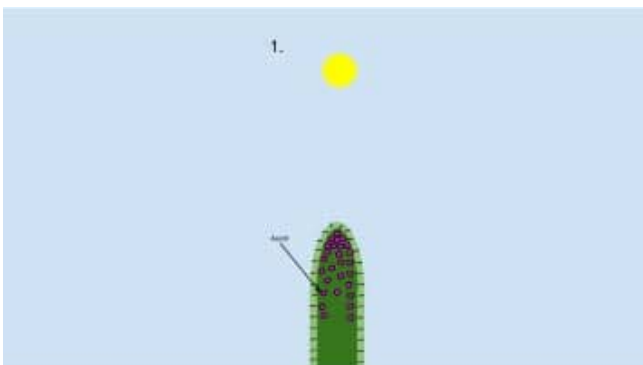
## Exemplo

Vamos considerar o geotropismo de raiz e caule de uma planta desenvolvida em um vaso, recebendo iluminação uniforme em todos os lados. Quando colocada na horizontal, as auxinas que são produzidas na gema apical da raiz se concentram no lado sob ação direta da gravidade, inibindo o alongamento desse lado e alongando as células do lado oposto, fazendo com que a raiz se curve para baixo.

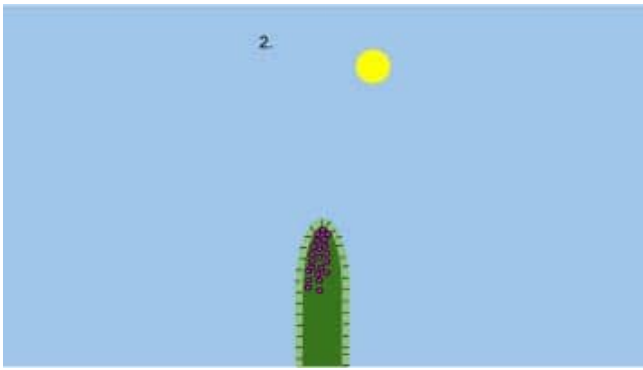
No caule, a auxina produzida no meristema apical se desloca para a área sob ação da gravidade, e para o solo, fazendo com que as células desse lado se alonguem mais do que as células do lado oposto. Nessa situação, o caule irá se curvar para cima.

## Fototropismo

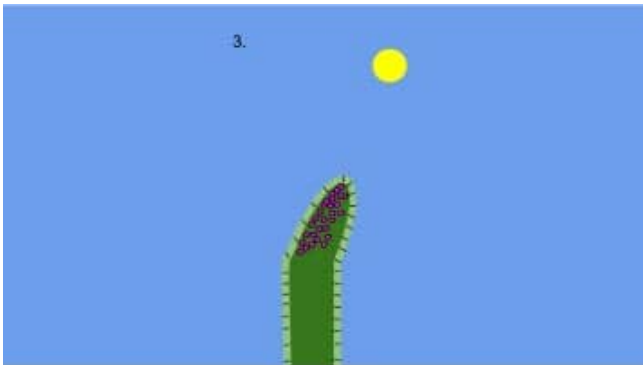
O fototropismo é o movimento da planta quando estimulada pela luz, comandada pelo ápice caulinar. O caule tende a crescer em direção à luz, portanto, apresenta fototropismo positivo. Quem atua nesse movimento é a auxina com a participação de fotorreceptores de luz azul. A luz faz com que a auxina presente na região apical migre para as áreas sombreadas, promovendo o alongamento das células e curvando o caule em direção à luz.



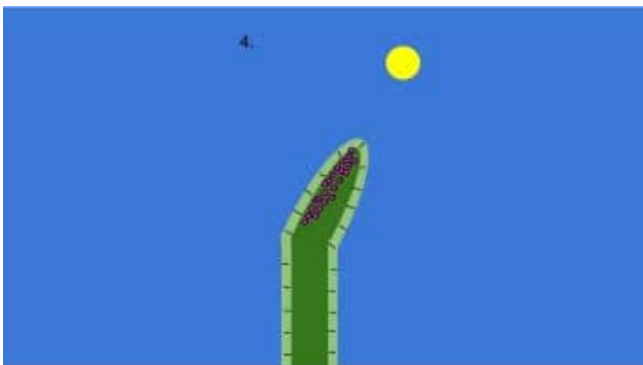
Planta iluminada uniformemente em todos os lados, com a auxina distribuída homogeneamente.



Sol posicionado lateralmente em relação à planta. O posicionamento do Sol faz com que a auxina se mova e fique mais concentrada na área sombreada.

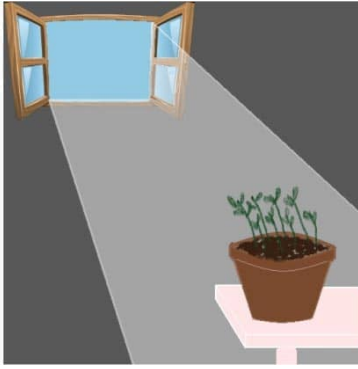


A maior concentração de auxina no lado sombreado promove o alongamento das células, formando a curvatura.



O crescimento do caule segue em direção ao Sol, por ação da auxina.

Este é o movimento que observamos, por exemplo, quando cultivamos plantas dentro de casa:



## Tigmotropismo

O tigmotropismo é o movimento observado em caules volúveis e gavinhas de lianas em contato com um material sólido, como o caule de outra planta, uma cerca ou o caule da própria planta.

O movimento de se enrolar no material tocado ocorre sob ação da auxina, por alongamento rápido das células opostas ao local tocado.



Tigmotropismo em caules de lianas volúveis (A) e em gavinhas (B).



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

### Questão 1

As podas são um processo realizado com frequência em ruas arborizadas, para evitar que os galhos prejudiquem a rede elétrica ou para evitar que machuquem as pessoas que passarem nas calçadas. Ao podar os ápices caulinares, os ramos laterais passam a se desenvolver em decorrência da quebra da dominância apical. Isso significa que

A

a concentração de giberelina aumentou e passou a promover o desenvolvimento das gemas axilares.

- B a concentração de citocinina aumentou e passou a promover o desenvolvimento das gemas axilares.
- C a concentração de auxina aumentou e passou a promover o desenvolvimento das gemas axilares.
- D a concentração de citocinina baixou e passou a promover o desenvolvimento das gemas axilares.
- E a concentração de giberelina baixou e passou a promover o desenvolvimento das gemas axilares.

**Parabéns! A alternativa B está correta.**

A região apical dos caules tem alta concentração de auxina e baixa concentração de citocinina, o que inibe o desenvolvimento das gemas axilares logo abaixo. Quando o ápice é cortado pela poda, cai a concentração de auxina nas gemas próximas da poda e aumenta a concentração de citocinina, promovendo o desenvolvimento das gemas.

## Questão 2

Embora sejam seres sésseis, os vegetais possuem certos movimentos. Algumas plantas têm a capacidade de curvar os caules e realizar seu crescimento em direção à luz. Já as raízes, de maneira geral, crescem em direção ao interior do solo. Marque a alternativa abaixo que cita corretamente o nome do movimento do caule e das raízes, citados neste texto:

- A Tigmotropismo (caule) e fototropismo (raízes).
- B Fototropismo (caule) e gravitropismo (raízes).

- C Gravitropismo (caule) e tigmotropismo (raízes).
- D Gravitropismo (caule) e geotropismo (raízes).
- E Fototropismo (caule) e tigmotropismo (raízes).

**Parabéns! A alternativa B está correta.**

O crescimento orientado no sentido da luz se chama fototropismo; e o geotropismo, também conhecido como gravitropismo, é o crescimento da planta em função do estímulo da gravidade.



## 3 - Nutrição mineral nas plantas

Ao final deste módulo, você será capaz de aplicar os principais conceitos dentro da nutrição mineral nas plantas.

# Considerações iniciais sobre a nutrição mineral nas plantas

A nutrição mineral envolve a absorção, o transporte, a assimilação e a utilização dos íons pela planta. Pertencentes ao grupo dos organismos autotróficos, as plantas retiram  $\text{CO}_2$  da atmosfera e nutrientes minerais e água do solo.



A nutrição mineral é adquirida na forma de íons inorgânicos, por meio das raízes e de sua capacidade para absorver os íons em concentrações baixas na solução do solo. Após a absorção, os íons são transportados para diversas partes, são assimilados e utilizados em várias funções biológicas da planta.

Assim, conseguimos entender porque, apesar de produzir seu próprio alimento, as plantas necessitam se nutrir de minerais do solo.

## Elementos minerais essenciais

São determinados como **nutrientes ou elementos essenciais** aqueles que representam simultaneamente três critérios:

Estão envolvidos diretamente no metabolismo da planta, isto é, são constituintes de molécula, participam de alguma reação etc.

O ciclo de vida da planta não é completado em ausência do elemento essencial.

Nenhum outro elemento poderá substituí-lo, devido à sua especificidade na função.

Os nutrientes essenciais são **obtidos do solo, da água ou do ar**. Todos os nutrientes obtidos do solo são classificados em **macronutrientes** e **micronutrientes, de acordo com a concentração exigida pela planta para seu crescimento e desenvolvimento**. Portanto, trata-se de uma classificação quantitativa: tanto macro quanto micronutrientes são importantes para as plantas, mas sua divisão se baseia nas quantidades requeridas pelo vegetal.



Podemos citar como macronutrientes: nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), silício (Si), cálcio (Ca), magnésio (Mg) e enxofre (S). Os micronutrientes são: ferro (Fe), cobre (Cu), zinco (Zn), manganês (Mn), molibdênio (Mo), boro (B), cloro (Cl), níquel (Ni) e sódio (Na).

### Atenção

Carbono (C), oxigênio (O) e hidrogênio (H), embora sejam essenciais e necessários à planta em elevadas concentrações, não são considerados macronutrientes, porque não são retirados das partículas minerais do solo.

### Exemplo

Podemos considerar o **micronutriente molibdênio**, que é requerido pela planta em menor quantidade que o macronutriente nitrogênio. Para cada átomo de molibdênio, são exigidos um milhão de átomos de nitrogênio. Mas, se o nitrogênio for suprido e o molibdênio não, a planta não crescerá de forma adequada, pois não haverá síntese de aminoácidos e de proteínas envolvidas com o crescimento vegetal. Logo, a ausência desse micronutriente pode provocar consequências negativas para o vegetal.

# Mobilidade de elementos no corpo da planta decorrente de deficiência

A deficiência de minerais nas plantas pode ser percebida por sintomas que se apresentam primeiramente nas folhas velhas ou nas folhas jovens. Isso se dá devido ao grau de mobilidade dos elementos no corpo das plantas.

A carência nutricional é percebida nas plantas de acordo com a mobilidade do mineral da seguinte forma:

## Primeiro nas folhas mais velhas

Quando há a carência de elementos móveis, eles são translocados via floema das folhas mais velhas para as mais jovens. Assim, percebe-se a deficiência de elementos móveis.

## Primeiro nas folhas mais jovens

Quando a deficiência é de elementos imóveis.

### Saiba mais

A citocinina parece ser o hormônio envolvido na mobilização de nutrientes.

### Quais são os elementos móveis e os elementos imóveis?

Características da mobilidade dos elementos essenciais	
Móveis	Imóveis
Nitrogênio	Cálcio



Características da mobilidade dos elementos essenciais	
Móveis	Imóveis
Potássio	Enxofre
Magnésio	Ferro
Fósforo	Boro
Cloro	Cobre
Sódio	
Zinco	
Molibdênio	

Quadro: Características da mobilidade dos elementos essenciais.  
Extraída de Taiz *et al*, 2017, adaptada por Regina Moura.

## Principais nutrientes minerais, funções e suas deficiências

As deficiências minerais nas plantas representam a falta completa ou a insuficiência de um elemento essencial para o desenvolvimento pleno da planta.

Consequências:

- Causam desestabilização no metabolismo e no funcionamento do vegetal.
- Resultam em distúrbio nutricional.
- São expressas no corpo da planta por meio de sinais característicos visíveis.

Os sintomas de deficiência são percebidos mais facilmente em cultura hidropônica. O diagnóstico é mais difícil em plantas cultivadas no solo por alguns motivos:

Vários elementos podem estar insuficientes ao mesmo tempo.

A insuficiência ou o excesso de um determinado elemento pode levar à carência ou ao acúmulo de outro elemento.

Doenças das plantas causadas por vírus podem originar sintomas semelhantes às deficiências nutricionais.

Diante da deficiência de minerais, as plantas apresentam diversos sintomas que tem relação direta com as funções dos elementos essenciais no metabolismo e no funcionamento normal da planta. A mobilidade do nutriente no vegetal, como vimos, também está relacionado ao desenvolvimento dos sintomas.

### Comentário

Tendo em mente que a necessidade de minerais pelas plantas varia durante seu crescimento e desenvolvimento, e que seus níveis influenciam também a produtividade de constituintes vegetais, é necessário que práticas de análises de solo e do tecido vegetal sejam realizadas para a determinação correta do período de adubação.

Três zonas são identificadas durante o crescimento vegetal, em relação às concentrações de um determinado nutriente:

## Zona de deficiência

Quando a concentração do nutriente é baixa, ocasionando crescimento reduzido. A correção com o aumento na concentração leva à resposta no crescimento.

## Zona adequada

É a concentração ideal, que leva ao crescimento máximo da planta.

## Zona tóxica

É causado pelo excesso de concentração. A continuidade do aumento da concentração nos tecidos leva à paralização do crescimento.

### Nitrogênio



Este elemento é essencial e requerido em maior quantidade pelas plantas, pois constitui as proteínas e os ácidos nucleicos. Sua deficiência leva à inibição do crescimento vegetal. O nitrogênio, juntamente com o ferro e o magnésio, está envolvido na formação da clorofila, e a deficiência de qualquer um desses minerais pode acarretar a clorose (amarelecimento ou branqueamento dos tecidos clorofilados), exemplifica na imagem a seguir, especialmente nas folhas velhas.

A deficiência de nitrogênio de forma mais intensa acarreta o acúmulo de antocianina no vacúolo das células, produzindo coloração púrpura. Além disso, são formadas folhas menores com baixo teor de clorofila e senescência precoce.



Clorose observada em vegetais com deficiência de nitrogênio.

### Fósforo



O fósforo, como fosfato, possui papel importantíssimo como componente integral de vários compostos vegetais, como açúcares, fosfolipídios de membranas, nucleotídeos, ácidos nucléicos etc. Sua deficiência tem como sintoma: plantas pequenas com pouco crescimento; coloração verde escura das folhas mais velhas, seguida da cor púrpura, devido ao acúmulo da antocianina; necrose entre nervuras e folhas jovens avermelhada.



Cor púrpura nas folhas velhas pelo acúmulo de antocianina decorrente da deficiência de fósforo.

## Enxofre



Esse mineral é parte constituinte de acetil-CoA, glutatona, alguns aminoácidos sulfurados como a metionina, entre outros. Sintomas de deficiência desse mineral não são muito comuns, pois a maior parte dos solos possui quantidade considerável, mas quando ocorre, leva a sintomas semelhantes aos observados no caso de deficiência do nitrogênio, incluindo a clorose, a queda no crescimento e o acúmulo de antocianina. Uma diferença observada entre os sintomas de deficiência do enxofre e nitrogênio é que a clorose, de um modo geral, aparece primeiro em folhas mais jovens, devido à baixa mobilidade do enxofre na planta.

## Potássio



O potássio executa papel importante na regulação do potencial osmótico de células vegetais, além de ser necessário para ativação de enzimas ligadas à respiração e à fotossíntese. Sua deficiência é a clorose marginal, que surge como necrose a partir da ápice, geralmente iniciando em folhas mais velhas.

## Cálcio



Esse mineral está relacionado com a formação da lamela média das novas paredes celulares e também é importante para o funcionamento normal da membrana plasmática. A sua deficiência é observada pela necrose de ápices de raízes e da parte aérea nas regiões meristemáticas, nas quais a divisão celular e a formação de parede são intensas. Esses sintomas ainda estão ligados à baixa mobilidade desse mineral na planta.

## Magnésio



O magnésio possui função específica na ativação de enzimas da respiração, da fotossíntese e da síntese de ácidos nucleicos, além de cumprir função estrutural na molécula de clorofila. Possui alta mobilidade no floema, portanto, sua deficiência leva à clorose internervural, que ocorre primeiro nas folhas velhas.



Deficiência de magnésio em folhas de maracujazeiro.

## Ferro



Esse mineral compõe proteínas envolvidas na transferência de elétrons. O primeiro sintoma observado para carência de ferro é o surgimento de clorose entre as nervuras folhas jovens.



Clorose por deficiência de ferro.

## Cobre



O cobre está associado a algumas enzimas envolvidas nas reações redoxes. O sintoma inicial de sua deficiência é a produção de folhas verde-escuras, com manchas necróticas. Quando em deficiência

severa, as folhas podem cair prematuramente. Em cana de açúcar, as pontas ficam caídas.

### Zinco



O zinco está ligado à atividade de algumas enzimas, assim como pode fazer parte da biossíntese de clorofila em algumas espécies. A diminuição do crescimento dos entrenós é diagnóstico da carência de zinco. Em cana de açúcar, formam-se estrias cloróticas verde-claras nas folhas, compondo uma faixa larga.

### Manganês



O manganês está ligado à ativação de algumas enzimas na célula, em particular, descarboxilases e desidrogenases envolvidas no ciclo de Krebs, e participa também da fotossíntese. O principal sintoma da sua deficiência é a clorose internervural associada a pequenas manchas necróticas, que pode ocorrer em folhas jovens ou velhas, dependendo da espécie vegetal e da taxa de crescimento.

### Boro



O boro possui funções ligadas ao alongamento da célula na síntese de ácidos nucleicos, nas respostas a hormônios e na integridade estrutural da parede celular. Os sintomas de sua deficiência variam de acordo com a espécie vegetal e a idade da planta. Pode ocorrer a necrose de folhas jovens, gemas terminais, frutos e tubérculos, assim como é possível a perda da dominância apical, resultando em uma planta altamente ramificada. Em cana de açúcar, as folhas jovens ficam retorcidas.

### Cloro



Presente na fotossíntese, o cloro possui alta solubilidade e grande distribuição nos solos, portanto, sua deficiência é pouco observada. Embora sua deficiência não seja identificada em campo, é observado o acúmulo de cloro em tecidos foliares de plantas de ambiente salino, chegando a níveis tóxicos que resultam em necrose da lâmina foliar.

### Níquel



A enzima urease é a única que necessita de níquel como cofator enzimático nas plantas. Portanto, na deficiência de níquel, as plantas acumulam ureia nas folhas, podendo gerar necrose no ápice.

### Sódio



Esse nutriente atua estimulando o crescimento mediante uma maior expansão celular, e também pode substituir o potássio como um soluto osmoticamente ativo. A maioria das espécies vegetais com metabolismo fotossintético C4 e CAM necessitam de sódio. Sua deficiência leva à clorose e à necrose, ou ainda deixam de florescer.

## Absorção de minerais

A absorção de água e minerais do solo ocorrerá, principalmente, por meio do sistema radicular da planta.

### Atenção

De um modo geral, as raízes esgotam continuamente os nutrientes presentes no solo nas imediações em volta delas. As raízes jovens dos vegetais possuem uma queda na taxa de absorção à medida que se distanciam do ápice radicular, evidenciando que a absorção de minerais é maior em raízes jovens. Essa tendência, no entanto, varia muito, influenciada por diferentes fatores, como tipo de nutriente mineral, espécie vegetal e estado nutricional da planta.

Grande parte das plantas de diferentes espécies possui células radiculares formando associações simbióticas com fungos não patogênicos, conhecidas como micorrizas. Nessa associação, o fungo recebe os nutrientes orgânicos como carboidratos da planta e, em troca, o fungo melhora a capacidade de absorção de água e nutrientes minerais do solo.

A micorriza pode ser ectotrófica ou vesicular arbuscular, a diferença entre elas está ligada às hifas dos fungos. Entenda a diferença:



## Ectotrófica

Quando as hifas formarem uma manta na superfície da raiz e penetrarem entre as células do córtex.

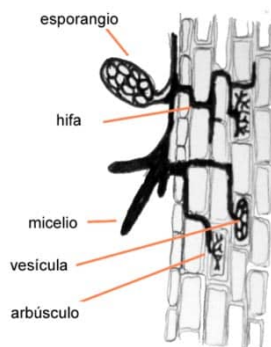


## Vesicular arbuscular

Ocorre quando as hifas se desenvolvem nos espaços intercelulares do córtex e penetram em células individuais, formando vesículas.

Tanto numa micorriza quanto na outra, as hifas do fungo crescem para o solo aumentando a capacidade absorptiva do vegetal, principalmente por minerais encontrados em baixas concentrações no solo.

Veja a seguir a imagem de uma vesicular arbuscular:



Micorriza arbuscular.

Os nutrientes do solo movem-se em direção ao sistema radicular dissolvidos em massa de água, sendo assim carregados pela água que se move do solo para raiz. Os nutrientes também podem se mover para o sistema radicular por difusão.

## As plantas e o nitrogênio

O nitrogênio é um nutriente mineral absorvido em quantidades superiores pela grande maioria das culturas vegetais. O conteúdo de nitrogênio está distribuído na atmosfera, no solo e na biomassa, e ocorre uma troca desse nutriente entre esses ambientes, o que chamamos de ciclo do nitrogênio.

## Saiba mais

São mais de 260 milhões de toneladas de nitrogênio que são transferidos da atmosfera para o solo a cada ano, e apenas o carbono, o oxigênio e o hidrogênio estão presentes em maior quantidade do que o nitrogênio nas plantas.

Esse nutriente pode ser absorvido pelas raízes ou fixado biologicamente com auxílio de microorganismos. Os vegetais possuem a capacidade de estocar altos níveis de nitrogênio na forma de nitrato ou conseguem transportar via xilema sem gerar efeitos deletérios sobre os tecidos da planta. Diferentemente, os altos níveis de amônio podem ser tóxicos para as plantas, pois podem agir afetando a fotossíntese e a respiração.

A assimilação de nitrogênio pela planta depende diretamente da forma como ele é obtido. O nitrogênio na forma de nitrato, quando fornecido para planta, será reduzido pelo vegetal para nitrito e depois para amônio, para então ser assimilado nos compostos orgânicos. Quando o nitrogênio fornecido para a planta está na forma de amônio, pode ser assimilado diretamente em compostos orgânicos como aminoácidos (evitando a toxicidade do amônio).

A fixação biológica do nitrogênio (FBN) representa uma das tecnologias que objetivaram a adaptação de espécies cultivadas às condições tropicais. Essa técnica incorpora o nitrogênio disponível no ar à nutrição vegetal.



Durante a FBN, o nitrogênio da atmosfera é convertido para amônio, para posterior assimilação em compostos orgânicos. Essa fixação biológica pode ser realizada por bactérias de vida livre ou por bactérias associadas com plantas, mediante a simbiose.

**As vantagens do uso da FBN em relação à aplicação de fertilizantes químicos nitrogenados vão desde a redução dos custos envolvidos na produção vegetal, até a redução de emissão de gases e a recuperação de solos de baixa fertilidade. Portanto, nos últimos anos, essa técnica tem sido uma alternativa interessante para os produtores das diferentes culturas vegetais.**

## Uso de fertilizantes

Atualmente, as culturas vegetais são feitas com uso de tecnologias modernas e condições altas de produtividade, entretanto, para que essa produtividade seja alcançada, uma quantidade expressiva de nutrientes é removida do solo.

### Atenção

Com intuito de evitar o aparecimento de deficiências nutricionais nas plantas, o uso de fertilizantes pode ser uma alternativa interessante, pois adicionam nutrientes de volta ao solo, em particular o nitrogênio, o fósforo e o potássio.



Existem diversos tipos de fertilizantes disponíveis nos mercados, desde os fertilizantes químicos, que fornecem nutrientes em formas inorgânicas, até os que derivam de resíduos vegetais ou animais, chamados de fertilizantes orgânicos. Com o uso de fertilizantes, químicos ou orgânicos, os vegetais absorvem os nutrientes principalmente como íons inorgânicos. A maioria dos fertilizantes possui aplicação direta no solo, mas existem fertilizantes que são pulverizados sobre as folhas.

A maioria das plantas consegue absorver os nutrientes que foram adicionados ao solo como fertilizantes, assim como absorvem os nutrientes minerais aplicados às suas folhas por aspersão, na adubação foliar.



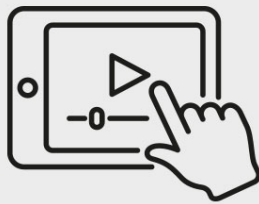
A adubação foliar é uma alternativa interessante, pois ela pode diminuir o tempo de retardo entre a aplicação e a absorção pela planta, sendo um diferencial durante uma fase de crescimento rápido. Ainda, essa adubação poder contornar o problema de restrição de absorção de um nutriente do solo.



## Princípios da adubação orgânica

Assista o vídeo a seguir em que o professor Thiago Braga irá apresentar os benefícios da adubação orgânica para os vegetais, considerando as propriedades físicas, químicas e biológicas do solo.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

### Questão 1

No reino vegetal, grande parte das plantas formam associações simbióticas com fungos que não são patogênicos. Essa associação é extremamente benéfica para os vegetais, pois o fungo melhora a capacidade das raízes em absorver água e minerais do solo. Marque a alternativa abaixo que cita corretamente o nome dessa associação.

- A Clorose.
- B Fertilização química.
- C Zona adequada.

- D Micorriza.
- E Adubação foliar.

**Parabéns! A alternativa D está correta.**

As micorrizas são associações entre fungos e células das raízes das plantas, por meio da qual ambas as partes são beneficiadas: o fungo adquire nutriente e a planta aumenta sua capacidade de absorção. As outras alternativas estão incorretas, pois clorose é um sintoma de deficiência mineral, a fertilização química e adubação foliar representam tecnologias de adição de nutrientes no solo e a zona adequada está relacionada à exigência mineral do vegetal e seu atendimento nutricional.

## Questão 2

Os vegetais necessitam de elementos minerais que são essenciais para o seu desenvolvimento. Esses elementos são classificados como macronutrientes e micronutrientes, de acordo com a exigência do vegetal. Com base nesse contexto, marque a alternativa que cita corretamente elementos minerais essenciais para os vegetais.

- A Lisina e água.
- B Nitrogênio e fósforo.
- C Ácido graxo e glicerol.
- D Glicose e vitamina K.
- E Metionina e treonina.

**Parabéns! A alternativa B está correta.**

Apenas a alternativa B cita minerais (nitrogênio e fósforo), portanto, essa é a única possibilidade correta. As outras alternativas citam elementos como aminoácidos (lisina, metionina e treonina), carboidratos (glicose), vitaminas (K), água e lipídeos (ácido graxo e glicerol)

## Considerações finais

Neste conteúdo, estudamos as características da anatomia da raiz e do caule de Angiospermas, que nos permitem distinguir raízes primárias de raízes secundárias, caules primários de caules secundários, assim como diferenciar as raízes e os caules de monocotiledôneas e de eudicotiledônneas.

Aprendemos que raízes e caules sintetizam diferentes hormônios e que seu desenvolvimento e seu crescimento são influenciados pela ação de hormônios individuais ou em associação, como na dominância apical.

Vimos que, apesar de sésseis, as raízes e caules se movimentam sob a ação de fatores ambientais, como a luz e a gravidade, com forte influência do hormônio auxina. Por fim, entendemos os conceitos nutricionais entre as angiospermas, com ênfase para os elementos essenciais e suas funções, assim como seus sintomas visuais de deficiência.



## Podcast

Neste podcast, o especialista Thiago Braga demonstrará a importância dos conhecimentos anatômicos, fisiológicos e nutricionais para um bom desenvolvimento do vegetal.



Para ouvir o *áudio*, acesse a versão online deste conteúdo.



## Referências

- APPEZZATO-DA-GLORIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2006.
- BRIGHAM, L. A. *et al.* **Meristem-specific suppression of mitosis and a global switch in gene expression in the root cap of pea by endogenous signals**. *Plant Physiology*, v. 118, n. 4, p. 1223-1231, 1998.
- CUTLER, D. F.; BOTHA, T.; STEVENSON, D. W. M. **Plant anatomy**: an applied approach. Malden: Blackwell Publishing, 2007.
- CUTTER, E. G. **Anatomia vegetal**: parte 1. 2. ed. São Paulo: Editora Roca, 2002.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. 10. ed. reimp. São Paulo: Editora Edgard Blücher, 1990.
- EVERT, R. F. **Esau's plant anatomy**: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3th ed. New Jersey: John Wiley & Sons, 2007.
- FREITAS, M. S. M. *et al.* **Sintomas visuais de deficiência de macronutrientes e boro em maracujazeiro-doce**. *Revista Brasileira de Fruticultura*, v. 33, n. 4, p. 1329-1341, dez. 2011.
- MELLOR, N. *et al.* **A core mechanism for specifying root vascular patterning can replicate the anatomical variation seen in diverse plant specie**. *Development*, v. 146, n. 6, p. 1-10, 2019.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.
- SOARES *et al.* **Amorimia exotropa poisoning as a presumptive cause of myocardial fibrosis in cattle**. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 2011, pg. 1227. Consultado na internet em: 29 set. 2021.
- STEUDLE, E. **Water uptake by roots**: effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany*, v. 51, n. 350, p. 1531-1542, set. 2000.
- TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Tradução: Alexandra Antunes Mastroberti *et al.* 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.

VIDAURRE, G. B. *et al.* **Propriedades da madeira de reação**. Floresta e Ambiente, v. 20, n. 1, p. 26-37, 2013.

## Explore +

- Para aprofundar os seus estudos, pesquise o artigo **O papel fisiológico da endoderme**, apresentado no 55º Congresso Nacional de Botânica em 2004, e veja como Carlos Pimentel aborda o tema.
- Um aprofundamento sobre as madeiras de reação poderá ser encontrado no artigo **Propriedades da madeira de reação**, de Graziela Baptista Vidaurre e colaboradores, publicado na revista Floresta e Ambiente em 2013.
- Assista ao vídeo **Tigmotropismo**, disponível no canal Teamz Eduologyz, no YouTube, e veja como os caules e as gavinhas respondem ao tigmotropismo.
- Leia também o artigo **Sintomas visuais de deficiência de macronutrientes, boro e ferro e composição mineral de amoreira-preta**, publicado na revista Pesquisa Agropecuária Tropical em 2015, e veja como Filipe Bittencourt Machado de Souza e colaboradores abordam a temática da nutrição mineral vegetal.