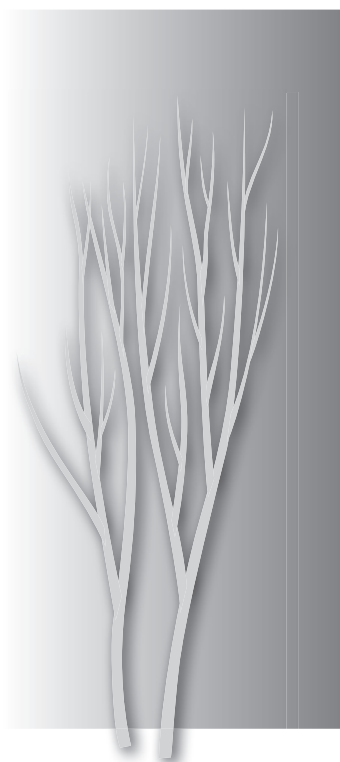




ANATOMIA DAS PLANTAS DE ESAU

Tradução da Terceira Edição Americana

MERISTEMAS, CÉLULAS E TECIDOS DO CORPO DA PLANTA: SUA ESTRUTURA, FUNÇÃO E DESENVOLVIMENTO

RAY F. EVERT

Katherine Esau Professor Emérito de Botânica e Patologia de Plantas,
Universidade de Wisconsin, Madison

Com a assistência de **Susan E. Eichhorn**, Universidade de Wisconsin,
Madison

Trabalho de Tradução

Coordenação da tradução

Carmen Regina Marcatti

Trabalho de tradução

Carmen Regina Marcatti

Marcelo Rodrigo Pace

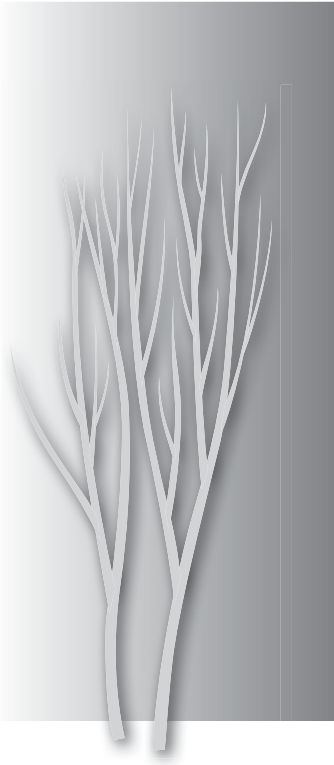
Maria das Graças Sajo

Patricia Soffiatti

Silvia Rodrigues Machado

Tatiane Maria Rodrigues

Veronica Angyalossy



CONTEÚDO

Prefácio..	19
Apresentação..	21
Agradecimentos	23
Referências gerais	25
 Capítulo 1 Estrutura e desenvolvimento do corpo vegetal – uma visão geral..	29
Organização interna do corpo vegetal	31
O corpo de uma planta vascular é composto por três sistemas de tecidos	31
Estruturalmente, raiz, caule e folha diferem primariamente na distribuição relativa dos tecidos vascular e fundamental..	32
Resumo dos tipos de células e tecidos	34
Desenvolvimento do corpo vegetal	35
O plano do corpo da planta é estabelecido durante a embriogênese.	35
Com a germinação da semente, o embrião inicia o seu crescimento e, gradualmente, se desenvolve numa planta adulta	40
REFERÊNCIAS	41
 Capítulo 2 O protoplasto: membrana plasmática, núcleo e organelas citoplasmáticas.	43
Células procarióticas e eucarióticas	44
Citoplasma..	47
Membrana plasmática..	48
Núcleo	51
Ciclo celular	53
Plastídios	54
Os cloroplastos contêm clorofila e pigmentos carotenoides	55
Os cromoplastos contêm somente pigmentos carotenoides	58
Os leucoplastos são plastídios sem pigmentos	58
Todos os plastídios são inicialmente derivados de proplastídios.	59
Mitocôndria	62
Peroxisomos.	63

Vacúolos	65
Ribossomos	67
REFERÊNCIAS	68

Capítulo 3 O protoplasto: sistema de endomembranas, vias secretoras, citoesqueleto e compostos armazenados..

Sistema de endomembranas	77
O retículo endoplasmático é um sistema de membranas tridimensional contínuo que percorre todo o citosol	77
O aparato de Golgi é um sistema de membranas altamente polarizado, envolvido no processo de secreção	79
Citoesqueleto	81
Os microtúbulos são estruturas cilíndricas, compostas de subunidades de tubulina	81
Os filamentos de actina consistem de duas cadeias lineares de moléculas de actina na forma de uma hélice	82
Compostos armazenados	83
O amido se desenvolve na forma de grãos nos plastídios	84
O local de organização do corpo proteico depende da composição da proteína	85
Corpos de óleo brotam das membranas do RE liso por um processo mediado por oleosina	86
Os taninos ocorrem geralmente em vacúolos, mas também são encontrados nas paredes celulares	88
Os cristais de oxalato de cálcio geralmente se desenvolvem em vacúolos, mas também são encontrados nas paredes celulares e na cutícula	88
A sílica é mais comumente depositada nas paredes celulares	91
REFERÊNCIAS	92

Capítulo 4 Parede celular

Componentes macromoleculares da parede celular	100
A celulose é o principal componente das paredes celulares das plantas	100
As microfibrilas de celulose estão embebidas em uma matriz de moléculas não celulósicas	101
Principais hemiceluloses	101
Pectinas	102
Proteínas	103
A calose é um polissacarídeo de parede celular amplamente distribuído	104
As ligninas são polímeros fenólicos depositados principalmente nas paredes celulares de tecidos de sustentação e condução	104
Cutina e suberina são polímeros lipídicos insolúveis mais comumente encontrados nos tecidos de proteção na superfície da planta	106
Camadas da parede celular	107
Com frequência, é difícil distinguir a lamela média da parede primária	107
A parede primária é depositada enquanto a célula está aumentando em tamanho ..	107
A parede secundária é depositada internamente à parede primária, em grande parte ou somente após a parede primária ter cessado seu aumento na área superficial	109
Pontoações e campos de pontoações primárias	110
Origem da parede durante a divisão celular	112
A citocinese ocorre pela formação de um fragmoplasto e de uma placa celular	112
A calose é o principal polissacarídeo de parede presente no início do	

desenvolvimento da placa celular	114
A banda pré-prófase prenuncia o plano da futura placa celular	115
Crescimento da parede celular	116
A orientação das microfibrilas de celulose dentro da parede primária influencia a direção da expansão celular	118
Quando se considera o mecanismo de crescimento da parede, é necessário distinguir entre crescimento em superfície (expansão da parede) e crescimento em espessura	119
Expansão da parede celular primária	120
O término da expansão da parede	121
Espaços intercelulares	121
Plasmodesmos	122
Os plasmodesmos podem ser classificados como primários ou secundários, de acordo com sua origem	122
Os plasmodesmos contêm dois tipos de membranas: membrana plasmática e desmotúbulo	124
Os plasmodesmos possibilitam a comunicação das células	126
O simplasto reorganiza-se durante o crescimento e desenvolvimento da planta	128
REFERÊNCIAS	129

Capítulo 5 Meristemas e diferenciação	143
Meristemas	143
Classificação dos meristemas	144
Uma classificação comum dos meristemas se baseia na sua posição no corpo da planta	144
Os meristemas também são classificados segundo a natureza das células que dão origem às suas células iniciais	146
Características das células meristemáticas	146
Padrões de crescimento nos meristemas	148
Atividade meristemática e crescimento da planta	149
Diferenciação	150
Termos e conceitos	150
Senescência (morte celular programada)	152
Mudanças celulares na diferenciação	154
Um fenômeno citológico comumente observado em células de angiospermas em diferenciação é a endopoliploidia	154
Uma das primeiras mudanças visíveis em tecidos em diferenciação é o aumento desigual no tamanho celular	155
O ajuste celular nos tecidos em diferenciação envolve um crescimento coordenado e intrusivo	156
Fatores que causam diferenciação	157
Técnicas de cultura de tecidos têm sido úteis na determinação das necessidades para o crescimento e a diferenciação	157
A análise do mosaico genético pode revelar padrões de divisão e de destino celular, em plantas em desenvolvimento	159
A tecnologia genética aumentou drasticamente nossa compreensão sobre o desenvolvimento da planta	160
A polaridade representa um componente-chave na formação do padrão biológico e está relacionada ao fenômeno de gradientes	161
As células das plantas se diferenciam de acordo com sua posição	162

Hormônios vegetais	163
Auxinas	164
Citocininas	165
Etileno	166
Ácido abscísico	166
Giberelinas	166
REFERÊNCIAS	167
Capítulo 6 Meristemas apicais	177
Evolução do conceito de organização apical	178
Os meristemas apicais originalmente eram vistos como tendo somente uma célula inicial	178
A teoria da célula apical foi suplantada pela teoria histogênica	178
O conceito túnica-corpo na organização apical se aplica amplamente às angiospermas	179
O ápice caulinar da maioria das gimnospermas e angiospermas mostra um zoneamento citológico	180
Perguntas sobre a identidade das iniciais apicais	180
Ápice caulinar vegetativo	182
A presença de uma célula apical é característica de ápices caulinares de plantas vasculares sem sementes	183
O zoneamento encontrado no ápice de Ginkgo serviu como base para a interpretação do ápice caulinar de outras gimnospermas	184
A presença de zoneamento sobrepondo a configuração túnica-corpo é característica dos ápices caulinares das angiospermas	187
O ápice caulinar vegetativo de <i>Arabidopsis thaliana</i>	189
Origem das folhas	190
Durante todo o período vegetativo, o meristema apical caulinar produz folhas numa ordem regular	191
A iniciação do primórdio foliar encontra-se associada ao aumento na frequência das divisões periclinais no local de iniciação	193
O primórdio foliar aparece em locais que são correlacionados com a filotaxia do caule	194
Origem dos ramos	195
Na maioria das plantas com sementes os meristemas axilares se originam de meristemas isolados	196
Os caules podem se desenvolver a partir de gemas adventícias	198
Ápice radicular	198
A organização apical em raízes pode ser tanto aberta como fechada	199
O centro quiescente não é completamente desprovido de divisões em condições normais	203
O ápice radicular de <i>Arabidopsis thaliana</i>	206
O crescimento do ápice da raiz	208
REFERÊNCIAS	211
Capítulo 7 Parênquima e colênquima	225
Parênquima	225
As células parenquimáticas podem formar massas contínuas como em um tecido parenquimático ou estar associadas a outros tipos celulares em tecidos morfológicamente heterogêneos	226

O conteúdo das células parenquimáticas é um reflexo das atividades das células ..	227
A parede celular das células parenquimáticas pode ser delgada ou espessa	229
Algumas células parenquimáticas – células de transferência – contêm invaginações na parede.	229
As células parenquimáticas variam enormemente em sua forma e arranjo.. . . .	231
Alguns tecidos parenquimáticos – aerênquima – contêm espaços intercelulares particularmente grandes	233
Colênquima.	234
A estrutura das paredes celulares do colênquima é a característica mais distintiva desse tecido	235
Caracteristicamente, o colênquima se encontra em regiões periféricas	237
O colênquima parece ser especialmente bem-adaptado para a sustentação de folhas e caules em crescimento	238
REFERÊNCIAS	239

Capítulo 8 Esclerênquima.. . . .	245
Fibras.	246
As fibras são amplamente distribuídas no corpo vegetal.. . . .	246
As fibras podem ser divididas em dois grandes grupos: xilemáticas ou extraxilemáticas	248
Tanto as fibras xilemáticas quanto extraxilemáticas podem ser septadas ou gelatinosas	251
As fibras comerciais são separadas em fibras macias e fibras duras	252
Esclereídes.. . . .	252
Com base na forma e no tamanho, as esclereídes podem ser classificadas em diferentes tipos.. . . .	253
Assim como as fibras, as esclereídes estão amplamente distribuídas no corpo vegetal	254
Esclereídes em caules.	255
Esclereídes em folhas	255
Esclereídes em frutos	256
Esclereídes em sementes.. . . .	257
Origem e desenvolvimento de fibras e esclereídes	257
Fatores que controlam o desenvolvimento de fibras e esclereídes	262
REFERÊNCIAS	263

Capítulo 9 Epiderme	267
Células epidérmicas comuns	270
As paredes das células epidérmicas variam em espessura	270
A presença de cutícula é a característica mais distintiva da parede periclinal externa das células epidérmicas	271
Estômatos	274
Os estômatos ocorrem em todas as partes aéreas do corpo primário das plantas ..	274
As células-guarda geralmente apresentam formato de rim	277
As células-guarda têm paredes desigualmente espessadas, com microfibrilas de celulose dispostas radialmente	280
Luz azul e ácido abscísico são sinais importantes no controle dos movimentos estomáticos	282
O desenvolvimento de complexos estomáticos envolve uma ou mais divisões celulares assimétricas	282

Diferentes sequências no desenvolvimento resultam em configurações diferentes de complexos estomáticos	286
Tricomas	287
Os tricomas apresentam uma variedade de funções	288
Os tricomas podem ser classificados em diferentes categorias morfológicas	289
Um tricoma é originado como uma protuberância a partir de uma célula epidérmica	289
A fibra do algodão	289
Pelos radiculares	292
O tricoma de <i>Arabidopsis</i>	293
Distribuição espacial das células na epiderme	295
A distribuição de estômatos e tricomas nas folhas não ocorre ao acaso.	295
Há três principais tipos de distribuição espacial de células na epiderme da raiz de angiospermas	297
Outras células epidérmicas especializadas.	299
As células silicosas e suberosas frequentemente ocorrem juntas	299
As células buliformes são altamente vacuoladas	300
Algumas células epidérmicas contêm cristólitos.	301
REFERÊNCIAS	303

Capítulo 10 Xilema: tipos celulares e aspectos do desenvolvimento	317
Os tipos celulares do xilema	320
Elementos traqueais – traqueídes e elementos de vaso – são as células condutoras do xilema	320
As paredes secundárias da maioria dos elementos traqueais contêm pontuações ..	322
Os vasos são condutos de água mais eficientes do que as traqueídes	326
As fibras são especializadas como elementos de sustentação no xilema	329
As células vivas do parênquima ocorrem tanto no xilema primário quanto no secundário	330
Em algumas espécies as células de parênquima desenvolvem protrusões – tilos – que penetram nos vasos	330
Especialização filogenética dos elementos traqueais e das fibras	331
As grandes tendências na evolução do elemento de vaso estão correlacionadas a uma diminuição no seu comprimento.	334
Existem desvios nas tendências evolutivas do elemento de vaso	334
Como elementos de vaso e traqueídes, as fibras sofreram um encurtamento filogenético	335
O xilema primário	337
Existem algumas diferenças estruturais e de desenvolvimento entre as porções iniciais e tardias formadas no xilema primário.	337
Os elementos traqueais primários possuem uma variedade de espessamentos de parede secundária	340
A diferenciação dos elementos traqueais.	341
Os hormônios da planta estão envolvidos na diferenciação dos elementos traqueais	346
As células isoladas do mesofilo em cultura podem se transdiferenciar diretamente em elementos traqueais	348
REFERÊNCIAS	349

Capítulo 11 Xilema: xilema secundário e variações na estrutura da madeira	359
Estrutura básica do xilema secundário.	361
O xilema secundário consiste de dois sistemas distintos de células, o axial e o radial	361
Algumas madeiras são estratificadas e outras, não.	362
Os anéis de crescimento resultam da atividade periódica do câmbio vascular	362
Conforme a madeira se torna mais velha, gradualmente se torna não funcional em condução e armazenamento	366
O lenho de reação é um tipo de madeira que se desenvolve em ramos e caules inclinados ou curvados	368
Madeiras	371
A madeira das coníferas é relativamente simples em estrutura	372
O sistema axial das coníferas é constituído principalmente ou inteiramente por traqueídes	372
Os raios de coníferas podem ser constituídos por células de parênquima e traqueídes	372
As madeiras de muitas coníferas contêm canais resiníferos.	374
A madeira das angiospermas é mais complexa e variada do que a das coníferas	377
Com base na porosidade, dois tipos principais de madeiras de angiospermas são reconhecidos: com porosidade difusa e anéis porosos ou semiporosos	378
A distribuição do parênquima axial mostra muitos padrões de gradação	380
Os raios de angiospermas geralmente contêm somente células de parênquima	380
Espaços intercelulares semelhantes aos canais resiníferos de gimnospermas ocorrem na madeira de angiospermas.	383
Alguns aspectos do desenvolvimento do xilema secundário	383
Identificação de madeira	387
REFERÊNCIAS	388
Capítulo 12 Câmbio vascular	397
Organização do câmbio	397
O câmbio vascular contém dois tipos de células iniciais: iniciais fusiformes e iniciais radiais.	397
O câmbio pode ser estratificado ou não estratificado.	399
Formação do xilema secundário e do floema secundário	400
Iniciais <i>versus</i> suas derivadas diretas	403
Mudanças no desenvolvimento	405
A formação de novas iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes ou de seus segmentos é um fenômeno comum	407
Os domínios podem ser reconhecidos dentro do câmbio	411
Mudanças sazonais na ultraestrutura da célula cambial	411
Citocinese das células fusiformes.	416
Atividade sazonal	417
O tamanho do incremento de xilema produzido durante um ano geralmente excede ao do floema	419
Uma sazonalidade distinta na atividade cambial também ocorre em muitas regiões tropicais	421
Relações causais em atividade cambial.	424
REFERÊNCIAS	425

Capítulo 13 Floema: tipos celulares e aspectos do desenvolvimento	435
Tipos celulares do floema	437
O elemento de tubo crivado das angiospermas	438
Em alguns táxons as paredes dos elementos de tubo crivado são notavelmente espessas	440
As placas crivadas geralmente ocorrem nas paredes terminais	441
A calose aparentemente atua no desenvolvimento do poro crivado	443
Mudanças na aparência dos plastídios e na aparência da proteína-P são indicadores iniciais do desenvolvimento do elemento de tubo crivado	444
A degeneração nuclear pode ser cromatolítica ou picnótica	452
Células companheiras	455
O mecanismo de transporte floemático em angiospermas	459
A folha fonte e o floema da nervura de pequeno porte	462
Vários tipos de nervuras de pequeno porte ocorrem em folhas de dicotiledôneas	464
As espécies tipo 1 com células companheiras especializadas, denominadas células intermediárias, são carregadoras simplásticas	464
As espécies com nervuras de pequeno porte tipo 2 são carregadoras apoplásticas	465
A coleta de fotoassimilados pelas nervuras de pequeno porte pode não envolver um passo ativo em algumas folhas	466
Algumas nervuras de pequeno porte contêm mais do que um tipo de célula companheira	466
As nervuras de pequeno porte de lâminas foliares de Poaceae contêm dois tipos de tubos crivados de metafloema	466
A célula crivada de gimnospermas	467
As paredes das células crivadas são caracterizadas como primárias	468
A calose não desempenha um papel no desenvolvimento do poro da área crivada em gimnospermas	468
Entre as gimnospermas há pouca variação na diferenciação das células crivadas	469
Células de Strasburger	470
O mecanismo de transporte do floema nas gimnospermas	471
Células parenquimáticas	472
Células esclerenquimáticas	472
Longevidade dos elementos crivados	473
Tendências na especialização dos elementos de tubo crivado	474
Elementos crivados de plantas vasculares sem sementes	475
Floema primário	476
REFERÊNCIAS	480
Capítulo 14 Floema: floema secundário e variações na sua estrutura	489
Floema de conífera	491
Floema de angiosperma	495
Os padrões formados pelas fibras podem ser de significância taxonômica	495
Os elementos de tubo crivado secundários mostram variação considerável em forma e distribuição	495
Diferenciação no floema secundário	500
As células esclerenquimáticas no floema secundário comumente são classificadas como fibras, esclereídes, e fibroesclereídes	502
O floema condutor constitui apenas uma pequena parte da casca interna	504
Floema não condutor	506
O floema não condutor difere estruturalmente do floema condutor	506

A dilatação é o meio pelo qual o floema se ajusta ao aumento em circunferência do eixo como resultado do crescimento secundário	507
REFERÊNCIAS	508
Capítulo 15 Periderme	511
Ocorrência	511
Características de seus componentes.	513
O felogênio é relativamente simples em estrutura	513
Vários tipos de células do felema podem surgir do felogênio	513
Existe considerável variação na largura e composição da feloderme	516
Desenvolvimento da periderme	517
Os locais de origem do felogênio são variáveis	517
O felogênio tem origem por divisões de vários tipos de células	519
O tempo de surgimento da primeira e subsequentes peridermes varia	519
Morfologia da periderme e do ritidoma	522
Poliderme.	524
Tecido protetor em monocotiledôneas	524
Periderme de cicatrização.	525
Lenticelas.	526
Três tipos estruturais de lenticelas são reconhecidos nas angiospermas lenhosas	527
A primeira lenticela frequentemente surge abaixo do estômato	528
REFERÊNCIAS	528
Capítulo 16 Estruturas secretoras externas	533
Glândulas de sal	535
Vesículas de sal secretam em um grande vacúolo central	535
Outras glândulas secretam sal diretamente para o exterior	536
As glândulas bicelulares das Poaceal	536
As glândulas multicelulares das eudicotiledôneas	537
Hidatódios	537
Nectários	540
Os nectários de <i>Lonicera japonica</i> exudam néctar dos tricomas unicelulares	542
Os nectários de <i>Abutilon striatum</i> exudam néctar a partir de tricomas multicelulares	542
Os nectários de <i>Vicia faba</i> exudam néctar via estômatos	543
Os açúcares mais comuns no néctar são sacarose, glicose e frutose	545
Estruturas intermediárias entre nectários e hidatódios	547
Coléteres	548
Osmóforos	549
Tricomas glandulares que secretam substâncias lipofílicas.	550
Desenvolvimento dos tricomas glandulares	551
As estruturas glandulares das plantas carnívoras	552
Tricomas urticantes	554
REFERÊNCIAS	555
Capítulo 17 Estruturas secretoras internas	563
Células secretoras internas	563
As células de óleo secretam seus óleos em uma cavidade de óleo	565
As células de mucilagem depositam sua secreção entre o protoplasto e a parede celulósica	566

O tanino é a inclusão mais notável em numerosas células secretoras..	567
Cavidades e canais secretores	568
Os canais secretores mais conhecidos são os canais de resina das coníferas	569
O desenvolvimento das cavidades secretoras parece ser esquizógeno	570
Os canais e cavidades secretores podem surgir sob estímulo de injúria	572
As kino veias são um tipo especial de canais traumáticos..	574
Laticíferos	574
Com base na sua estrutura, os laticíferos são agrupados em duas classes	
principais: articulados e não articulados	575
O látex varia no aspecto e na composição.	577
Os laticíferos articulados e não articulados aparentemente diferem	
citologicamente uns dos outros	578
Os laticíferos estão amplamente distribuídos no corpo da planta, refletindo seu	
modo de desenvolvimento	581
Laticíferos não articulados..	581
Laticíferos articulados	583
A principal fonte da borracha comercial é a casca da árvore da seringueira, <i>Hevea</i>	
<i>brasiliensis</i>	586
A função dos laticíferos não é clara.	587
REFERÊNCIAS	588
Adendo: Outras referências pertinentes não citadas no texto	597
Glossário	621
Índice onomástico	649
Índice remissivo	681