



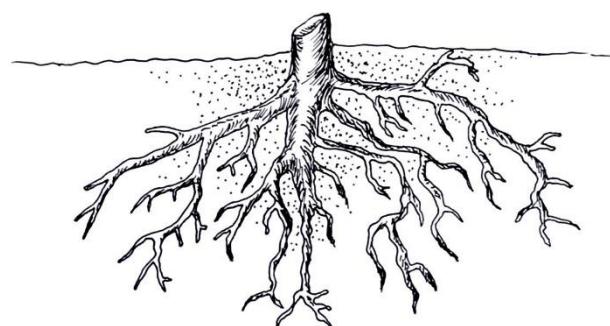
CADERNO DE APOIO

Unidade Curricular de Anatomia e Histologia Vegetal

Licenciatura em Biologia – 2021/2022

Hélia Cardoso, Luiz Gazarini

O Sistema Radicular



Índice

1. Introdução	3
2. Anatomia do sistema radicular	4
2.1. Classe <i>Magnoliopsida</i> (angiospérmicas dicotiledóneas)	4
2.2. Classe <i>Liliopsida</i> (angiospérmicas monocotiledóneas)	4
3. Histologia do ápice radicular	5
4. Crescimento primário	10
4.1. Plantas pertencentes à classe <i>Magnoliopsida</i>	10
4.2. Plantas pertencentes à classe <i>Liliopsida</i>	14
5. Crescimento secundário	16
5.1. Divisão <i>Magnoliophyta</i> - classe <i>Magnoliopsida</i>	21
5.2. Divisão <i>Pinophyta</i>	23
6. Raízes laterais ou secundárias	26
7. Referências bibliográficas	27

1. Introdução

As plantas possuem um sistema radicular subterrâneo com um crescimento direcionado para o centro da terra – **geotropismo positivo** (definido ao nível da columela – ver detalhes no ponto 1.3).

Existem, no entanto, exceções, em que as raízes se desenvolvem no sentido inverso, podendo apresentar geotropismo negativo absoluto ou parcial (raízes plagiotrópicas), o que está intimamente relacionado com o grau de encharcamento mais ou menos permanente do solo e configura uma adaptação da raiz a esses habitats. É o caso das raízes aéreas (pneumatóforos) em mangais intermitentemente inundados, por exemplo. Outras exceções resultam do habitat ocupado pela planta, como é o caso das raízes aéreas das plantas epífitas, ou das raízes aquáticas de plantas aquáticas.

Na generalidade dos casos, o sistema radicular permite a **fixação** ao substrato e a **absorção** de água e sais minerais necessários à atividade fotossintética que decorre no sistema aéreo (tecidos verdes, em particular nas folhas). Fixação e absorção podem ser consideradas as duas principais funções do sistema radicular das plantas. No entanto, em condições naturais, as raízes podem ainda ser responsáveis pela **condução** de diversas substâncias através do seu sistema vascular (ex. hormonas, moléculas sinalizadoras de stress, agentes patogénicos, etc), podem apresentar-se como o principal órgão de **reserva** acumulando amido, água ou ar, podem assegurar as **trocas gasosos** (pneumatóforos), ou ser responsáveis pelo estabelecimento de **associações simbióticas** com bactérias (ex. *Rhizobium spp.*) e fungos (ecto e endomicorrízicos) que lhes permitem um aporte adicional de nutrientes.

O estabelecimento de simbioses com microorganismos do solo traduz-se muitas vezes num aumento da tolerância da planta a condições ambientais adversas, e num crescimento mais vigoroso, o que em culturas agrícolas se traduz num aumento de produção. As associações estabelecidas com fungos micorrízicos permitem também estabelecer no solo uma rede complexa de hifas que, ao contactarem com raízes de diversas plantas, permitem a troca de substâncias entre elas – **comunicação**.

3

Morfologicamente, a raiz difere do caule por ser um órgão não segmentado em nós e entrenós, por não apresentar folhas nem gemas axilares, e pela ausência de cloroplastos (clorofila) uma vez que se trata de um órgão não fotossintético (exceções podem encontrar-se em raízes aéreas como encontrado em orquídeas epífitas).

A acumulação de grandes quantidades de amido e proteínas nas raízes de algumas plantas permitiu integrar várias espécies na dieta humana. São os exemplos a cenoura (*Daucus carota*), que armazena reservas de amido e vitamina A no córtex da raiz principal, a beterraba (*Beta vulgaris*), que acumula sacarose no parênquima cortical, a batata doce (*Ipomoea batatas*), que acumula pequenas quantidades de vitaminas, alguma sacarose, β-caroteno e amido, e o rábano (*Raphanus sativus*), que acumula água.

Para além da utilização direta na alimentação, existem outros exemplos da aplicação das raízes, desde a utilização da madeira para fabrico de diversos utensílios, até à extração de metabolitos com aplicação na indústria de curtumes (*Rumex hymenosepalus*), na indústria alimentar e na farmacêutica (*Astragalus gummifer*).

2. Anatomia do sistema radicular

O sistema radicular pode diferir na sua origem (organogénese), sendo resultado do desenvolvimento normal do ápice radicular, que origina a radícula e evolui para formar o sistema radicular típico das *Magnoliopsida* - Dicotiledóneas, ou resultar da diferenciação de células da base do caule induzida pela atrofia do primórdio radicular com origem embrionária, denominando-se então raízes adventícias (típico das *Liliopsida* - Monocotiledóneas). No caso das raízes adventícias, células da base do caule sofrem um processo de desdiferenciação celular para readquirirem a competência meristemática de modo a poderem diferenciar células com características distintas (rediferenciação), conduzindo à formação de um novo tecido (histogénese) e, consequentemente, ao desenvolvimento de um novo órgão.

Para além da sua origem, o sistema radicular de plantas das classes *Magnoliopsida* e *Liliopsida* diferencia-se também em termos morfológicos. As características anatómicas e histológicas que caracterizam o sistema radicular das plantas pertencentes a essas classes encontra-se descrita abaixo.

2.1. Classe *Magnoliopsida* (angiospérmicas dicotiledóneas)

A raiz principal tem origem na radícula do embrião, que durante a germinação da semente rompe o tegumento surgindo primeiro do que a região do epicótilo (ápice caulinar).

4

A radícula do embrião desenvolve-se dando origem à raiz primária a partir da qual se formam as raízes laterais (ver detalhes no ponto 1.6). A raiz principal apresenta-se com um comprimento e diâmetro superior comparativamente às raízes laterais secundárias (Fig. 1).

A raiz principal denominada de raiz profundante, mestra ou gavião é típica de um sistema radicular aprumado, característico de um crescimento em profundidade.

2.2. Classe *Liliopsida* (angiospérmicas monocotiledóneas)

Nas plantas monocotiledóneas a radícula do embrião atrofia durante a germinação da semente conduzindo à formação de raízes adventícias. Numa fase inicial, o sistema radicular é formado por 3 a 6 raízes laterais adventícias, formadas a partir do próprio embrião (sistema radicular primário), presente apenas durante o desenvolvimento inicial da plântula. Estas raízes atrofiam após algumas semanas, após estar estabelecido o sistema radicular secundário, constituído por raízes adventícias que surgem numa fase mais avançada, a partir dos nós do caule. No milho é frequente a presença de raízes localizadas nos nós do caule, visíveis acima do solo.

O sistema radicular é constituído por um feixe de raízes de características muito homogéneas em tamanho e espessura, denominado fasciculado ou em cabeleira (Fig. 1).

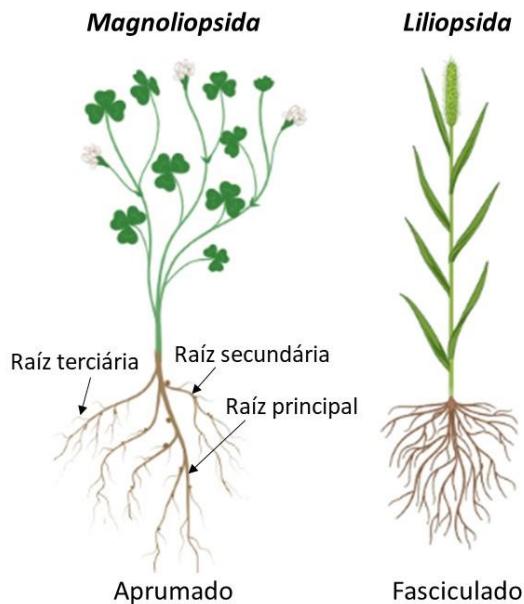


Figura 1. Esquema representativo da diferença entre o sistema radicular de plantas pertencentes à classe *Magnoliopsida* (dicotiledóneas) e à classe *Liliopsida* (monocotiledóneas). Esquema realizado no software BioRender.

3. Histologia do ápice radicular

Em raízes subterrâneas, independentemente da sua origem (embrionária ou adventícia), as características histológicas do ápice radicular são muito semelhantes. Esta região da raiz é responsável pelo crescimento primário, ou em comprimento, sendo ao nível do ápice que se localiza um dos meristemas primários¹, o meristema apical radicular. Na região do ápice é possível identificar quatro regiões distintas: a) coifa, b) zona de divisão, c) zona de alongamento e d) zona de diferenciação (Fig. 2 e Fig. 3).

- a) A coifa (característica de raízes terrestres), corresponde à zona mais apical da raiz (Fig. 3a) que envolve a zona mais apical do ápice radicular onde se localiza o meristema apical radicular, desempenhando por isso uma função de proteção. É formada por células de parênquima,

¹ Os meristemas (do Grego – divisão) primários (apical radicular e apical caulinar) permanecem na planta mantendo as suas características embrionárias durante todo o ciclo de vida da planta. As células que constituem os meristemas apresentam-se de pequenas dimensões, praticamente isodiamétricas, de paredes finas, citoplasma denso e núcleo evidente. Estas células são totipotentes (do Latim – inteiro, todo), capazes de diferenciar-se em diferentes tipos celulares e desenvolver uma planta completa num processo controlado por fitohormonas. Nos meristemas apicais as duas hormonas sintetizadas são as auxinas e as citoquininas. Os meristemas podem classificar-se quanto à sua posição no corpo da planta: apical (radicular e caulinar), lateral (câmbio vascular e câmbio cortical) ou intercalar; quanto à sua origem: primário (composto por células merismáticas iniciais: apicais e intercalares; composto por células exibindo já algum nível de diferenciação ainda que reduzido: protoderme, meristema fundamental e procâmbio), secundário (câmbio vascular e cortical).

isodiamétricas cúbicas, com núcleos grandes e citoplasma denso, com amiloplastos e vacúolos pequenos, exibindo grande capacidade de renovação. As células mais periféricas produzem uma substância viscosa, mucigel (produto lubrificante composto principalmente por compostos ricos em glicoproteínas e pectinas, carboidratos e proteínas que auxiliam o crescimento bacteriano). A substância secretada pelas células mais externas da coifa tem como função **reduzir o atrito** entre a raiz e as partículas do solo durante o crescimento da raiz e solubilizar nutrientes de modo a **potenciar a absorção** de nutrientes realizada ao nível dos pêlos radiculares.

A coifa apresenta ainda um papel importante no geotropismo positivo da raiz atribuído a uma região mais central formada por células de parênquima organizadas em colunas longitudinais e exibindo uma elevada densidade de amiloplastos (Fig. 3d) – columela. A densidade atribuída ao conteúdo de amido contribui para a percepção da gravidade característica do geotropismo positivo.

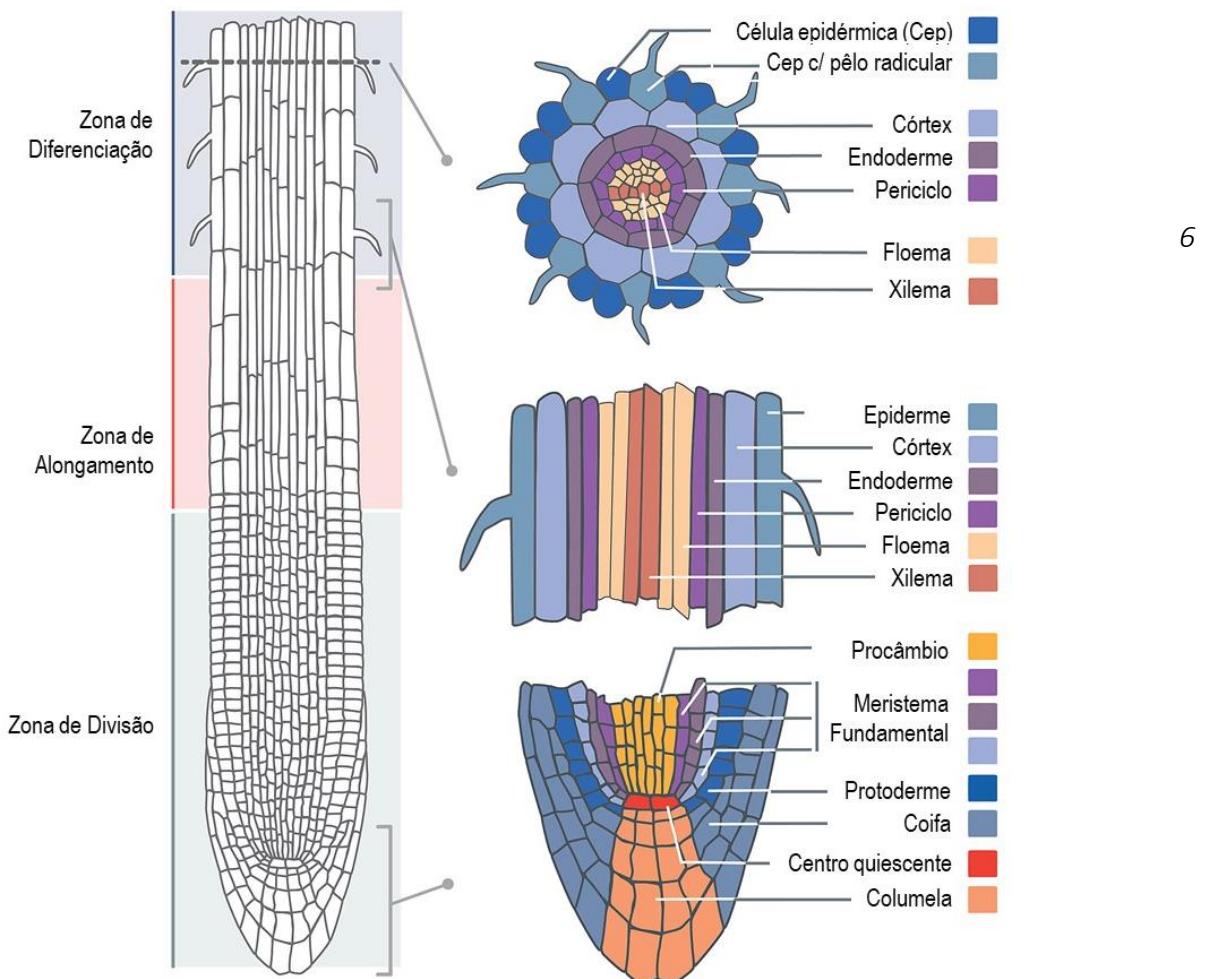


Figura 2. Morfologia do ápice da raiz (típico de raízes terrestres). Adaptado de https://figshare.com/articles/figure/Arabidopsis_-_Root_cell_types/4688752?file=17796875.

Acima da coifa é possível identificar três zonas com características histológicas distintas:

- b) zona de divisão:** onde se localiza o ápice radicular constituído pelo **meristema apical radicular** (centro quiescente), um **meristema primário** constituído por células meristemáticas em intensa atividade mitótica (Fig. 3c), responsável pelo crescimento primário da raiz (crescimento em comprimento). O meristema apical radicular é responsável pela formação das células que constituem os meristemas de transição (protoderme, meristema fundamental e procâmbio) que, por sua vez, irão diferenciar-se nos tecidos definitivos. Se o ápice radicular sofrer uma lesão ao nível da região meristemática, a raiz poderá exibir um crescimento anormal.
- c) zona de alongamento**, formada pelos meristemas de transição: protoderme, meristema fundamental e procâmbio. O procâmbio corresponde a toda a região do cilindro central do ápice radicular sendo responsável pela diferenciação das células que constituem os tecidos vasculares. A região do córtex é formada pelo meristema fundamental, células pouco diferenciadas que irão dar origem aos tecidos definitivos da raiz (parênquima², colênquima³ e esclerênquima⁴). Na zona central de algumas raízes adultas é visível uma região constituída por células parenquimáticas formando a medula. A origem do parênquima medular é discutível, sendo que alguns autores a atribuem ao procâmbio enquanto outros defendem a sua origem em células do meristema fundamental.

Na região de alongamento as células alongam permitindo o crescimento vertical da raiz, previamente à diferenciação nos tecidos definitivos (Fig. 3a).

7

² Parênquima: tecido formado por células vivas, homogéneas, de paredes finas, com numerosos plasmodesmos, podendo apresentar espaços intercelulares e acumulação de substâncias de reserva. Dependendo da sua posição no corpo da planta e da especialização no órgão, as células podem apresentar variabilidade morfológica e acumulação de diferentes substâncias. No corpo primário da planta pode ter origem no meristema fundamental, protoderme e procâmbio; no corpo secundário tem origem no câmbio vascular e câmbio cortical. O parênquima mantém a sua capacidade de divisão e rediferenciação. Parênquima, do Grego *Parénkhyma*, provém da junção das palavras *pará* (ao lado) e *énkhyma* (infusão), correspondendo à substância que preenche os espaços entre os órgãos.

³ Colênquima: tecido composto por células vivas com paredes espessas, não lenhificadas (com celulose, hemicelulose, pectinas e água) e flexíveis, apresentando forma e espessamento variável. Pode acumular diversas substâncias. O colênquima constitui um tecido com características plásticas, mecânico e de suporte tipicamente presente no corpo primário das plantas. As células de colênquima mantêm a sua capacidade de divisão, podendo em algumas circunstâncias sofrer desdiferenciação e adquirir competência meristemática originando outros tipos celulares e, consequentemente, originar outros tecidos. Podem, por outro lado, converter-se em esclerênquima por espessamento das paredes celulares com lenhina. Tem origem em células do procâmbio ou meristema fundamental, ou mesmo em células de parênquima. Colênquima provém da junção das palavras Gregas *Kolla* (cola), *Enkhyma* (infusão, injeção) e *Enkheo* (colocar um líquido em, infundir).

⁴ Esclerênquima: tecido formado por células de paredes grossas, secundárias e rígidas, muitas vezes com espessamento de lenhina numa fase madura com consequente morte celular e incapacidade de divisão celular. Proporciona resistência e suporte aos órgãos da planta. As suas células podem variar na sua forma, estrutura, origem e desenvolvimento. No corpo primário da planta pode diferenciar-se a partir da protoderme e do meristema fundamental; no crescimento secundário pode diferenciar-se a partir do câmbio vascular e do câmbio cortical ou de tecidos adultos como parênquima e colênquima. O termo esclerênquima provém da palavra Grega *Skleros*, que significa duro.

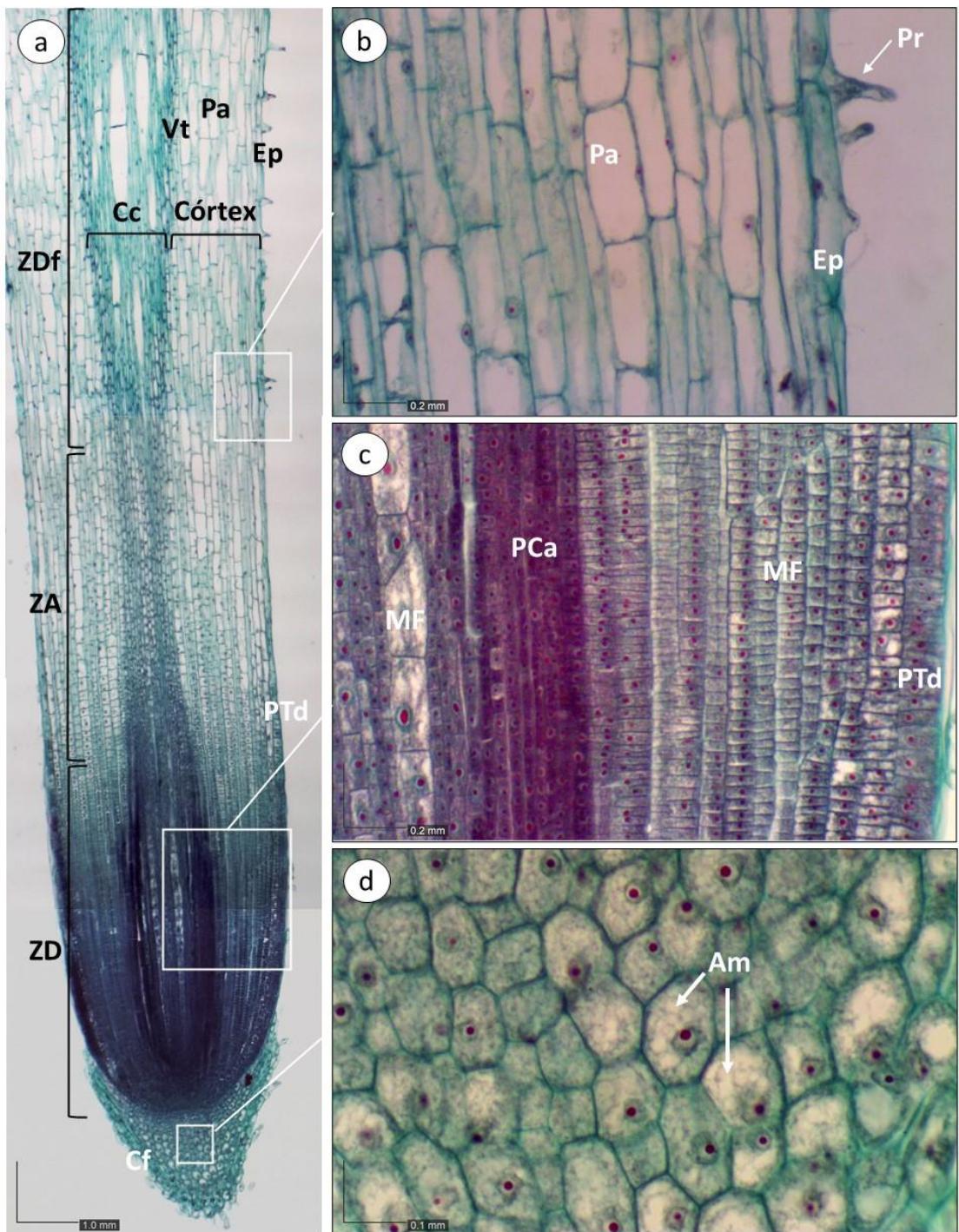


Figura 3. Corte longitudinal do ápice radicular de *Zea mays* (milho). **a)** identificação das três zonas que caracterizam o ápice radicular (zona de divisão, alongamento e diferenciação) e coifa; **b)** zona de diferenciação sendo visível a presença de pêlos radiculares ao nível da epiderme, a qual se apresenta com uma única camada de células e a região do córtex formado por parênquima cortical com células alongadas e de paredes celulares finas; **c)** zona de divisão com células de pequenas dimensões, citoplasma denso e núcleo evidente característico de células meristemáticas; **d)** zona da coifa com células de parênquima de forma cúbica e com elevada densidade de amiloplastos. **Am:** amiloplastos, **Cc:** cilindro central, **Cf:** coifa, **Ep:** epiderme, **MF:** meristema fundamental, **Pa:** parênquima, **PCa:** procâmbio, **Pr:** pelo radicular, **PTd:** protoderme, **Vt:** sistema vascular, **ZA:** zona de alongamento, **ZD:** zona de divisão, **ZDf:** zona de diferenciação.

d) **zona de diferenciação**, caracterizada pela presença dos diferentes tecidos formados por diferenciação dos meristemas de transição, sendo visível num corte transversal as diferentes secções da raiz, formadas pelos diferentes tecidos: epiderme resultante da diferenciação da protoderme, córtex com tecidos definitivos com origem no meristema fundamental (parênquima, colênquima e esclerênquima), endoderme, periciclo e o cilindro central formado pela maturação do xilema e floema primários resultante da diferenciação do procâmbio (sistema vascular, constituindo o sistema de condução/transporte).

Na zona de diferenciação é possível identificar a zona mais permeável da raiz, geralmente com 1 a 4 cm de comprimento, responsável pela absorção de água e nutrientes do solo - **zona pilosa ou pilifera**. Esta zona da raiz é caracterizada pela presença de pêlos radiculares e ausência de crescimento secundário (em espécies onde este acontece). Geralmente, a absorção é mais eficiente ao nível dos pêlos radiculares mais jovens. Para além da absorção, os pêlos radiculares estão ainda envolvidos na adesão da raiz ao solo e na difusão do oxigénio na raiz, assemelhando-se o seu papel ao dos estomas nas folhas e lenticelas nos órgãos aéreos (raízes e caules).

Os pêlos radiculares (Fig. 3b), unicelulares, de forma geralmente cilíndrica, resultam da especialização de células da rizoderme denominadas tricoblastos. (um pelo/célula). A formação de pêlos radiculares não é característica de todas as plantas (em orquídeas epífitas estão ausentes e em gimnospérmicas são pouco abundantes ou ausentes) e a sua dimensão é afetada pelas propriedades físicas/químicas e pela presença de microorganismos no substrato em que a planta se encontra inserida (podem ser substituídos pelas hifas de fungos micorrízicos). Os pêlos radiculares são estruturas de curta duração, podendo ser desgastados poucas horas após a sua formação ou após algumas semanas.

9

Em raízes maduras é possível identificar os tecidos definitivos bem definidos na região de diferenciação (Fig. 4), incluindo os tecidos que formam o sistema vascular – xilema⁵ e floema⁶. Ambos os tecidos são considerados tecidos complexos por serem compostos por diferentes tipos celulares especializados em estrutura e função.

⁵ Xilema (do Grego *Xylon* – madeira) tem como principal função o transporte de água e solutos orgânicos e minerais desde a raiz aos restantes órgãos da planta; associado também ao suporte da planta. No corpo primário da planta diferencia-se a partir do procâmbio (xilema primário), no corpo secundário tem origem no câmbio vascular. Formado por traqueias (apenas em Angiospermas) e/ou traqueídeos (com função de transporte), células parenquimáticas (com função de translocação e armazenamento) e fibras (com função de suporte e armazenamento).

⁶ Floema: assegura o transporte de diversas substâncias (açúcares, aminoácidos, micronutrientes, lípidos, hormonas, proteínas e RNAs) representando uma via importante de comunicação entre órgãos. O floema primário tem origem no procâmbio e diferencia-se no corpo primário da planta, enquanto o floema secundário tem origem no câmbio vascular e está associado ao crescimento secundário. Na sua composição podem encontrar-se os elementos crivosos formados pelos tubos crivosos e células crivosas (que transportam os fotoassimilados), células parenquimáticas especializadas – células companheiras ou albuminíferas (em gimnospérmicas) e células parenquimáticas associadas ao armazenamento de diversas substâncias. Floema deriva da palavra Grega *Phloios* que significa casca.

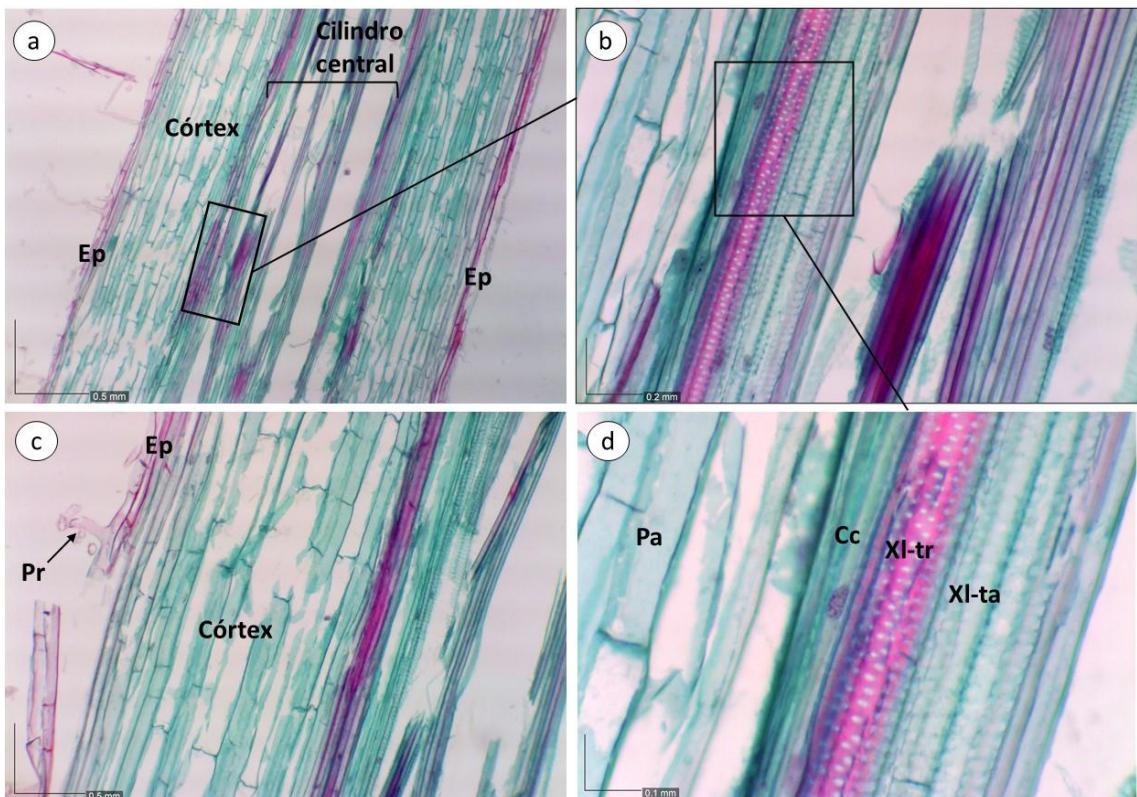


Figura 4. Corte transversal de uma região madura da raiz de *Zea mays* sendo visíveis os tecidos definitivos diferenciados a partir dos meristemas de transição. **a)** secção da raiz exibindo toda a região do córtex e cilindro central, **b)** ampliação da região do cilindro central, sendo visíveis os vasos xilémicos, **c)** ampliação da região do córtex, **d)** ampliação da zona dos feixes xilémicos, sendo visíveis traqueias com diferentes reticulados. **Cc:** célula companheira, **Ep:** epiderme, **Pa:** parênquima, **Pr:** pelo radicular, **XI-fb:** fibras do xilema, **XI-ta:** traqueias com reforço anelar, **XI-tr:** traqueias com reforço reticulado.

10

4. Crescimento primário

4.1. Plantas pertencentes à classe *Magnoliopsida*

Num corte transversal realizado na região de diferenciação da raiz de *Ranunculus* sp. é possível identificar a **epiderme (rizoderme)**, tecido de proteção característico do corpo primário da planta, constituído neste caso por uma única camada de células (Fig. 5a, 5b, 5d, 5e).

A **cutícula**⁷ (Fig. 5b, 5e), composta por cutina e materiais cerosos, é visível acima da epiderme. As funções mais importantes da cutícula são a redução de água e fluídos apoplásticos, funcionando também como barreira mecânica para a penetração de micoorganismos fitopatogénicos e diminuição da herbivoria.

⁷ A cutícula é típica de órgãos aéreos, surgindo apenas em algumas raízes.

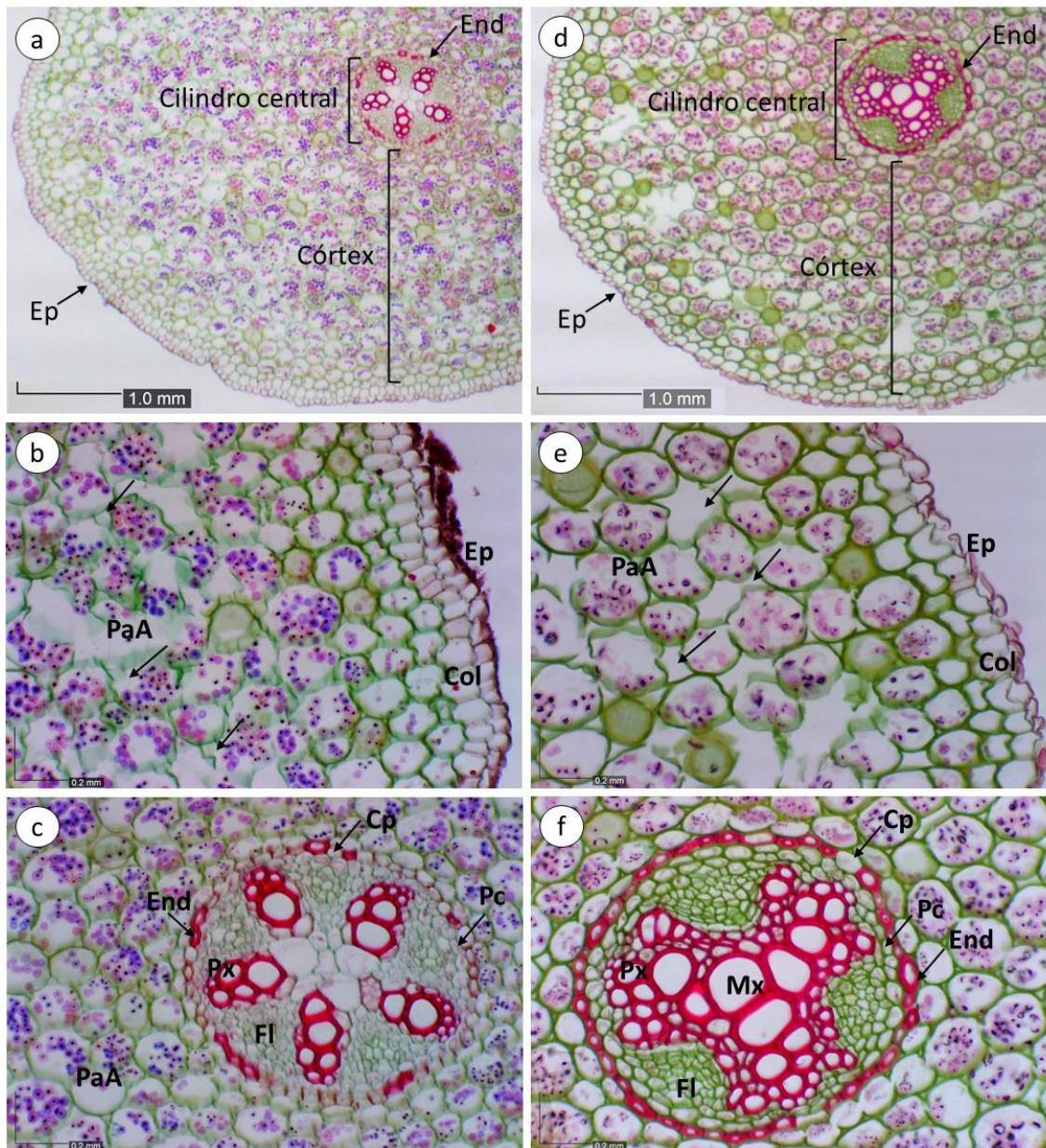


Figura 5. Corte transversal do corpo primário da raiz de *Ranunculus* sp. obtido na região de diferenciação. **a-c:** raiz jovem exibindo apenas protoxilema ao nível do cilindro central e a endoderme ainda incompleta; **d-f:** raiz adulta exibindo protoxilema e metaxilema no cilindro central, com as células da endoderme bastante reforçadas com espessamento de lenhina e as células de passagem localizadas em frente aos braços de xilema. **Col:** colênquima, **Cp:** célula de passagem, **End:** endoderme, **Ep:** epiderme, **Fl:** floema, **Mx:** metaxilema, **PaA:** parênquima alimífero, **Pc:** periciclo, **Px:** protoxilema.

Na região subepidérmica encontram-se algumas camadas celulares de colênquima que entram na composição do **córte** (Fig. 5b, 5c, 5e, 5f). Na raiz de dicotiledóneas a região do córte ocupa a maior área da raiz, sendo na raiz apresentada da Fig. 5 ocupada por parênquima de reserva - parênquima amilífero – devido à elevada densidade de amiloplastos (armazenamento de amido).

O limite interno do córtex é definido pela **endoderme** (Fig. 5c, 5f), uma camada de células com reforço de suberina em toda a superfície celular formando a **Fita/Banda de Caspary** (diferente nas *Liliopsidas*) (Fig. 6).

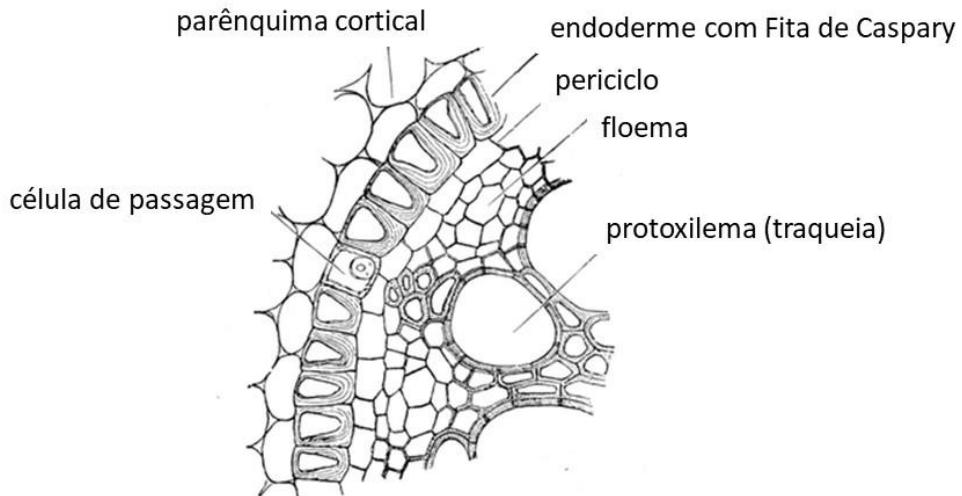


Figura 6. Esquema representativo do cilindro central em plantas da classe *Magnoliopsida*. Esquema adaptado de <https://wikiciencias.casadasciencias.org/>.

12

A Fita de Caspary, típica das raízes (principal órgão responsável pela absorção), tem como função impedir a livre passagem de água e íões pelo apoplasto até aos feixes xilémicos, mas forçar a sua passagem através da membrana celular chegando ao sistema vascular pela via **simplástica** através das **células de passagem** (Fig. 7). As células de passagem diferem das restantes células da endoderme por apresentarem uma parede celular fina e pouco suberizada ficando geralmente localizadas em posição oposta ao protoxilema. Nas raízes de plantas adultas, incluindo *Magnoliopsida* sem crescimento secundário, pode ocorrer a deposição de suberina na parede interna da endoderme formando uma lamela quase contínua na qual se poderá posteriormente depositar uma camada de celulose (típico da maioria das *Liliopsida*).

Na região interna da endoderme encontra-se o **periciclo** (Fig. 5c, 5f), uma camada de células de parênquima com características meristemáticas (meristema interno). Ainda que surja com uma única camada de células em raízes de dicotiledóneas, o periciclo tende a apresentar várias camadas celulares em raízes adultas de monocotiledóneas, sendo esse o padrão comum em *Pinopsida*.

O periciclo é responsável pela formação das raízes laterais e é um órgão com origem endógena em *Magnoliopsida* e *Liliopsida* (ver detalhes do processo no ponto 1.6). No caso das *Magnoliopsida* com crescimento secundário, o periciclo está também envolvido no crescimento secundário por estar associado à formação do câmbio interfascicular e à formação do câmbio cortical (felogéneo) em algumas espécies.

Nos caules, o pericolo está ausente, os órgãos laterais têm origem nos gomos axilares e o câmbio interfascicular tem origem em células de parênquima que sofrem desdiferenciação celular e readquirem competência meristemática.

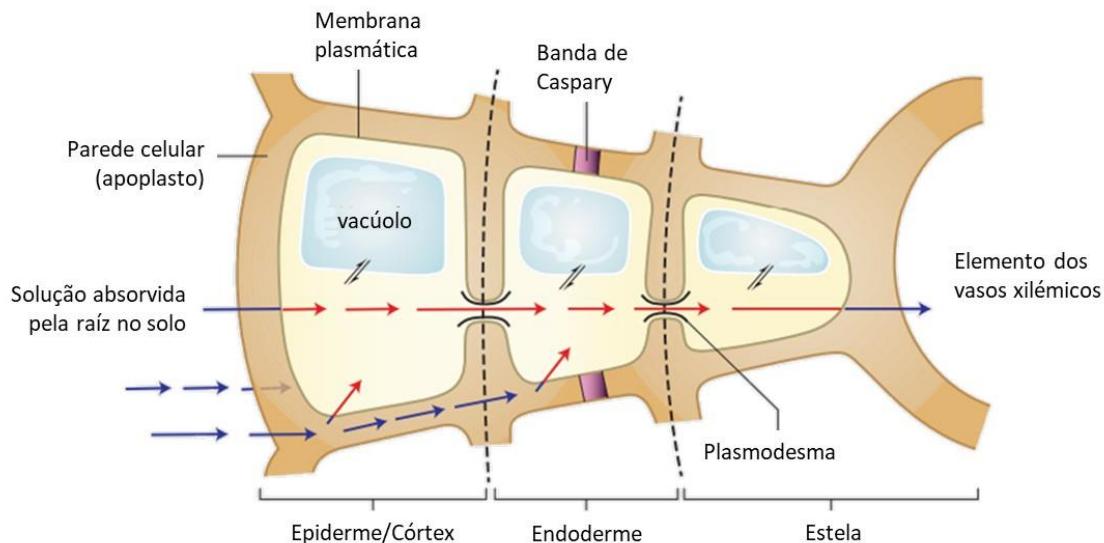


Figura 7. Representação da circulação de água e íons nas células da raiz após a sua absorção pelos pêlos radiculares até aos feixes xilêmicos seguindo a via apoplástica e a via simplástica. Esquema adaptado de Crang et al. (2018).

13

O sistema vascular forma o **cilindro central** (Fig. 5c, 5f) e, quando associado ao crescimento primário das Magnoliopsida, apresenta uma disposição em estrela com vários “braços” de xilema, podendo existir de 1 (monarco), 2 (diarco), 3 (triarco), 4 (tetrarco) a um máximo de 8 braços (poliarco), intercalados por floema – **sistema vascular do tipo radial (alternado)**.

O xilema primário apresenta um desenvolvimento exarco caracterizado pela presença do **protoxilema**, o primeiro a formar-se, o qual ocupa uma posição mais externa, junto ao pericolo. Em raízes jovens, o sistema vascular é caracterizado apenas pela presença de protoxilema (Fig. 5c), sendo possível observar a zona central com células de parênquima que acabarão por ser substituídas pelo **metaxilema** (endarco), visível nas raízes de plantas adultas (Fig. 5f). A formação do xilema ocorre, portanto, de forma centrípeta.

O xilema é constituído por traqueias e traqueídeos (vasos condutores que asseguram o transporte), células de parênquima (associadas a diversas atividades metabólicas, translocação e armazenamento) e fibras (fundamentais para suportar o corpo da planta). Podem por vezes estar presentes outros tipos celulares como as estruturas secretoras, vasos resiníferos e laticíferos.

O floema possui um papel fundamental no transporte de uma diversidade de substâncias (açúcares, aminoácidos, micronutrientes, lípidos, hormonas, proteínas e RNAs), funcionando como a principal via de comunicação a longa distância. A sua classificação enquanto floema primário ou floema secundário depende de estar associado ao crescimento primário, resultando da diferenciação do procâmbio, ou ao secundário, tendo origem no câmbio vascular e, por isso, associado ao crescimento secundário de dicotiledóneas lenhosas. O floema primário apresenta um padrão de diferenciação similar ao xilema, sendo o **protofloema** o primeiro a formar-se,

localizado para o exterior, e o **metafloema** mais tarde, localizado para o interior da raiz. Este padrão de diferenciação do sistema vascular é comum à maioria das *Magnoliopsida* e *Liliopsida*.

O sistema vascular adquire a denominação de **Colateral Aberto** por permanecerem algumas células do procâmbio no estado indiferenciado entre o xilema e o floema primários, as quais funcionarão como câmbio vascular (intrafascicular) originando xilema e floema secundários aquando do crescimento secundário. O sistema vascular com disposição radial adquire a denominação de **sistema vascular do tipo colateral aberto**.

4.2. Plantas pertencentes à classe *Liliopsida*

Num corte transversal realizado na região de diferenciação da raiz de milho (*Zea mays L.*) é possível identificar os diferentes tecidos associados ao crescimento primário característico de plantas pertencentes à classe *Liliopsida* (Fig. 8).

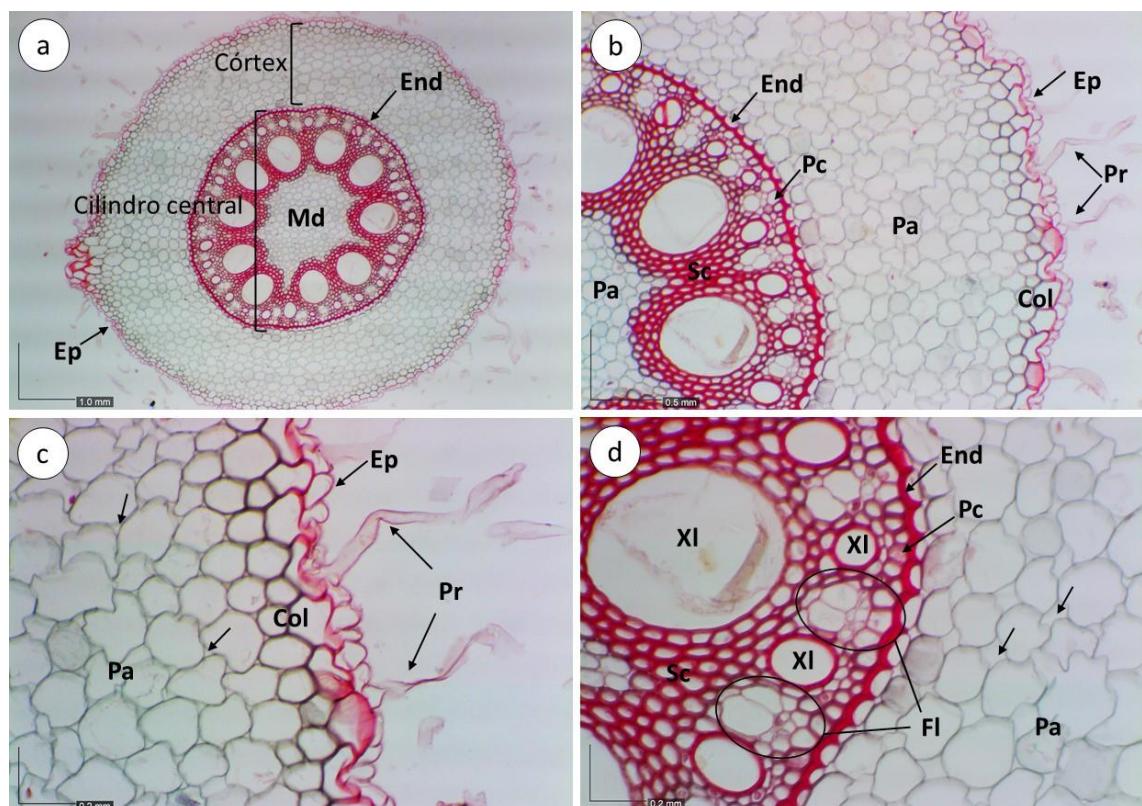


Figura 8. Corte transversal do corpo primário da raiz de *Zea mays* obtido na região de diferenciação. **a)** visão geral da raiz, **b)** ampliação de uma região, permitindo ver em maior detalhe o cilindro central e o córtex, **c)** detalhe da região mais externa do córtex, sendo visíveis vários pêlos radiculares, **d)** detalhe do cilindro central, sendo visível a endoderme e a organização dos feixes vasculares. **Col:** colênquima, **End:** endoderme, **Ep:** epiderme, **Fl:** floema, **Md:** medula, **Pa:** parênquima, **Pc:** pericílio, **Pr:** pêlos radiculares, **XI:** xilema. As setas em c) e d) indicam a existência de espaços intercelulares que podem surgir de forma lisógena (por lise celular) ou esquizógena (por separação das células durante o crescimento).

O tecido localizado mais externamente corresponde à **epiderme**, formada por uma única camada de células, sem cutícula e exibindo a presença de pêlos radiculares (unicelulares), indicando que o corte histológico foi efetuado na zona pilosa (Fig. 8a,b,c). Nas camadas subepidérmicas encontram-se algumas (duas a três) camadas de células mais reforçadas – colênquima (tecido de suporte, proteção ou sustentação) – típico de órgãos juvenis. Abaixo do colênquima identificam-se várias camadas de parênquima (parênquima cortical) formado por células de maiores dimensões, paredes finas e espaços intercelulares (apoplasto). Os dois tecidos, colênquima e parênquima, formam o **côrtex**, de menor dimensão quando comparado com o das dicotiledóneas.

A limitar o côrtex do cilindro central encontra-se a **endoderme** (Fig. 8d), formada por uma camada unicelular de células de parênquima, sem espaços intercelulares, de parede reforçada na orientação radial e transversa (anticlinal) por deposições de suberina e de proteínas, formando a **banda de Caspary** (componente da parede celular primária) **em forma de U**. A intercalar essas células existem células sem reforço – **células de passagem**, normalmente localizadas em frente aos braços de xilema, cuja função é permitir a passagem da água e solutos pela via simplástica até aos feixes xilémicos.

O **cilindro central** é formado pelo sistema vascular e a pela medula localizada na região mais interna (Fig. 8a). O **sistema vascular** é formado por numerosos “arcos” de protoxilema (traqueias e traqueídeos) localizados numa posição mais interna, alternando com pequenos grupos de floema localizados mais externamente (Fig. 8d). O sistema vascular poliarco apresenta-se distribuído de forma relativamente homogénea em redor da medula. Por apresentar ausência de câmbio vascular entre xilema e floema o **sistema vascular** diz-se do tipo **colateral fechado**.

A **medula**, formada por parênquima medular, é característica das monocotiledóneas e pode funcionar como tecido de reserva na raiz.

Magnoliopsida e *Liliopsida* diferem relativamente à dimensão do côrtex (maior em *Magnoliopsida*), ao número de vasos xilémicos (em maior número nas *Liliopsida*) e à existência de medula (ausente em *Magnoliopsida*).

5. Crescimento secundário

O crescimento secundário está associado aos dois **meristemas secundários** conhecidos devido à sua localização como **meristemas laterais**:

I - Câmbio vascular

Está presente em dicotiledóneas lenhosas (apenas algumas monocotiledóneas apresentam crescimento secundário, sendo esse considerado crescimento secundário anómalo) e gimnospérmicas. Tem origem em células do procâmbio que permanecem indiferenciadas entre o xilema e floema primários (câmbio intrafascicular ou fascicular) e em células de parênquima adjacentes aos polos dos raios de protoxilema separando os feixes vasculares (câmbio interfascicular).

Localiza-se inicialmente entre o metaxilema e o metafloema e a sua atividade marca o início do crescimento secundário, conduzindo à diferenciação de xilema secundário para o interior do cilindro central e de floema secundário para o exterior com o consequente engrossamento da raiz (Fig. 9).

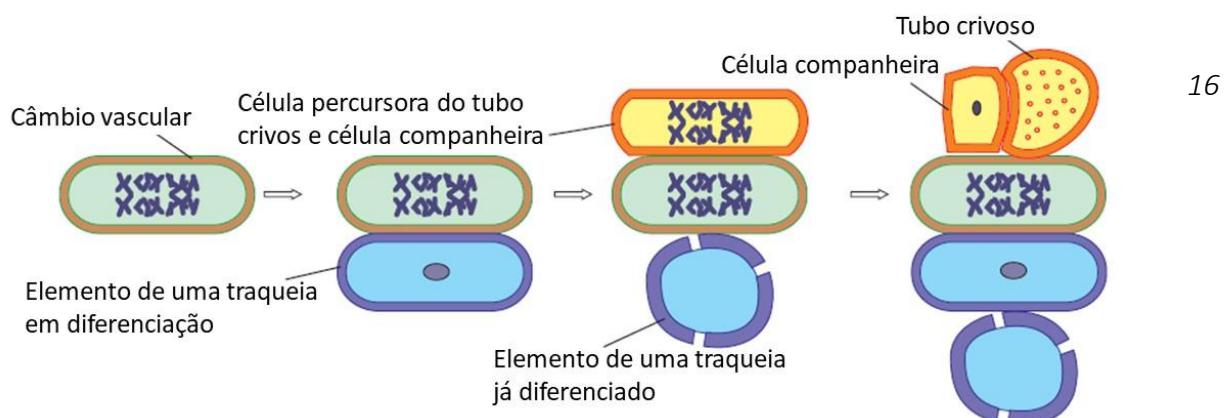


Figura 9. Diferenciação de xilema e floema secundário devido à atividade do câmbio vascular. Esquema adaptado de Paniagua et al. (2007).

O processo de diferenciação de células de xilema e floema é gradual, o que significa que as células do câmbio vascular, ao dividirem-se, originam células de xilema e de floema derivativas, em que o nível de diferenciação ainda não lhe permite desempenhar a sua função, atingindo gradualmente o nível máximo de diferenciação (Fig. 10).

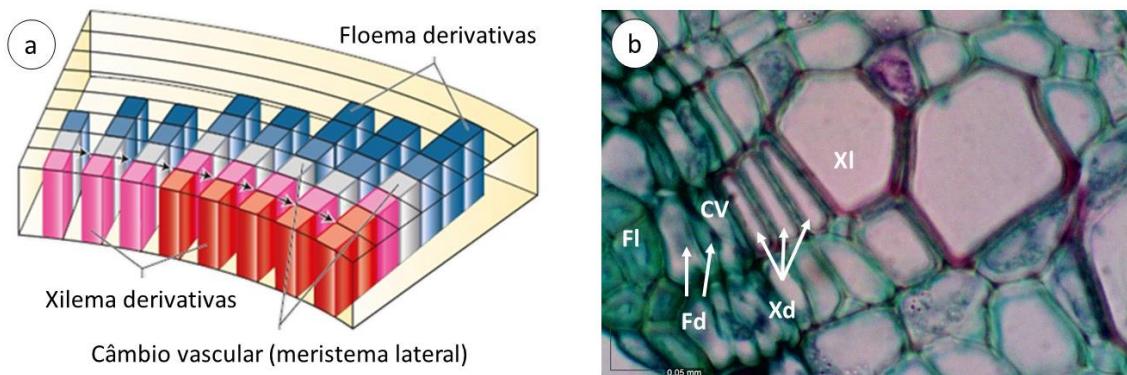


Figura 10. Representação da diferenciação gradual de xilema e floema secundário devido à atividade do câmbio vascular. **a)** esquema representando o processo de diferenciação das células de xilema e floema secundário; **b)** corte transversal de raiz de tília onde é possível observar as células do meristema vascular a partir das quais se diferenciam as células de xilema e floema secundário. **CV:** câmbio vascular, **Fd:** células de floema derivativas, **Fl:** floema, **Xd:** xilema derivativas, **XI:** xilema. Esquema adaptado de Crang et al. (2018).

A atividade do câmbio vascular persiste durante toda a vida da planta com variações provocadas pelas estações do ano, conduzindo à formação de células de xilema com tamanho e espessamento distinto. Em zonas temperadas, as plantas perenes lenhosas apresentam uma alternância entre a diferenciação de células novas de grandes dimensões devido a uma elevada atividade do câmbio na primavera e a diferenciação de células de tamanho reduzido com a entrada em dormência do câmbio durante o período desfavorável que decorre durante o verão/inverno. Esta alternância dá origem à formação dos anéis de crescimento (Fig. 11).

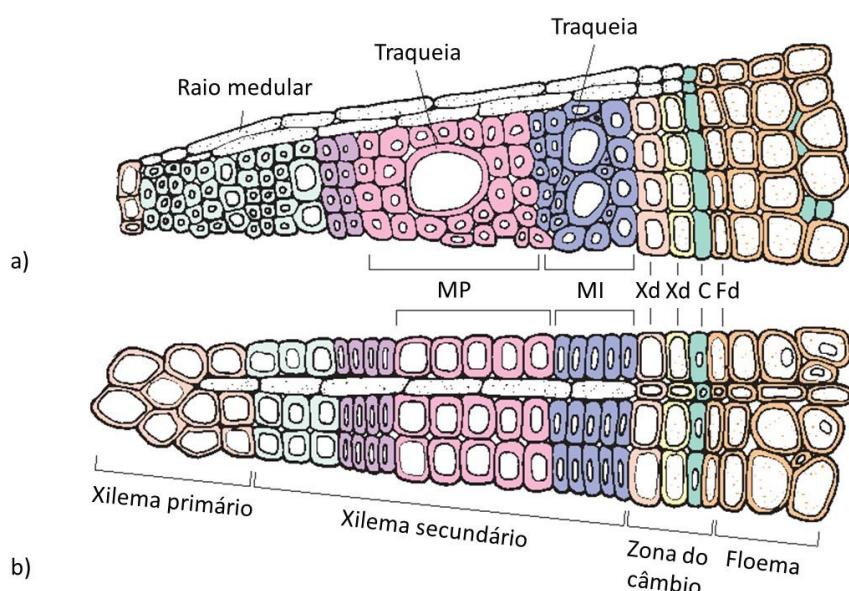


Figura 11. Representação da formação diferencial de xilema secundário em dicotiledóneas lenhosas **(a)** e gimnospérmicas **(b)**, com formação de células grandes e de paredes menos espessadas durante a primavera (madeira de primavera: **MP**) e de células mais pequenas e de maior espessamento durante o verão/inverno (madeira de inverno: **MI**). De salientar a inexistência de traqueias nas gimnospérmicas. **C:** câmbio, **Fd:** floema derivativas, **Xd:** xilema derivativas. Esquema adaptado de Myburg and Sederoff (2001).

O primeiro passo no crescimento secundário passa pela entrada em atividade do câmbio vascular, localizado entre o metaxilema e metafloema. O câmbio vascular é um meristema bifacial, formando xilema para o seu interior e floema para o seu exterior, produzindo geralmente maior quantidade de xilema que de floema. A existência de câmbio vascular está associada a um sistema vascular do tipo colateral aberto.

O câmbio vascular pode adquirir duas disposições dependendo da posição inicial do procâmbio:

- a) Localizado nos braços de xilema e floema, limitado às células de procâmbio que originam o câmbio intrafascicular (fascicular). Na Fig. 12 é possível observar o início do crescimento secundário na raiz de *Actea* sp. onde ainda é possível observar os três braços de xilema localizados internamente, com protoxilema e metaxilema já formado, e o floema localizado na extremidade dos braços de xilema numa posição mais externa (Fig. 12a,b,c). A separar o xilema do floema identificam-se células mais finas correspondentes ao câmbio intrafascicular (Fig. 12d). Ainda que inicialmente a atividade do câmbio vascular esteja restrita ao câmbio intrafascicular ou de células do parênquima localizadas entre os raios iniciais de xilema e floema (câmbio interfascicular), em raízes de plantas adultas o xilema já não apresenta a sua disposição em braços mas adquire uma disposição radial. As células do câmbio vascular intrafascicular e interfascicular fundem-se dando origem ao cilindro central formado no seu interior por xilema e por um anel de floema para o exterior (Fig. 12e,f).
- b) Formando um cilindro contínuo, resultante da diferenciação de células do periciclo localizadas em posição oposta ao protoxilema (câmbio interfascicular). No esquema da Fig. 13 é possível perceber o desenvolvimento do sistema vascular.

18

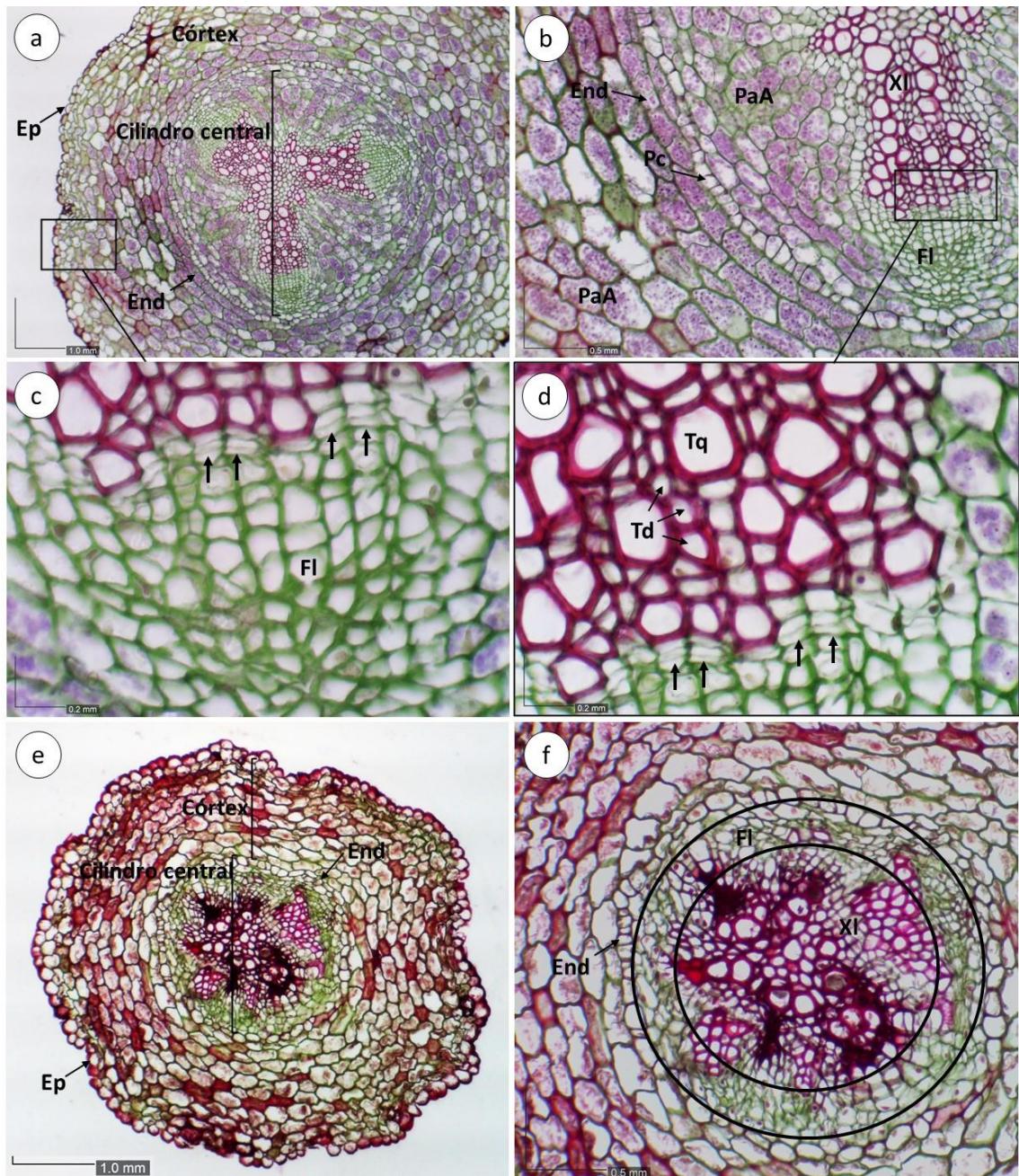
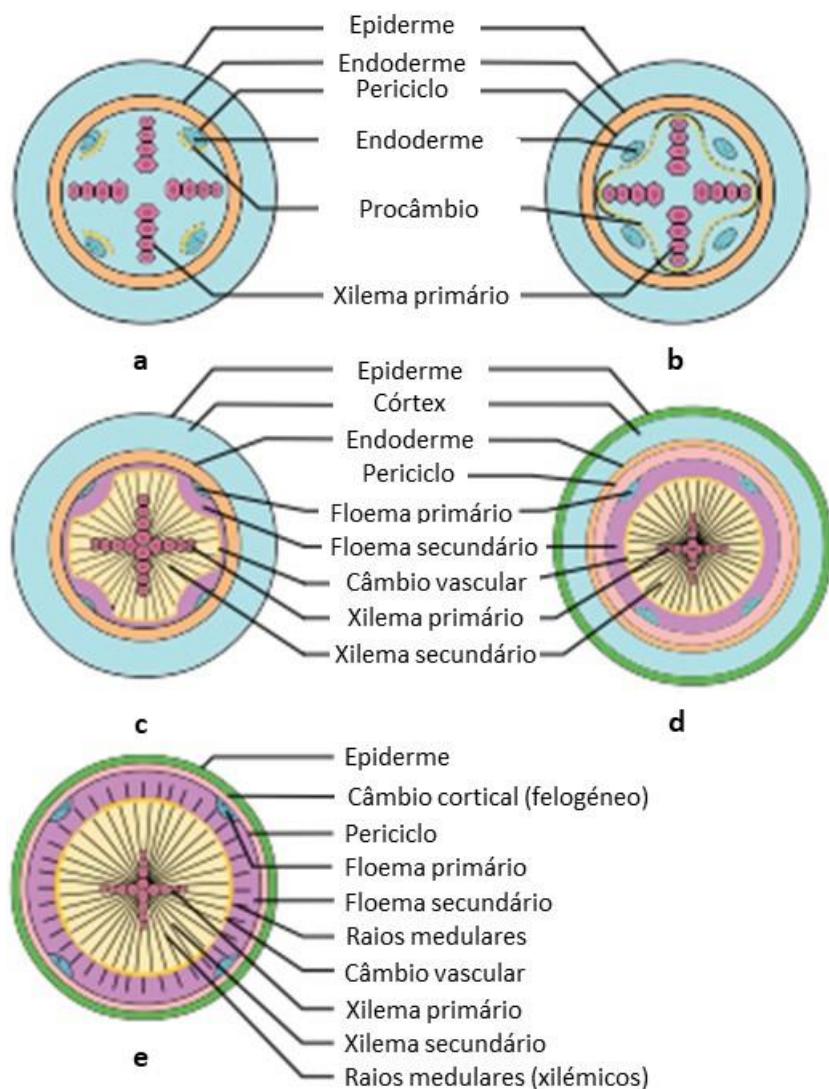


Figura 12. Corte transversal da raiz de *Actea* sp. no início do crescimento secundário (a-d) e com crescimento secundário evidente (e-f). **Col:** colênquima, **End:** endoderme, **Ep:** epiderme, **Fl:** floema, **Md:** medula, **PaA:** parênquima amilífero, **Pc:** periciclo, **XI:** xilema. Em f) os círculos delimitam a região do floema formando um anel contínuo em redor do xilema. As setas em d) indicam o câmbio intrafascicular.



20

Figura 13. Esquema representativo do desenvolvimento do sistema vascular associado ao crescimento secundário. **a)** raiz apenas com crescimento primário sendo visível apenas protoxilema; **b)** início da diferenciação do câmbio vascular; **c)** xilema primário completo com protoxilema, metaxilema e câmbio vascular ativo com formação de xilema secundário; **d)** floema secundário com disposição radial, formando um anel localizado externamente ao xilema; **e)** câmbio cortical com atividade conduzindo à formação da periderme, região do córte bastante reduzida devido à atividade do câmbio vascular e consequente formação de xilema e floema secundário. Esquema adaptado de <https://rajusbiology.com/secondary-growth-in-dicot-stem-root/>.

II - Câmbio cortical (felogéneo ou câmbio suber-felodérmico)

Presente em dicotiledóneas lenhosas e algumas *Liliopsida* (considerado crescimento secundário anómalo) com origem no periciclo ou em células diferenciadas como a epiderme ou no córte (parênquima ou colênquima). Em raízes de *Liliopsida* o câmbio cortical forma-se geralmente na parte mais externa do córte.

Normalmente, o câmbio cortical entra em atividade após o início da diferenciação do sistema vascular secundário com a atividade do câmbio vascular. A sua atividade origina a formação do súber para o exterior e da feloderme para o interior, formando a periderme (constituída pelo suber, felogéneo e feloderme), a qual apresenta uma função protetora semelhante à epiderme (Fig. 114).

O felogéneo não deixa espaços entre as células exceto na zona das lenticelas⁸.

Em algumas *Pinopsida* e muitas *Magnoliopsida* a endoderme desprende-se juntamente com o córtex dando lugar à formação da periderme com origem no periciclo.

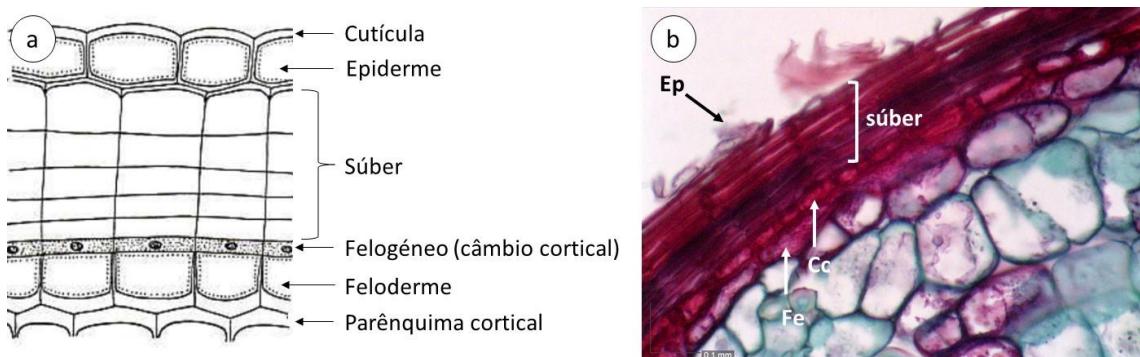


Figura 14. Diferenciação da periderme por atividade do câmbio cortical. **a)** Esquema representativo da composição da periderme, adaptado de <https://www.repetico.de/card-67455491>. **b)** Corte transversal da raiz da tília onde é possível identificar a composição da periderme.

21

5.1. Plantas pertencentes à divisão *Magnoliophyta* - classe *Magnoliopsida*

Na Fig. 15 é possível observar o crescimento secundário na raiz de tília.

O xilema secundário que constitui a madeira (*hard wood*) é formado pelos mesmos elementos celulares que o xilema primário, no entanto, a sua presença, tamanho e distribuição variam com a classe a que pertence a planta e com a estação do ano em que se forma este tecido. A atividade do câmbio é periódica e o xilema que se produz durante um período de crescimento forma um **anel de crescimento**. Este crescimento está associado a uma estação do ano, conduzindo à formação de um anel – anel de crescimento. Os elementos constituintes do xilema formado na Primavera são muito mais largos e com paredes mais finas que os produzidos no verão, de paredes mais espessas e menores dimensões (xilema tardio ou madeira de inverno).

A amplitude dos anéis de crescimento pode variar de ano para ano dependendo dos fatores ambientais (disponibilidade de água, luz, temperatura e fotoperíodo). A dendrologia é a ciência que se dedica ao estudo dos padrões de crescimento das árvores utilizando essa informação para

⁸ As lenticelas são aberturas existentes na periderme de caules e de raízes especializadas, como os pneumatóforos, apresentando um papel importante nas trocas gasosas.

avaliar flutuações do clima e outros eventos que poderão ter afetado o crescimento das árvores em anos passados.

Existem, no entanto, fatores de stress que ocorrendo durante o crescimento da planta podem ser responsáveis pela produção de mais do que um anel num ano, que são denominados por falsos anéis.

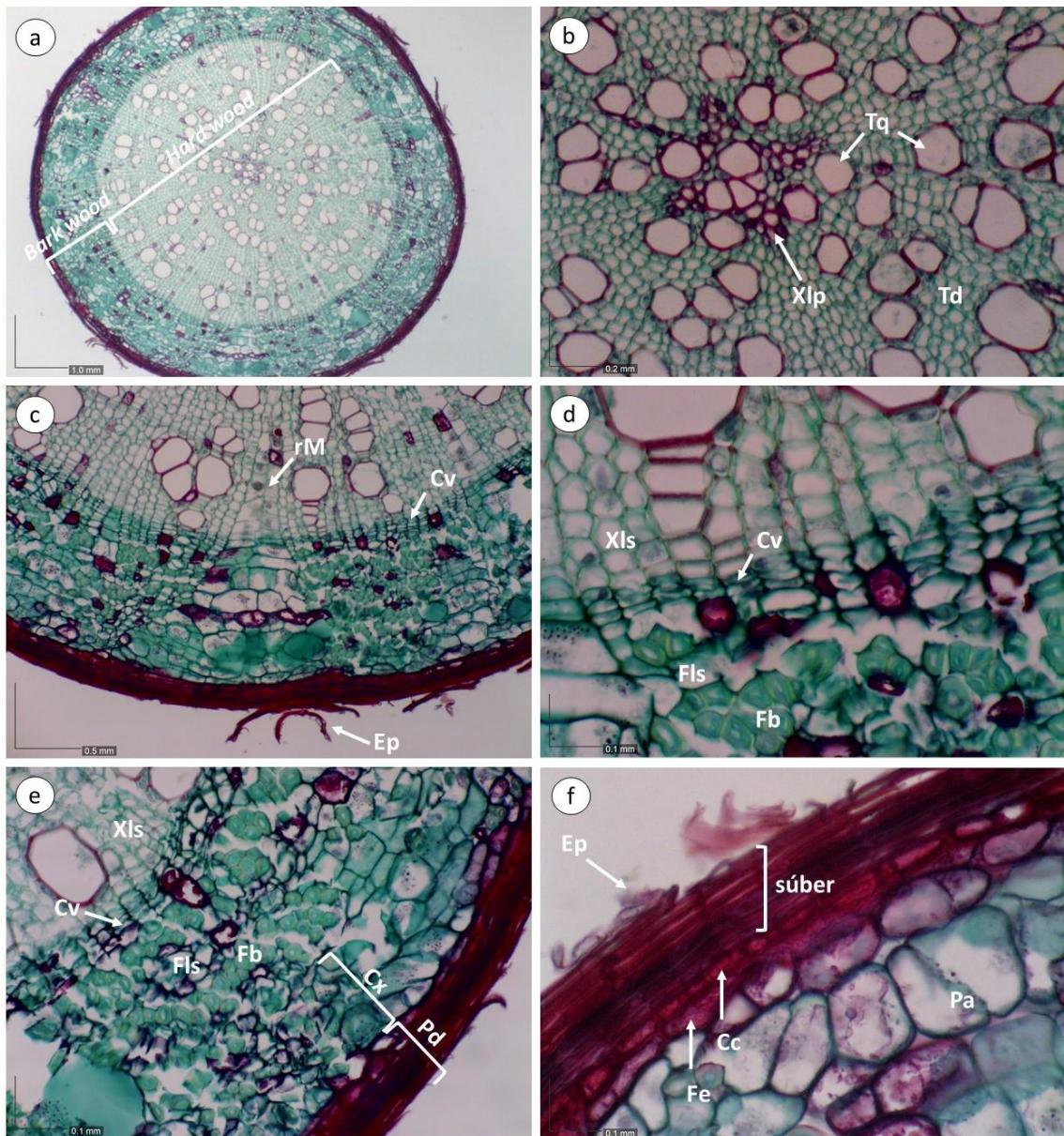


Figura 15. Corte transversal da raiz de tília com crescimento secundário notório. **a)** visão geral da raiz, **b)** ampliação de uma região central do cilindro central permitindo ver em maior detalhe o xilema primário, **c)** detalhe da região do córtex onde é visível um raio medular na região do xilema e floema secundário, **d)** detalhe da zona do câmbio cortical, **e)** detalhe da região do córtex, sendo visível a zona do floema secundário e da periderme, **f)** detalhe da periderme. **Cc:** câmbio cortical, **Cv:** câmbio vascular, **Cx:** córtex, **Ep:** epiderme, **Fe:** feloderme, **Fls:** floema secundário, **Pa:** parênquima cortical, **Pd:** periderme, **rM:** raio medular, **Td:** traqueídeos, **Tq:** traqueíastraqueias, **Xlp:** xilema primário, **Xls:** xilema secundário.

Entre o xilema e floema é possível observar células de parênquima dispostas longitudinalmente que permitem a comunicação entre a região mais interna da raiz e a mais externa – **raios medulares**. Para além do papel de comunicação celular estas células podem acumular diversas substâncias de reserva e permitem ainda criar espaço para o crescimento lateral do órgão.

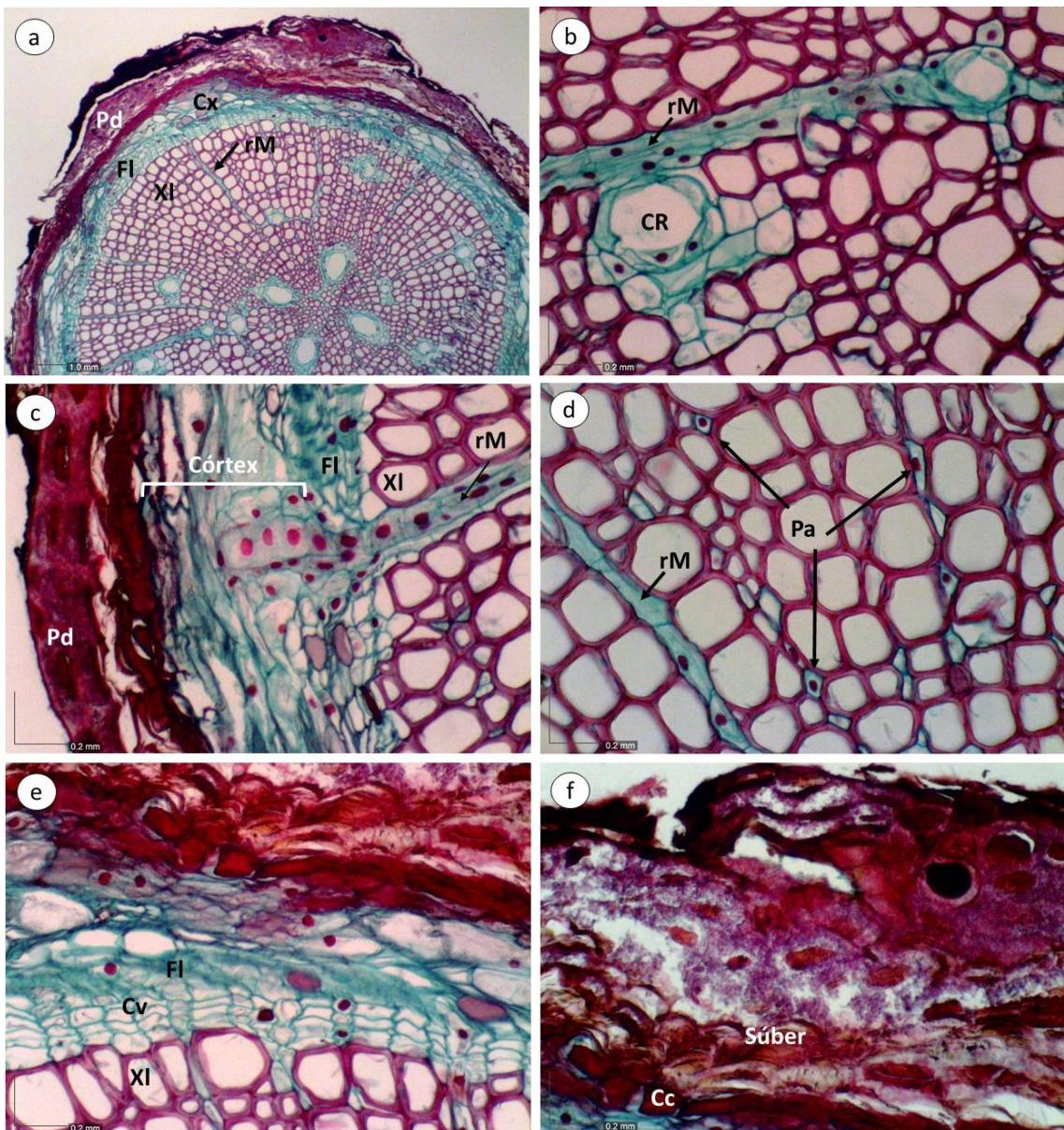
5.2. Plantas pertencentes à divisão *Pinophyta*

Nas Gimnospérmicas a estrutura do xilema secundário é mais simples e homogénea que nas Angiospérmicas. A maior diferença está relacionada com a ausência de traqueias nas Gimnospérmicas, sendo a maioria do xilema constituído por traqueídeos. Outra característica deste grupo é a reduzida quantidade de parênquima, as células que servem como elementos condutores e de armazenamento (Fig. 16a). Ainda assim, é possível observar, em raízes mais jovens, a presença de células de parênquima distribuídas na região do xilema secundário (Fig. 16d) bem como de células de parênquima constituintes dos raios medulares (Fig. 16b,c,d).

Os raios medulares, formados por células de parênquima, são geralmente unisseriados. No xilema é possível observar a presença de canais resiníferos (canais esquizógenos), espaços abertos intercelulares, onde é secretada a resina produzida pelas células secretoras (células resiníferas ou produtoras de resina) localizadas nas suas paredes (Fig. 16b).

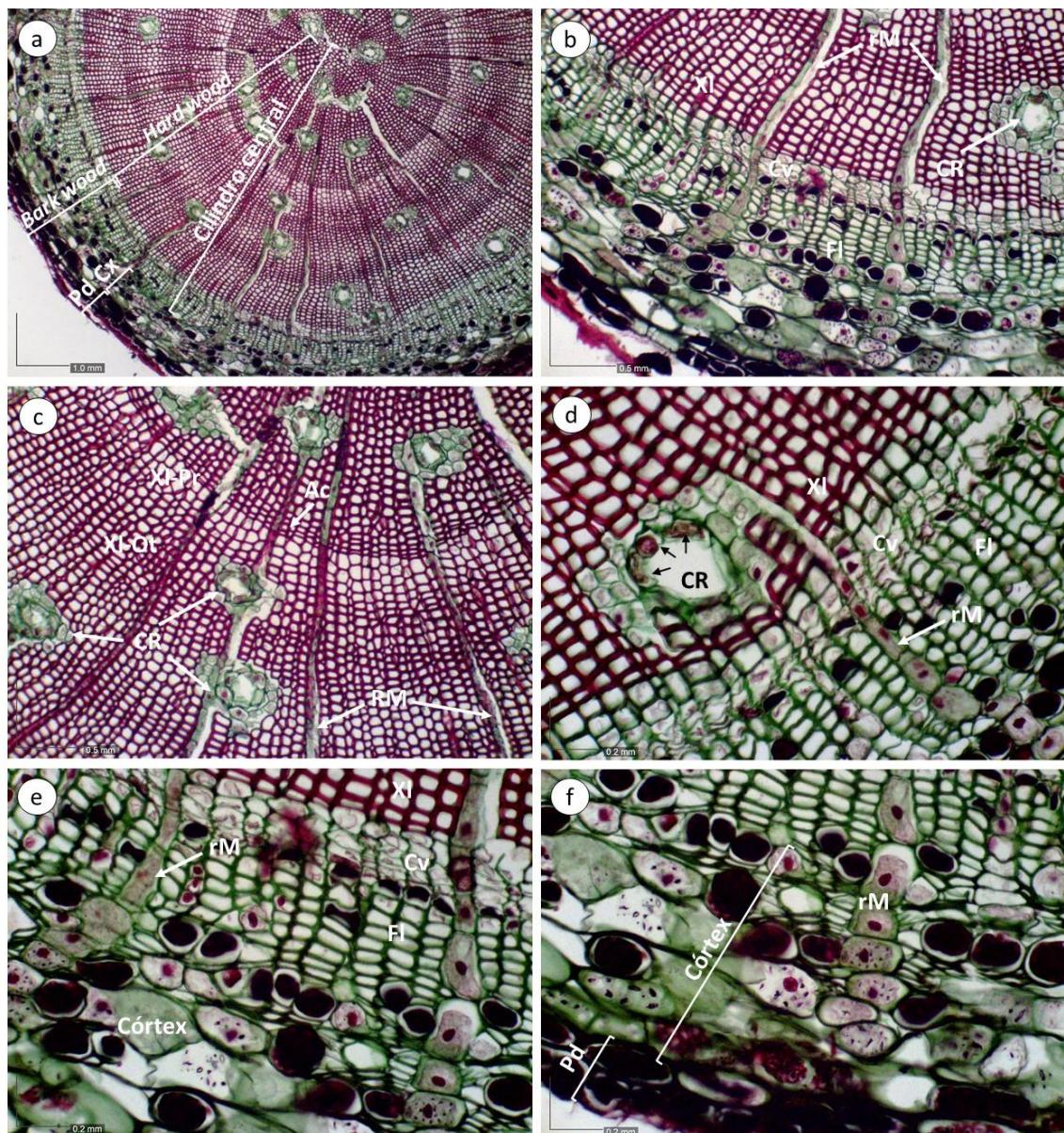
23

Tratando-se de uma raiz ainda jovem, não é possível identificar claramente os anéis de crescimento ao nível do xilema secundário, facilmente identificáveis em raízes de plantas adultas (Fig. 17). A presença de câmbio vascular é facilmente identificada tanto em plantas jovens como plantas adultas (Fig. 17e, Fig. 17d,e), bem como a presença de periderme (Fig. 17f, 17f).



24

Figura 16. Corte transversal da raiz de *Pinus* sp. com crescimento secundário. **a)** visão geral da raiz, **b)** ampliação de uma região central do cilindro central permitindo ver em maior detalhe o xilema secundário intercalado por um raio medular e presença de canais resiníferos, **c)** detalhe da região do córtex onde é visível um raio medular na região do xilema e floema secundário, **d)** detalhe da zona do xilema secundário com presença de células de parênquima, **e)** detalhe da região do córtex sendo visível a zona do floema secundário e da periderme, **f)** detalhe da periderme. **Cc:** câmbio cortical, **CR:** canal resinífero, **Cv:** câmbio vascular, **Ep:** epiderme, **Fl:** floema, **Pa:** parênquima, **Pd:** periderme, **rM:** raio medular, **XI:** xilema.



25

Figura 17. Corte transversal da raiz de *Pinus* sp. com crescimento secundário notório. **a)** visão geral da raiz, **b)** ampliação de uma região central do cilindro central e córtex permitindo ver em maior detalhe o xilema secundário intercalado por um raio medular e presença de canais resiníferos bem como o anel de floema secundário, **c)** detalhe da região do xilema secundário sendo visíveis os anéis de crescimento, **d)** detalhe da zona do câmbio vascular, **e)** detalhe da região do córtex sendo visível a zona do floema secundário, **f)** detalhe do córtex e da periderme. **CR:** canal resinífero, **Cv:** câmbio vascular, **Cx:** córtex, **Ep:** epiderme, **Fl:** floema, **Pd:** periderme, **Pd:** peridermel, **rM:** raio medular, **XI:** xilema, **XI-Ot:** xilema formado durante a estação desfavorável, **XI-Pr:** xilema formado durante a Primavera.

6. Raízes laterais ou secundárias

As raízes laterais têm uma origem endógena, formado a partir de um tecido localizado no interior da raiz, o **periciclo**. Na região do periciclo, algumas células (fundadoras) readquirem as características meristemáticas e, por divisões periclinais, iniciam o processo de formação de raízes laterais.

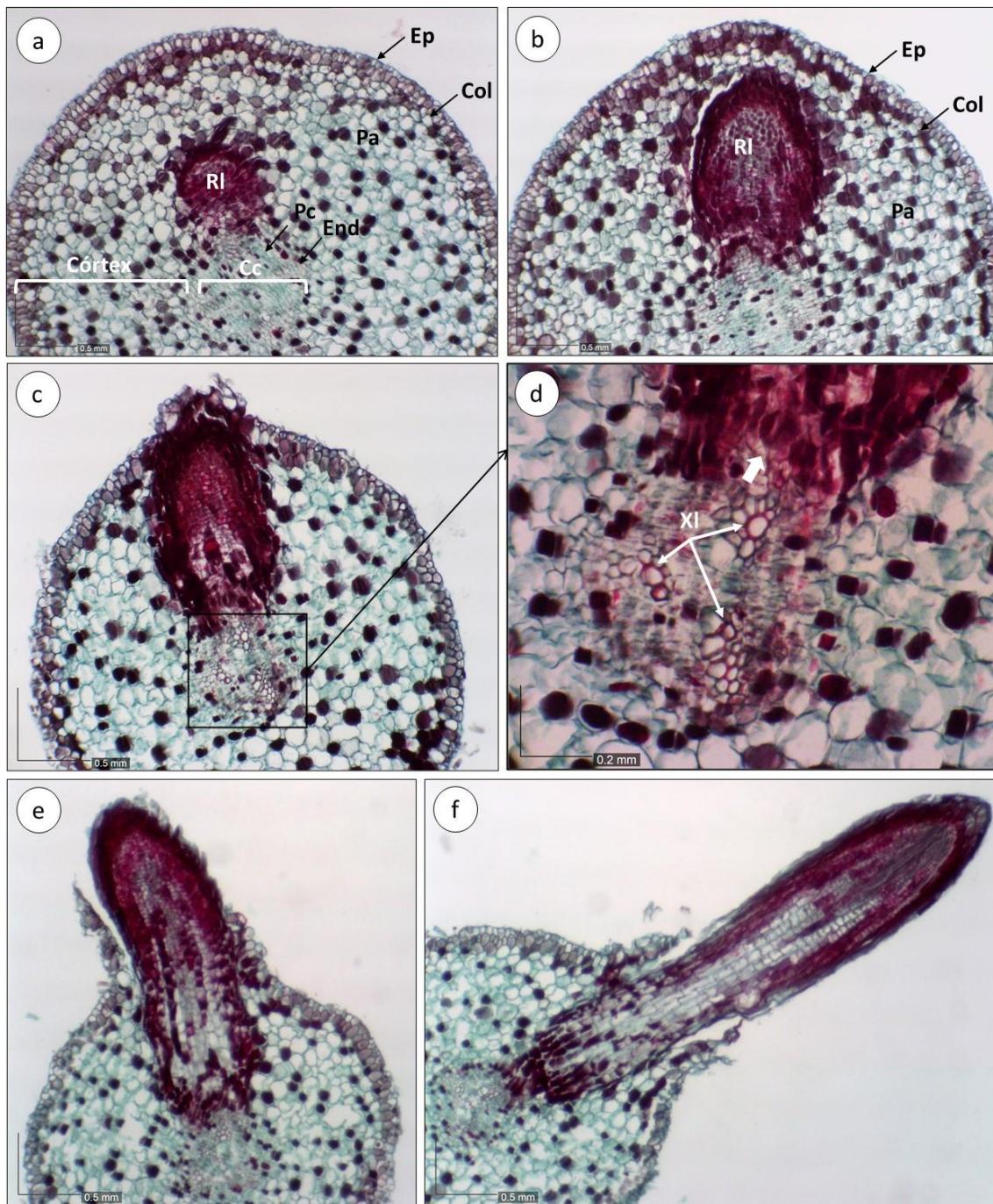


Figura 18. Desenvolvimento de raízes laterais (secundárias) em *Actea* sp. sendo visível o início da sua formação junto ao periciclo (a) e o seu progressivo desenvolvimento através do córtex (b,c) até romper a epiderme (c) e continuar o seu crescimento (e,f). O sistema vascular das raízes emergentes e da raiz principal permanece conectado (d).

O primórdio radicular penetra progressivamente na endoderme e no córtex onde ocorre a formação do meristema apical radicular da nova raiz (Fig. 18).

Após penetrar a rizoderme, a nova raiz torna-se visível à superfície da raiz que lhe deu origem, sendo o orifício por onde surgiu “vedado” por uma camada de células com reforço de suberina.

O sistema vascular das raízes emergentes desenvolve-se até ao xilema e floema da raiz principal que lhe deu origem ficando as raízes laterais conectadas ao sistema vascular central.

A origem das raízes laterais geralmente difere entre *Magnoliopsida* e *Liliopsida*. Em *Magnoliopsida* é comum observar a origem das raízes laterais numa posição oposta ao xilema, enquanto em *Liliopsida* a formação deste órgão ocorre numa posição oposta ao floema.

7. Referências bibliográficas

Crang R, Lyons-Sobaski S, Wise R (2018). Plant Anatomy – A concept-based approach to the structure of seed plants. Springer Nature Switzerland AG 2018. ISBN: 978-3-319-77315-5.

Myburg A., Sederoff R. (2001). Xylem Structure and Function. Environmental Science. doi:10.1038/npg.els.0001302

Paniagua R, Nistal M, Sesma P, Álvarez-Uría M, Fraile B, Anadón R, Sáez FJ (2007). Citología e Histología Vegetal e Animal, Volumen II: Histología vegetal y Animal. 4^a edición. McGraw-Hill – Interamericana de España, S.A.U., Madrid. ISBN: 978-84-481-5595-7.

<https://rajusbiology.com/secondary-growth-in-dicot-stem-root/>

<https://wikiciencias.casadasciencias.org/>

<https://www.repetico.de/card-67455491>