

Universidade de São Paulo  
Cristiane Gonçalves da Silva

**O espessamento primário no sistema caulinar e a  
continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de  
Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e  
periciclo.**



São Paulo  
2009

**Cristiane Gonçalves da Silva**

**O espessamento primário no sistema caulinar e a  
continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de  
Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e  
periciclo.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências  
da Universidade de São Paulo para obtenção do  
título de Mestre em Botânica.

Área de Concentração: Anatomia de plantas  
vasculares

Orientadora: Nanuza Luiza de Menezes

**São Paulo**

**2009**

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

### Catálogo e Publicação

Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências da USP

Silva, Cristiane Gonçalves da

O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo/ Cristiane Gonçalves da Silva; orientadora Nanuza Luiza de Menezes. – São Paulo, 2009.

212 pp.

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-graduação em Botânica. Área de Concentração: Anatomia de plantas vasculares) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo

1. Endoderme. 2. Periciclo. 3. Zingiberaceae. 4. Costaceae. 5. MEP ou PTM

Cristiane Gonçalves da Silva

**O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de mestre.

Área de concentração: Anatomia de plantas vasculares.

**Aprovado em:**

**Banca Examinadora**

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Instituição: \_\_\_\_\_ Assinatura: \_\_\_\_\_



*Aos meus pais e irmãs, pelo carinho,  
compreensão e, principalmente, pelo apoio  
no período de realização desse trabalho.*

## AGRADECIMENTOS

À Professora Nanuza Luiza de Menezes que, ao longo da elaboração dessa dissertação, compreendeu minhas dificuldades, me apoiou em meus momentos de incerteza e contribuiu imensamente para o meu crescimento profissional e científico.

Ao Professor João Vicente Coffani que me auxiliou na coleta de plantas importantes para o meu trabalho e à sua esposa pela acolhida amigável enquanto estive em Registro.

Ao meu colega de trabalho Marcelo Pace e a Harri Lorenzi pela doação de um dos exemplares inseridos nesse estudo.

Ao Erismaldo, que sempre me auxiliou em coletas no jardim quando precisei.

À Gisele que, além dos materiais práticos e conhecimento de técnicas de laboratório essenciais para a elaboração desse trabalho, sempre me ofereceu um ombro amigo e uma bronca amigável, ambos importantíssimos para que eu corrigisse meus erros. E ainda agradeço a minha amiga e também técnica, Tássia.

Aos secretários do departamento de Biociências por auxiliar na resolução dos problemas burocráticos.

Aos meus amigos de laboratório: Danilo, Zé, Rafael, Natália, Vanessa, Vivi, Luiz, Guilherme, Giuliano, Cairo, Celina, Bianca, Emília, Thaís, Carla, Karen, Roberta, Renata, Virgínia, Juliana, Flávia, Cris, Mariane, Marlene e Gustavo pelo companheirismo, além de agradecimentos especiais à Paula Elbl que, em tantos momentos profissionais e pessoais me ajudou, amparou e apoiou com atitudes e palavras e, também, à Marli, que contribuiu para melhorar o processo de

construção desse trabalho com sugestões importantes durante a minha qualificação.

À Professora Verônica Angyalossy por contribuir com valiosas sugestões para o meu trabalho na banca de qualificação e, também, no cotidiano de laboratório.

À Professora Gladys Flávia Melo-de-Pinna por me apoiar e acreditar no meu trabalho em momentos que nem eu acreditei. Além de ter contribuído com idéias e sugestões em vários momentos cruciais desse trabalho.

E, por fim, agradeço aqueles que me apoiaram no meu dia-a-dia, tornando a realização desse trabalho possível: àqueles que moram no meu lar e no meu coração (Rogério, Normal, Luciana, Maurício, Carolina e Caneta), aos meus amigos de graduação sempre presentes, cada um da sua forma (Ariel, Maura, Ricardo, Fábio, Jéssica, Helena, Mirian, Talita, Rafael - o Patrão, Tybyreçá, Felip e - o Loiro, Bia, Mariane, Luciana, Regiane, Daniel, Cláudia, Thaís, Drica e Ligia).

Ao Francis, Danielle, Ramon, Cecil e Mari, meus eternos amigos e, por último, mas imensamente importante em todo esse processo, à Márcia pela amizade incondicional e por fazer o arquivo final da dissertação abrir e funcionar antes que eu tivesse um ataque cardíaco.

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo pela concessão da bolsa de mestrado e pelo apoio financeiro para a realização dessa pesquisa.

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, por colocar a disposição à área experimental e laboratório.

*"Não entendo. Isso é tão vasto que ultrapassa qualquer entender. Entender é sempre limitado. Mas não entender pode não ter fronteiras. Sinto que sou muito mais completa quando não entendo. Não entender, do modo como falo, é um dom. Não entender, mas não como um simples de espírito. O bom é ser inteligente e não entender. É uma benção estranha, como ter loucura sem ser doida. É um desinteresse manso, é uma doçura de burrice. Só que de vez em quando vem a inquietação: quero entender um pouco. Não demais: mas pelo menos entender que não entendo."*

**Clarice Lispector**

## SUMÁRIO

<b>Nota introdutória</b> .....	1
<b>Introductory note</b> .....	2
<b>Capítulo 1</b>	
<b>RESUMO</b> .....	3
<b>ABSTRACT</b> .....	4
1. HISTÓRICO SOBRE ESPESSEAMENTO PRIMÁRIO.....	5
1.1 Introdução .....	5
1.2 “Cambium” e suas variações de terminologia e significado. ....	7
1.3 PTM (Primary Thickening Meristem) e seus significados.....	11
1.4 “Urmeristem”, o meristema residual. ....	15
1.5 “Meristematic cap” ou capuz meristemático. ....	16
1.6 “Couche dictyogéné”: a camada geradora de raiz. ....	17
1.7 Endoderme meristemática + periciclo: os meristemas geradores dos tecidos que compõem o corpo primário de monocotiledôneas.....	19
1.8 Considerações Finais .....	26
1.9 Referências Bibliográficas.....	29
<b>Capítulo 2</b>	
<b>RESUMO</b> .....	32
<b>ABSTRACT</b> .....	33
2. A CONTINUIDADE DOS TECIDOS ENDODERME E PERICICLO ENTRE OS ÓRGÃOS NO CORPO VEGETATIVO DE MONOCOTILEDÔNEAS.....	34
2.1 Introdução .....	34
2.2 Endoderme .....	37
2.3 Periciclo.....	42
2.4 Objetivos .....	45
2.5 Materiais e Métodos.....	46
2.6 Resultados.....	48
2.7 Discussão .....	73
2.8 Considerações finais .....	76
2.9 Referências Bibliográficas.....	77
<b>Capítulo 3</b>	
<b>RESUMO</b> .....	81
<b>ABSTRACT</b> .....	82
3. CAULE .....	83
3.1 Introdução .....	83
3.2 As famílias Zingiberaceae e Costaceae .....	88

3.3	Objetivos .....	90
3.4	Materiais e Métodos.....	91
3.5	Resultados.....	93
3.6	Discussão .....	138
3.7	Considerações Finais .....	143
3.8	Referências Bibliográficas.....	144

#### **Capítulo 4**

<b>RESUMO</b> .....	148
<b>ABSTRACT</b> .....	149
4. FOLHA .....	150
4.1 Introdução .....	150
4.2 Objetivo.....	154
4.3 Materiais e Métodos.....	155
4.4 Resultados.....	157
4.5 Discussão .....	178
4.6 Considerações Finais .....	181
4.7 Referências Bibliográficas.....	182

#### **Capítulo 5**

<b>RESUMO</b> .....	185
<b>ABSTRACT</b> .....	186
5. Raiz .....	187
5.1 Introdução .....	187
5.2 Objetivos .....	190
5.3 Materiais e Métodos.....	191
5.4 Resultados.....	193
5.5 Discussão .....	207
5.6 Considerações Finais .....	209
5.7 Referências Bibliográficas.....	210

## **Nota introdutória**

Essa dissertação foi subdividida em cinco capítulos que, apesar de relacionados entre, podem ser lidos e compreendidos de forma independente.

O primeiro capítulo trata de um breve histórico sobre o espessamento primário em caules de monocotiledôneas. Seu principal objetivo é deixar evidente para o leitor a problemática referente tanto à nomenclatura dos tecidos relacionados ao espessamento primário em monocotiledôneas, quanto explicar as hipóteses que embasam essas nomenclaturas.

O segundo capítulo teve como principal objetivo evidenciar que, apesar da discordância de muitos autores da atualidade, existe continuidade dos tecidos endoderme e periciclo entre os órgãos no corpo vegetativo de monocotiledôneas, apresentando indícios que apóiam esse pensamento.

Já o terceiro capítulo, Caule, demonstra dados que corroboram o pensamento defendido nessa dissertação: endoderme e periciclo são os tecidos responsáveis pelo espessamento do corpo primário do caule de monocotiledôneas.

O quarto capítulo, Folha, discute e demonstra a presença de endoderme (entorno da unidade vascular desse órgão) e periciclo (como parte dessa unidade vascular) em folhas de Zingiberaceae e Costaceae.

O quinto e último capítulo aborda a importância dos já mencionados tecidos, quais sejam endoderme e periciclo, na formação da raiz primária.

## **Introductory note**

This dissertation was subdivided into five chapters that, although related, can be read and understood in independence.

The first chapter is a brief history of the primary thickening in stems of monocots. Its main objective is to show the reader the issues concerning both the terminologies of tissues related to primary thickening, as the hypotheses that explain and based these terminologies.

The second chapter had as its main objective evidence that, despite the disagreement of many authors of today, there is continuity of the tissues endodermis and pericycle between the organs in the body of monocotyledonous plant, presenting evidence to support this thought.

In the third chapter, Stem, are show datas that supports the ideas advocated in this essay: endodermis and pericycle tissues are responsible for thickening of the primary stems body of monocots.

The fourth chapter, Leaf, discusses and demonstrates the presence of endodermis (surrounding vascular unit presente in this organ) and pericycle (as part of this vascular unit) in leaves of Zingiberaceae and Costaceae.

The fifth and final chapter discusses the importance of the aforementioned tissues, which are endodermis and pericycle in the primary root formation.



*“A única literatura a qual tem relevância direta aos trabalhos modernos é de 100 anos atrás porque, nos anos subseqüentes, anatomistas tem virtualmente negligenciado tópicos que, como muitos na tradição botânica clássica, foram considerados como ‘completamente estudados’ e, portanto, desconsiderado pelas gerações seguintes de investigadores.”*

**Martin Zimmermann e Philip Tomlinson**

## **RESUMO**

**SILVA, C. G. da.** O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo. Cap. 1. Histórico sobre espessamento primário. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Desde o fim do século XIX, surgiram uma grande variedade de terminologias para denominar a região meristemática responsável pelo espessamento primário em monocotiledôneas. Apesar desse grande número de denominações, poucas hipóteses e idéias são utilizadas para embasar esse grande conjunto de terminologias. Esse capítulo histórico tem por objetivo explicar a origem dessas terminologias e compreender a correlação entre as hipóteses que as embasam. Ao final dessa explanação, será possível compreender o porquê da defesa da presença dos tecidos endoderme e periciclo como sendo os dois tecidos meristemáticos responsáveis por esse espessamento primário em monocotiledôneas, em detrimento da denominação mais aceita atualmente de “PTM”, um único meristema defendido por muitos autores.

Palavras-chave: PTM. MEP. Endoderme. Periciclo. Cambium. Monocotiledôneas.

*“The only literature to which modern work has any direct relevance is that of about 100 years ago because in subsequent years anatomists have virtually neglected a topic which, like many others in the classical botanical tradition, has been regarded as "fully worked out" and therefore dismissed by later generations of investigators.”*

**Martin Zimmermann and Philip Tomlinson**

#### **ABSTRACT**

**SILVA, C. G. da.** The primary thickening in stem system and the continuity between tissues in vegetative organs from Zingiberaceae e Costaceae: approach in tissues endodermis and pericycle. Ch. 1. Historical about primary thickening. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Since ends of 19<sup>th</sup> century, arised a great diversity of terminologys to name meristematic region responsible for primary thickening in monocotyledons. Despite of this great number of denominations, a few hypothesis and ideas are utilized to base this great complex of terminologys. This historical chapter aims explain the origin from this terminologys and understand correlations between hypothesis basis. At the end of this explanation, you can understand why the defense of presence of endodermal and pericycle tissue as the two meristematic tissues responsible for this primary thickening in monocotyledonous rather than the currently most accepted name of "PTM", a single meristem advocated by many authors.

Keywords: PTM. MEP. Endodermis. Pericycle. Cambium. Monocotyledons.

# 1. HISTÓRICO SOBRE ESPESSAMENTO PRIMÁRIO.

## 1.1 Introdução

Entender a evolução dos termos que se referem ao espessamento primário em monocotiledôneas é um tópico importante. Mas, algo que vai além disso em importância é: entender os significados assumidos pelos termos que foram empregados. Esse breve histórico tem por maior objetivo demonstrar, historicamente, o significado dos principais termos empregados que façam referência ao espessamento primário em plantas vasculares focado, principalmente, em monocotiledôneas. Além da necessidade de se entender o significado dos termos que fazem referência ao espessamento primário, também é importante entender um pouco do contexto histórico no qual ele foi gerado. Uma vez, feita essa associação entre contexto histórico e significado do termo, poder-se-á dizer que o objetivo principal desse capítulo foi alcançado (ver quadro 3 com resumo das relações).

A história dos estudos sobre espessamento primário iniciou-se no século XIX na Europa em uma época onde a comunicação entre os pesquisadores, ou melhor, naturalistas, não apresentava o dinamismo e a velocidade encontradas nos dias atuais. Por essa razão, é fácil imaginar que naturalistas com o mesmo objeto de estudo atribuíssem termos distintos para o mesmo evento biológico ou concluíssem que o processo biológico ocorria de forma distinta de acordo com as idéias e hipóteses que influenciaram o pensamento do autor sobre o processo estudado.

Quando se fala mais especificamente de espessamento primário em plantas vasculares, apesar da grande quantidade de termos, mas a quantidade de idéias e hipóteses que servem de embasamento para esses termos pode não completar uma dezena. Por essa razão, nesse breve

histórico, os termos foram agrupados por afinidade de idéias que os embasavam, tornando possível uma análise mais sucinta e robusta dos eventos históricos que se relacionaram, mostrando a evolução do pensamento histórico sobre o espessamento primário em plantas vasculares. Ao final da análise desses agrupamentos de idéias, foi realizado um quadro geral que mostra a relação que existe entre esses grupos e os principais pontos onde houve modificações das idéias.

## 1.2 “Cambium” e suas variações de terminologia e significado.

Uma das primeiras denominações atribuídas ao meristema de espessamento primário foi feita por Schleiden (DeMason, 1979a). Esse trabalho, devido a sua importância, foi traduzido para a língua inglesa em 1849, mas outros autores o sucederam (ver quadro 1) fazendo uso da mesma nomenclatura ou de denominações. O autor utiliza o termo câmbio (“cambium”) para descrever, pela primeira vez em monocotiledôneas, um conjunto de células presentes que eram responsáveis pela formação de tecidos no caule e que contribuem para o aumento em espessura desse órgão.

Para esses autores, esse tecido estaria presente em plantas que apresentavam hastes (como *Pistia obovata*), caules de palmeiras, liliáceas herbáceas, bulbos de *Allium*, *Lilium*, entre outras plantas que possuem uma gema terminal cônica presentes, em sua maioria, organismos de internó não desenvolvido.

Muitos autores alemães passaram a adotar esse termo e variações desse termo. “Etagecambium” (Schoute, 1903) e “fugacious cambium” (Petersen, 1892) foram variações do termo “cambium” adotadas para especificar melhor as descrições feitas anteriormente: um câmbio que tem atuação por um curto período de tempo e que possui atividade irregular de produção de tecidos. Petersen (1892) ainda acrescentou que entre as monocotiledôneas, é possível encontrar tanto plantas com o “fugacious cambium” bem desenvolvido, como plantas que, aparentemente, não possuíam esse meristema.

Esses termos, que descrevem o espessamento primário em monocotiledôneas, foram adotados em analogia com o tecido visto em plantas “dicotiledôneas”, responsável pelo espessamento secundário.

Segundo Krauss (1948), apesar das descrições precisas feitas pelos autores que, inicialmente, elaboraram estudos sobre o crescimento do corpo primário em monocotiledôneas, o uso desses termos foi responsável por interpretações incorretas sobre o espessamento primário nesse grupo. Segundo, ainda, essa mesma autora, essa analogia feita com o câmbio de “dicotiledôneas” (responsável pelo crescimento secundário, com formação de xilema secundário internamente e floema secundário externamente – Esau, 1965) enviesou interpretações, pois os autores que primeiro fizeram uso desses termos tinham clara a idéia de que, apesar da denominação de “cambium”, se tratava de um tecido primário. No entanto, outros autores que se seguiram (conforme veremos adiante), acreditaram que se tratava de um tecido responsável pelo crescimento secundário.

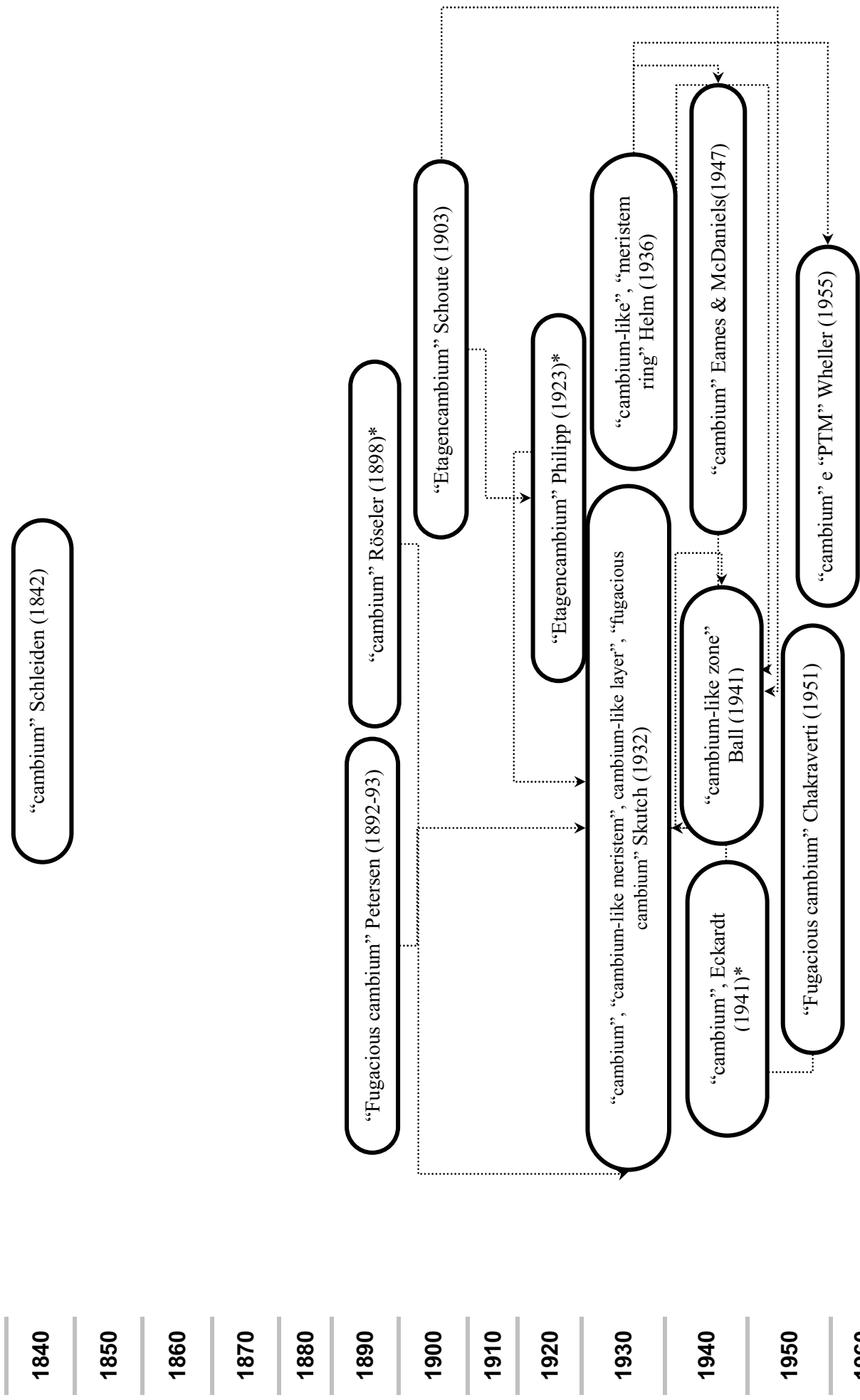
Evidenciando a validade desses argumentos expostos por Krauss, Skutch (1932) descreve a presença de uma região freqüentemente presente junto ao ápice dos rizomas de banana, denominada pelo autor de “cambium” ou “cambium-like meristem”, como sendo responsável pela formação de feixes anfiflóicos, por ele denominados secundários, que contribuía para o espessamento por ele denominado secundário, além da produção de raízes adventícias. Mas o próprio autor tem dúvidas se deve chamar de “cambium” uma região de atividade cambial tão diferente da encontrada em “dicotiledôneas”.

Referindo-se a monocotiledôneas arbóreas, Eames & MacDaniels (1947) também descrevem que os feixes anfibasais e colaterais sem espessamento de parede secundária anelar ou espiralado, fazem parte do tecido que tem origem de um “cambium”, promovendo o espessamento secundário. Mas, segundo Alves & Menezes (*prelo*) demonstram, feixes caulinares anfibasais sem espessamento de parede secundária anelar ou espiralado fazem parte do crescimento primário da planta, não sendo essa

característica suficiente para atribuir a um tecido que o possua a denominação de tecido de crescimento secundário.

Em Zingiberaceae, Chakraverti (1951) descreveu a presença de um “fugacious cambium” responsável pela formação de feixes no rizoma de *Curcuma longa* e, assim como Skutch, acreditou que esse tecido correspondia a um produto do crescimento secundário. Ball (1941) expôs em seu trabalho mais uma diferença do “cambium” presente em monocotiledôneas com o encontrado em “dicotiledôneas”: o autor esclarece que em *Phoenix canariensis* o meristema responsável pelo espessamento primário presente nesse tipo de palmeira não é “tiered”, ou seja, não apresenta uma célula inicial. Nota-se aqui, mais um motivo para que o termo câmbio não seja empregado em monocotiledôneas: ausência de iniciais cambiais, presentes e características do câmbio de “dicotiledôneas”.

Toda essa terminologia relacionada ao termo “cambium” começou a perder espaço a partir de 1950. Um dos motivos dessa perda de espaço relaciona-se com o fato desses termos não descreverem a unicidade dos tecidos que compõe o crescimento primário em monocotiledôneas, já que remetem a idéias e hipóteses relacionadas com o câmbio das “dicotiledôneas”, causando confusão entre o que seria meristema de espessamento primário e o de espessamento secundário e, por conseqüência, dificultando a delimitação de quais seriam os tecidos resultantes desses meristemas.



Quadro 1 – Cronologia dos principais autores que, em seus trabalhos, trataram do espessamento primário em monocotiledôneas. As setas indicam a citação de trabalhos anteriores. \* *apud* Rudall (1991)



### 1.3 PTM (Primary Thickening Meristem) e seus significados

A grande diversidade de termos e descrições associadas aos estudos sobre crescimento primário pode ter sido um dos fatores que impediu um melhor dinamismo e comunicação entre os pesquisadores e especialistas sobre o assunto. O termo que buscou realizar essa unificação de denominações e, também, uma descrição mais precisa sobre o meristema que origina espessamento no corpo primário foi “PTM” (Primary Thickening Meristem) ou MEP (Meristema de Espessamento Primário). Essa terminologia começou a ser muito utilizada na metade do século XX e, até os dias atuais, é amplamente utilizada.

A autora que tornou pública a necessidade de revisão dos termos foi Katherine Esau (1943). Ela acreditava que uma revisão sobre as terminologias e as descrições associadas auxiliaria o estabelecimento de uma base de conhecimentos mais sólida sobre o assunto. Esau (1943) descreve, ainda, que monocotiledôneas são caracterizadas por possuir um crescimento em espessura de natureza primária que ocorre graças a atividade de um “cambium-like lateral meristem”, ocupando uma zona em anel, também descrito por autores como Schoute (1903; 1912) e Ball (1941), entre outros autores. Esse seria, segundo Esau (1943), o “primary thickening meristem”, referido também por Helm (1936). Nesse artigo de revisão não há, explicitamente a idéia de utilização dessa nova terminologia em detrimento das utilizadas pelos pesquisadores até então, mas desde então, esse termo foi amplamente utilizado.

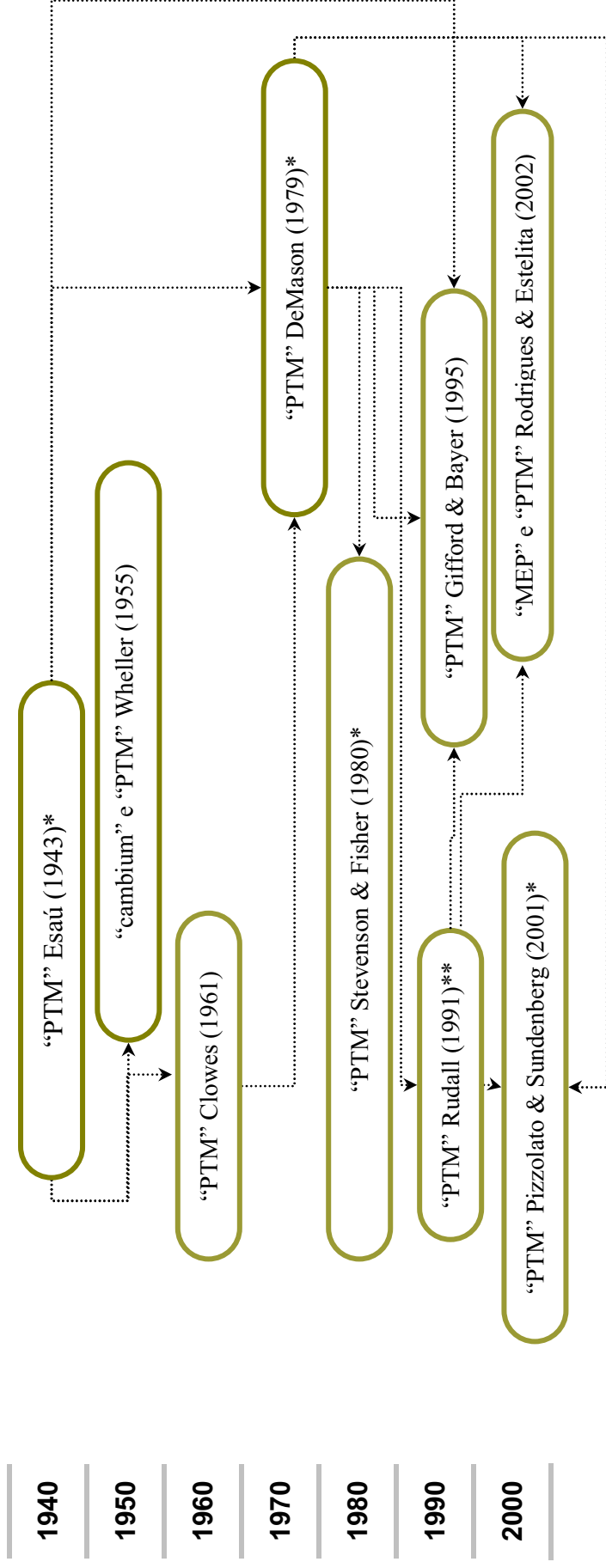
Inicialmente, as terminologias e descrições se sobrepõem, como pode ser visto em Wheeler (1955) que, trabalhando com *Aloe barbadensis*, utiliza o termo “PTM” para denominar a região meristemática ou descrita como sendo um tipo de “cambium”. Outros autores que se sucederam a esses trabalhos passaram a utilizar, prioritariamente, “PTM” para realizar

as descrições. Clowes (1961) reforça a impropriedade do de aplicar o termo câmbio para o meristema de espessamento primário, descrevendo que nesse meristema, a atividade ocorre por todo meristema de espessamento primário e não está confinada a uma única camada ou a uma zona estreita e, sendo assim, não se poderia chamar esse meristema de câmbio. DeMason (1979a) caracterizou histoquimicamente uma região de células achatadas, presente no bulbo de *Allium cepa*, encontrada entre o córtex e o cilindro central, reconhecendo-a pela grande atividade meristemática como sendo o “PTM”. Esse trabalho, por ser um dos mais citados recentemente quando se trata de espessamento primário, é um dos mais influentes nas últimas décadas (ver quadro 2).

Após a revisão elaborada por Esau (1943), outro artigo de revisão sobre o assunto foi elaborado por Paula Rudall (1991) que, na década de 1980 elaborou outros trabalhos relacionados com crescimento lateral de monocotiledôneas (Rudall, 1984; Rudall et al. 1986 e Rudall, 1989). Nesses trabalhos, a autora relata a presença de um meristema lateral que contribui para o crescimento do corpo primário da planta, com atividade tanto centrípeta quanto centrífuga, localizado na região pericíclica (interface entre córtex-cilindro vascular). A autora admite, após extensa revisão, que esse meristema esteja presente em todas as monocotiledôneas. A autora ainda relata que, apesar da presença do referido meristema, não existe uniformidade quanto à atividade exercida por ele. Ainda segundo esta autora, mesmo depois da adoção generalizada do termo “PTM”, muitas outras terminologias ainda foram sugeridas. Como Zimmermann & Tomlinson (1972) que, consideram o termo “PTM” um engano, por acreditarem que o meristema em questão não tem relação direta com o espessamento do corpo primário, considerando que, na verdade, os feixes surgem numa região difusa, abaixo da região considerada meristemática, referida por “PTM” por autores contemporâneos a eles. E, a principal

função dessa região não seria gerar novos tecidos, mas sim ligar o sistema vascular da raiz e da folha no caule, portanto, não tendo contribuição direta para o aumento do espessamento primário.

Nos dias atuais, a grande maioria dos autores optou por adotar “PTM” (ou “MEP”) para tratar do meristema relacionado ao espessamento primário (Gifford & Bayer, 1995; Pizzolato & Sundberg, 2001; Rodrigues & Estelita, 2002). Mas, apesar dessa vasta adoção do termo pela comunidade científica, ao longo desses mais de 100 anos de estudos sobre esse meristema em monocotiledôneas, outras hipóteses e terminologias surgiram e merecem ser descritas e compreendidas.



Quadro 2 – Cronologia dos principais autores que, em seus trabalhos, trataram do espessamento primário. As setas indicam a citação de trabalhos anteriores.  
 \*apenas o primeiro dos trabalhos que tratam do tema foi incluído no quadro.

\*\* trabalho de revisão.

#### 1.4 “Urmeristem”, o meristema residual.

Os pesquisadores alemães foram extremamente importantes para a anatomia vegetal, principalmente no fim do século XIX e começo do século XX, como já se pode detectar a partir do que foi visto até agora. Kaplan (1937), trabalhando com plantas vasculares, principalmente com “Pteridophyta”, descreveu a presença de um meristema em anel que seria derivado de um meristema apical (procâmbio). Nessa região com potencial meristemático, a diferenciação do tecidos seria menos óbvia do que no tecido presente no entorno, formando um tipo de anel procambial. A relação entre o procâmbio e esse “meristema residual” de origem apical pode variar de planta para planta, assim como o tempo de diferenciação entre esses dois tecidos meristemáticos. E, esse meristema residual, precursor dos tecidos vasculares, seria responsável pela diferenciação do sistema vascular no corpo primário da planta. Mas, como apontado por Esau (1954), esse conceito se tornou obsoleto por inúmeras observações feitas em plantas vasculares, onde o procâmbio e o tecido meristemático derivado dele eram encontrados, constantemente, como cordões e não como anéis meristemáticos.

Segundo Menezes et al. (2005) e Alves & Menezes (prelo), o periciclo meristemático que em secção longitudinal aparece, sempre, adjacente ao córtex (em particular, à endoderme) quando se considera o ápice caulinar como um todo (não seccionado), constitui um anel meristemático, como proposto por Kaplan.

## 1.5 “Meristematic cap” ou capuz meristemático.

Nas últimas décadas, apareceram algumas hipóteses que contestaram o uso do termo “PTM” (ou “MEP”) para se explicar a forma como ocorre o espessamento do corpo primário em monocotiledôneas. Uma dessas hipóteses, elaborada por Zimmermann & Tomlinson (1965; 1967), trata da descrição do “meristematic cap” ou meristema em capuz. Esses pesquisadores, fazendo uso de uma técnica inovadora para a época (fotografias de secções seriadas que, ao final de um trabalho de sobreposição, produzem um filme sobre o destino longitudinal dos tecidos vasculares), elaboraram uma hipótese paralela a hipótese mais disseminada na época, qual seja, a existência de um meristema de espessamento primário – “PTM”.

O capuz meristemático descrito por eles, é uma região com tecidos meristemáticos dispostos de forma difusa, localizada junto ao ápice. Esse meristema difuso, formado a partir de cordões de procâmbio dispersos, origina dois sistemas vasculares distintos: interno (derivado da região interna do meristema, mais complexo, forma a parte central do cilindro vascular que possui, principalmente, feixes axiais – ou feixes caulinares – que podem se conectar com traços foliares que se originam nessa região) e o externo (derivado da região externa do capuz meristemático, mais simplificado, formando a vascularização presente no córtex, composta, prioritariamente de traços foliares). Mas, esses sistemas vasculares e essa região meristemática em capuz não seriam as únicas responsáveis pelo desenvolvimento do corpo primário em monocotiledôneas (Zimmermann & Tomlinson, 1968, 1972).

Esses autores contestam a existência de um “meristema de espessamento primário”, pois acreditam que a alongação e a expansão do caule também fazem parte da composição do corpo primário e, essas duas

formas de crescimento não estão relacionadas com o “PTM”. Além disso, consideram que as descrições sobre o processo, feitas até então, não apresentam paralelo com processo visto e discutido em suas pesquisas (Zimmermann & Tomlinson, 1965, 1967, 1968, 1972; Tomlinson & Spangler, 2002; Tomlinson, 2006). A crítica ao termo é tamanha, a ponto de sugerirem que o termo “PTM” seja descartado, já que esse crescimento do corpo primário, localizado difusamente e o processo de crescimento descrito não apresentam relação com o termo (“PTM”) usualmente empregado para o espessamento do corpo primário (1968).

#### 1.6 “Couche dictyogéné”: a camada geradora de raiz.

Outro importante pesquisador, Mangin (1882), relatou a presença de um tecido meristemático situado nos limites entre o córtex e o cilindro vascular, responsável por formação de tecido e raiz adventícia. Esta camada constituiria um plexo de tecidos vasculares no caule, diretamente ligado à raiz (região formadora de raízes adventícias). Esse meristema apresentava, externo a ele, junto ao córtex, uma camada diferenciada de tecido: a endoderme e internamente à endoderme se encontrava o periciclo. O autor diz, claramente, que a camada geradora de raiz lateral na raiz era também responsável pela produção de raiz adventícia no caule, pela camada endodérmica associada e pela rede vascular presente no caule (DeMason, 1979b).

Devido ao padrão diferenciado de atividade meristemática desse tecido, dividiu as monocotiledôneas em 4 grupos. No primeiro grupo, que ocorre na maioria das monocotiledôneas herbáceas, esse meristema seria responsável pela produção de raízes adventícias e pela formação de um plexo vascular periférico (“reseau radicifère”) no cilindro vascular, permanecendo ativo apenas até a formação da raiz. No segundo grupo, que

ocorre apenas em algumas herbáceas, ele permanece ativo após a formação da raiz, contribuindo para a formação do corpo da planta e, neste caso, o meristema pode cessar a atividade após algum tempo, ou até mesmo permanecer ativo durante toda a vida da planta.

No terceiro grupo, que ocorre em monocotiledôneas arbustivas, a ação desse meristema é complementada e, depois substituída, por um meristema de espessamento secundário. O quarto e último grupo foi encontrado em palmeiras, onde a camada geradora de raiz dá origem a vários feixes vasculares dispersos no cilindro vascular e depois, cessa sua atividade. Nesse último caso, o meristema apresenta-se difuso, não formando, como nos outros três grupos, um meristema lateral. Rudall (1991) apresenta os postulados de Mangin (1882), substituindo “couche dictyogéné” (camada geradora de raiz) por “PTM” (Primary Thickening Meristem), como se fossem sinônimos.

É importante lembrar que, em nenhum momento, Mangin fala que o meristema por ele denominado “couche dictyogéné” tenha atividade centrífuga e centrípeta para formar córtex e cilindro vascular. Portanto, em nenhum momento o autor admite que esse meristema forma córtex e cilindro vascular como os pesquisadores que defendem a existência do “PTM”.

Esses conceitos, estabelecidos por Mangin no fim do século XIX, foram retomados por Krauss (1948) em seu trabalho com *Ananas comosus* (Bromeliaceae). A autora acreditava que Mangin havia sido o pesquisador que mais perto havia chegado da definição correta para o processo como ocorre o crescimento do corpo primário em monocotiledôneas. E, justamente por acreditar nisso, a autora resolveu adotar, para a região meristemática descrita por ela em seu trabalho o termo “camada dictiogênica”.



No entanto, apesar de Krauss concordar com Mangin quanto à presença do meristema e os tecidos originados por ele, a autora não acreditava na presença de uma endoderme como sendo uma camada limitante desse meristema; assim como, também, não acreditava que adjacente a este existisse um periciclo. A presença desses tecidos era considerada como classicismo pela autora, já que era habitual, nesse momento histórico, descrevê-los na interface entre córtex e cilindro vascular, apesar de não existirem estudos mais aprofundados para alguns grupos de plantas. Mas a autora admite que, em algumas plantas, é possível visualizar uma camada semelhante à endoderme, preferindo se referir a essa camada como “endodermis-like”, ou seja, camada parecida com a endoderme (esse tecido possuía um espessamento das paredes que o compunham, distinto do encontrado na endoderme da raiz, além de não apresentar uma continuidade precisa com a endoderme deste mesmo órgão).

Essa terminologia foi pouco utilizada por pesquisadores para tratar do espessamento do corpo primário em monocotiledôneas.

#### 1.7 Endoderme meristemática + periciclo: os meristemas geradores dos tecidos que compõem o corpo primário de monocotiledôneas.

Nota-se, historicamente, uma grande variedade de hipóteses que explicam o espessamento primário do caule de monocotiledôneas. Mas a defendida nessa dissertação reúne componentes de algumas dessas linhas de pensamento.

Segundo DeMason (1979a), pequenas monocotiledôneas como a cebola, apresentam uma camada pela autora denominada endodermóide, por não acreditar na presença de uma endoderme verdadeira. Mas a autora (DeMason, 1979b) diz na página 52: “the endodermoid layer has uniformly

thickened walls in its mature state. If these layers are followed acropetally in the stem, they are confluent with a meristematic cambial-like layer, the PTM”. Mais adiante, na mesma página ela diz: “The vascular tissue and the endodermis of the roots are confluent with the vascular network and the endodermoid layer of the boundary layer between the cortex and the central cylinder in the stem”. Para Menezes et al. (2005), camada endodermóide é, na realidade, a endoderme não reconhecida por DeMason (1979b). E, além desse tecido, uma região do sistema vascular entre o córtex e o cilindro central capaz de produzir raiz ao longo de todo o eixo caulinar. Essa região, apesar de reconhecida como pericíclica por Rudall (1991), não tem o reconhecimento da presença do periciclo. Menezes et al. (1996), corroborando com os pesquisadores do século XIX, como Mangin (1882) e Guillaud (1878), acreditam na presença de endoderme e de periciclo fazendo parte do corpo primário das plantas, assim como, também, concordam com Beiguelmann (1962) que estabelece como sendo endoderme o que outros autores chamam de camada endodermóide; e de periciclo, a camada formadora de tecidos vasculares (originada do procâmbio).

Os trabalhos de Priestley (Priestley & North, 1922; Priestley & Tupper-Carey, 1922; Priestley & Woffenden, 1922) demonstram não apenas a presença da endoderme mas, também, a atividade meristemática desse tecido no estágio embrionário. Os autores relatam ainda que, apesar da presença da atividade meristemática, o reconhecimento morfológico da endoderme não ocorre junto ao ápice. Esse dado é importante para explicar o porquê de muitos autores não reconhecerem a presença desse tecido na região descrita como parecida com um câmbio. -

Menezes et al. (2005) demonstram que o tecido denominado “PTM” (Primary Thickening Meristem) em monocotiledôneas, refere-se, na verdade, a tecidos conhecidos desde o século XIX, quais sejam endoderme

(que se origina do meristema fundamental) e periciclo (que se origina do procâmbio). Segundo Menezes et al. (2005), essa confusão levou os outros autores que as precederam a considerar que um único meristema poderia originar córtex e sistema vascular do caule (Rudall, 1991; Rodrigues & Estelita, entre outros pesquisadores), somente sistema vascular (Rudall, 1984) ou somente córtex (Gifford & Bayer, 1995). O principal argumento de Menezes et al. (2005) para não concordar com a existência de um “PTM” é a de considerar que a planta é uma unidade, isto é, que todos os tecidos primários que estão na raiz, estão no caule e estão na folha e que esses tecidos são contínuos entre raiz e caule e entre caule e folha.

Em Menezes et al. (2005) há a demonstração, clara de que, o que os outros autores denominam “PTM” é, na realidade, a presença de dois meristemas simulando um único meristema: a endoderme com atividade meristemática mais periciclo, ambos os tecidos podendo apresentar fase meristemática.

Trabalhos ainda precisam ser elaborados sobre o tema, já que podem existir vários padrões que envolvem a atividade meristemática desses dois tecidos. Como consequência disso, ainda existem outras informações que devem ser pesquisadas a partir da tomada desses padrões, como a relação desses com fatores ambientais, filogenia e hábitos do sistema caulinar.

Como o dito por Krauss (1948), a existência de endoderme e periciclo tornou-se uma espécie de classicismo quando se trata de sistema caulinar, tendo sido referida quase que exclusivamente para raiz; poucos autores os mencionam no caule, mesmo referindo-se à bainha amilífera (no caso da endoderme) e, quase nenhum autor menciona a existência dessa estrutura em folhas. Por essa razão, esse trabalho tem, como um de seus objetivos, caracterizar e apresentar esses tecidos em Zingiberaceae e Costaceae, acrescentando novas informações sobre padrões de atividade de ambos, buscando elucidar melhor o tema.

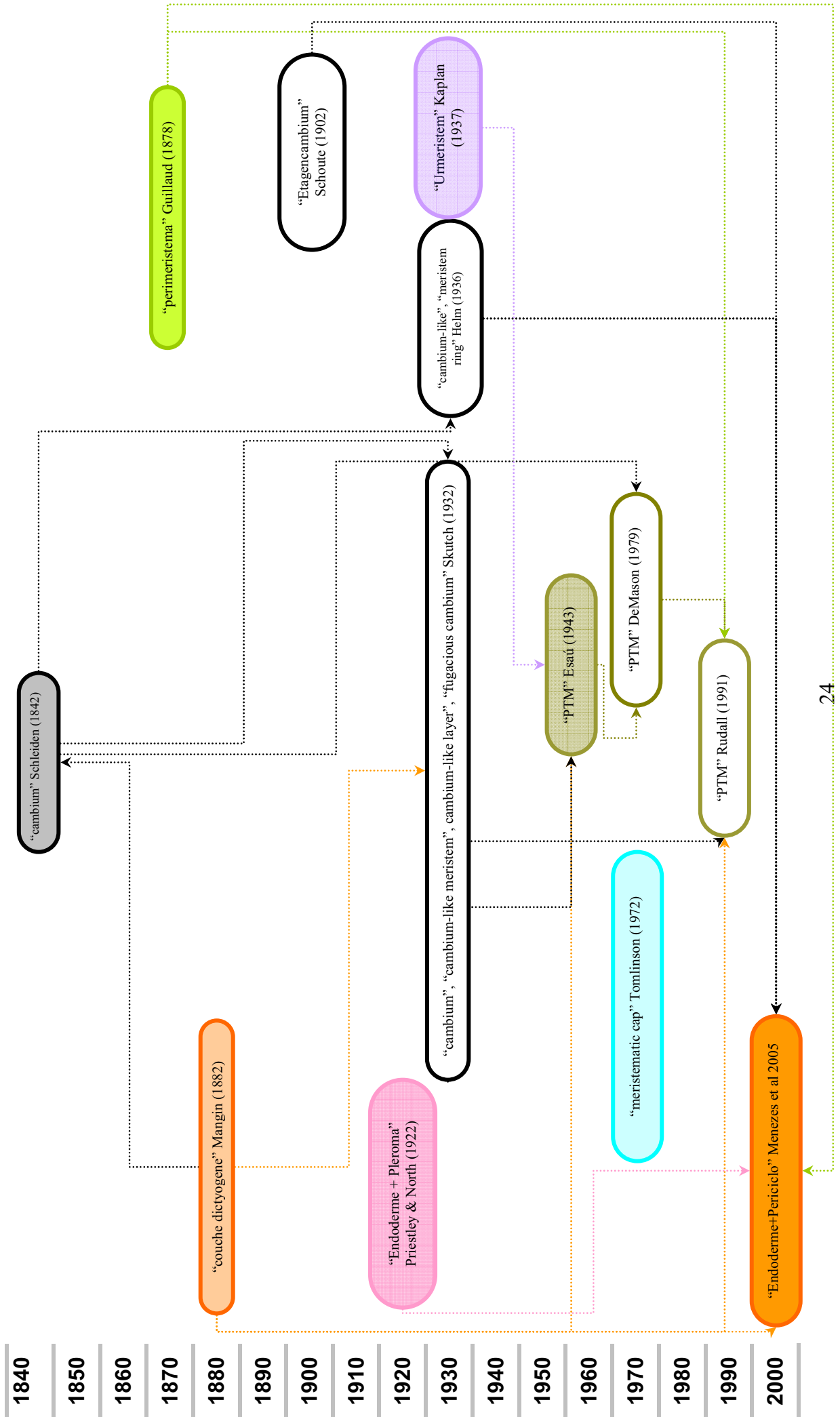
A terminologia/hipótese mais aceita sobre espessamento primário, não leva em consideração um outro fator que pode gerar erros e interpretações errôneas futuramente: na hipótese “PTM” (“primary thickening meristem”) ou “MEP” (meristema de espessamento primário) está inclusa a formação de raiz por esse meristema, apesar do termo significar apenas a contribuição para o aumento de tecido do corpo primário do caule. Rudall (1984) acredita que o nome “PTM” se justifica pois, na formação da raiz adventícia, algumas divisões podem ocorrer, acrescentando tecido ao corpo primário. A autora dessa dissertação não concorda com essa generalização. As famílias desse trabalho são exemplos de que a formação da raiz não contribui, obrigatoriamente, para a formação de tecido para o caule.


Recentemente, pesquisas na área de genética molecular do desenvolvimento com os genes SCARECROW e SHORTROOT em *Arabidopsis thaliana* (Wysocka-Diller et al., 2000) demonstram com maior precisão a identidade molecular da endoderme em raízes, hipocótilos e meristemas apicais. Neste trabalho os autores observaram que esses genes estão associados à formação da endoderme e de um padrão radiado no córtex. SCARECROW (SCR) é um gene encontrado expresso em células que conectam a camada amilífera da folha com o meristema apical. Esse gene já encontrado na bainha do feixe das folhas, na camada amilífera do hipocótilo e na endoderme da raiz de *Arabidopsis thaliana* (uma Brassicaceae – antigamente denominadas de “dicotiledôneas”) é um dos responsáveis por realizar divisões periclinais nesses tecidos, presentes nesses órgãos (Wysocka-Diller et al., 2000). Por coincidência, os autores denominam “inicial endodérmica”, como Menezes et al. (2005) as células que se dividem para formar o córtex radiado da raiz.

Tomescu (2008) elaborou hipóteses que relacionam a variação da distribuição da endoderme entre as plantas vasculares e a ação diversificada

que os genes relacionados ao estabelecimento da identidade desse tecido poderiam assumir. O autor acredita que essa camada poderia funcionar como sinalizadora, delimitando o que seria córtex e o que seria cilindro vascular por todo o corpo da planta. A endoderme (com estrias de Caspary, como acontece em raízes e em muitos caules e algumas folhas) e/ou definida por uma camada de amido, como é comum nas folhas ou simplesmente sendo a camada mais interna do córtex, como o já proposto por Van Fleet (1961) e Menezes et al. (2005), teria não apenas a função de seleção, como também, uma importante função sinalizadora, delimitando as duas grandes regiões dos órgãos vegetais. Tais evidências começaram a surgir nos estudos com *Arabidopsis* de Fukaki et al. (1998), onde essa camada foi reconhecida no caule.

Tomescu (2008) hipotetiza que, sempre que houver necessidade de delimitar o sistema vascular, existirá uma endoderme assumindo essa função, surgindo, a partir daí, diferentes formas de estruturação do sistema vascular e, por conseqüência, de estruturação do estelo.



 Preenchidos simbolizam o surgimento de uma terminologia e seu respectivo autor.

 Não preenchidos simbolizam importantes divulgadores das hipóteses

Quadro 3 – Organograma sobre as principais terminologias empregadas para o espessamento primário em monocotiledôneas, acompanhada de seus respectivos idealizadores. As setas coloridas indicam quais autores foram influenciados pelas hipóteses relacionadas à terminologia em questão.

## 1.8 Considerações Finais

A partir do exposto até esse momento, pode-se notar que, apesar do grande número de terminologias empregadas para tratar de espessamento primário, são poucas as hipóteses que embasam essas denominações.

As primeiras descrições, relacionadas com o termo “cambium”, mostravam a analogia com o que havia sido visto para as “dicotiledôneas”. As descrições e caracterizações eram os fatores que diferenciavam o câmbio das monocotiledôneas do encontrado nas “dicotiledôneas”. Mas, com o passar das décadas, houve autores que confundiram terminologia e significado, adicionando um pouco de obscuridade ao tema.

Concomitante a isso, outras terminologias surgiram, baseando-se em descrições similares e observação de caracteres pontuais relacionados ao tema, como o “perimeristema” de Guillaud (1878). Mangin (1882) detalhou melhor suas descrições, definindo algumas categorias de acordo com a atividade meristemática apresentada pela planta vascular.

Já Priestley & North (1922), definiram estágios de desenvolvimento da endoderme, mas não consideraram subdivisões para o estágio embrionário (único com atividade meristemática). Nota-se que, muitas das informações obtidas pelos pesquisadores de forma independente, são complementares.

Durante e após a Segunda Guerra Mundial, muitos pesquisadores deixaram a Europa atingida pela guerra e continuaram suas pesquisas em outros países. Uma dessas pesquisadoras foi Katherine Esau que, aproveitando seus vastos conhecimentos em língua como o alemão e o francês, unificou muitos dados e informações produzidos até então. O trabalho de revisão realizado por Esau (1943) é o primeiro elaborado com o objetivo de sintetizar os dados produzidos até então sobre espessamento primário em plantas vasculares. A autora buscou, também, sintetizar em um



único termo o que havia sido feito até esse momento histórico: “primary thickening meristem”. Mas a própria autora admitia que mais estudos deveriam ser elaborados e que ainda existiriam lacunas a serem preenchidas.

Por um lado a tentativa de unificação dos termos foi bem sucedida, já que, após a década de 1950, a maioria dos pesquisadores que trabalharam com espessamento primário adotaram o termo “PTM” para tratar do tecido (ou tecidos) meristemáticos encontrados em suas pesquisas. Mas, por falta de um conhecimento mais detalhado sobre os tecidos que originam o corpo primário das plantas vasculares, muitas controvérsias ainda necessitam de maior esclarecimento.

Surgiram outros autores que sugeriram outras hipóteses que explicam o processo de desenvolvimento do corpo primário de monocotiledôneas. Zimmermann & Tomlinson (1968), acreditam que o espessamento do corpo primário não ocorre da forma como os autores anteriores a eles descreveram. E, por essa razão, descreveram um processo que denominaram de “meristematic cap”. A principal diferença com relação ao proposto até então é que a produção de tecidos não ocorre na região, reconhecida por todos os outros autores, como sendo a possuidora de atividade meristemática. Para os autores, o crescimento ocorre externo a região reconhecida como meristemática por eles e, também, na região interna a esta região meristemática.

Resgatando os dados relatados por autores do século XIX e início do século XX, além de concordar com as novas contribuições da biologia molecular, Menezes et al. (2005) apresentam uma hipótese, diferente da atualmente acreditada pela maior parte dos pesquisadores que trabalham com espessamento do corpo primário de monocotiledôneas. A presença da endoderme e do periciclo em fase meristemática é defendida pelas autoras. O que outros autores denominam “PTM”, na verdade, são os dois tecidos

em fase meristemática: endoderme e periciclo, simulando um único meristema. Portanto, a construção do corpo primário das monocotiledôneas pode apresentar padrões de atividade diferenciados. Para Zimmermann & Tomlinson (1972) a diversidade de padrões de atividade meristemática de endoderme e periciclo ainda não está completamente aceita, embora perfeitamente explicada pelo entendimento da continuidade dos tecidos, conforme apresentado por Menezes et al. (2005), pois segundo essas autoras, a endoderme encontrada na raiz é contínua com a endoderme do caule e esta, é contínua com a endoderme da folha. O mesmo afirmam as autoras para o periciclo.

Portanto, todos os tecidos primários que (incluindo endoderme e periciclo) estão presentes na raiz, estão também no caule e nas folhas (e também nos elementos florais) de todas as “Pteridófitas”, “Gminospermas” e “Angiospermas” e não apenas a epiderme, o córtex, o xilema e o floema primário como querem todos os autores que acreditam em um outro meristema, o “meristema de espessamento primário” (“MEP”) que estaria presente unicamente nas monocotiledôneas dentre todas as Espermatófitas.

## 1.9 Referências Bibliográficas.

- ALVES, V. F. G., & N. L. D. MENEZES. prelo. Morpho-Anatomical Analysis of the Rhizome in Species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae) from Serra do Cipó (MG).
- BALL, E. 1941. The Development of the Shoot Apex and of the Primary Thickening Meristem in *Phoenix canariensis* Chaub., with Comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. And *Trachycarpus excelsa* Wendl. *American Journal of Botany* 28: 820-832.
- BEIGUELMANN, B. 1962. Fibras do periciclo ramificadas no interior do mesofilo. *Phyton* 18: 127-131.
- CHAKRAVERTI, D. N. 1951. The occurrence of fugacious cambium in the rhizome of *Curcuma longa* Linnaeus. *The Philippine Journal of Science*.
- CLOWES, F. A. L. 1961. Apical meristems - Differentiation and origin of procambium.
- DEMASON, D. A. 1979a. Function and development of the primary thickening meristem in the monocotyledon, *Allium cepa* L. . *Botanical Gazette* 140: 51-66.
- \_\_\_\_\_. 1979b. Histochemistry of the Primary Thickening Meristem in the Vegetative Stem of *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 66: 347-350.
- EAMES, A. J., & L. H. MACDANIELS. 1947. An introduction to plant anatomy. *McGraw-Hill Book Company, INC.* 2º ed.
- ESAU, K. 1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. *Botanical Review* 9: 125-206.
- \_\_\_\_\_. 1965. *Plant Anatomy*. John Wiley & Sons, New York.
- FUKAKI, H., J. WYSOCKA-DILLER, T. KATO, H. FUJISAWA, P. N. BENFEY, & M. TASAKA. 1998. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 14: 425-430.
- GIFFORD, E. M., & D. E. BAYER. 1995. Developmental Anatomy of *Cyperus esculentus* (Yellow Nutsedge). *International Journal of Plant Sciences* 156: 622-629.
- GUILLAUD, A. 1878. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones *Ann. Sci. nat. Bot.* 5: 1-176.
- HELM, J. 1936. Das Erstarkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. *Planta* 26.
- KAPLAN, R. 1937. Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. *Planta* 27: 224-268.

- KRAUSS, B. H. 1948. Anatomy of the Vegetative Organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr Merr. I. Introduction, Organography, the Stem, and the Lateral Branch or Axillary Buds. *Botanical Gazette* 110: 159-217.
- MANGIN, L. 1882. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige, chez le Monocotylédones. *Ann. Sci. nat. Bot.* 14: 216-353.
- MENEZES, N. L., P. B. PITA, A. A. IKENAGA, & M. K. URANO. 1996. Periciclo e endoderme, tecidos, em geral, ignorados, do corpo primário. 47º Congresso Nacional de Botânica, Nova Friburgo (RJ): 254.
- MENEZES, N. L. D., D. C. SILVA, R. C. O. ARRUDA, G. F. MELO-DE-PINNA, V. A. CARDOSO, N. M. CASTRO, V. L. SCATENA, & E. SCREMIN-DIAS. 2005. Meristematic activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening in monocotyledons. Considerations on the "PTM". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77: 259-274.
- PETERSEN, O. G. 1892. Bemaerkninger om den monokotyledone Staengels Tykkelsevaext og anatomiske Regioner. *Bot. Tidsskr.* 18: 112-126.
- PIZZOLATO, T. D., & M. D. SUNDBERG. 2001. Initiation of the vascular system in the shoot of *Zea mays* L. (POACEAE). I. The procambial nodal plexus. *International Journal of Plant Sciences* 162: 539-566.
- PRIESTLEY, J. H., & E. E. NORTH. 1922. Physiological studies in plant anatomy III. The structure of the endodermis in relation to its function. *New Phytologist* 21: 8-139.
- PRIESTLEY, J. H., & R. M. TUPPER-CAREY. 1922. Physiological studies in plant anatomy. IV. The water relations of the plant growing point *New Phytologist* 21: 210-229.
- PRIESTLEY, J. H., & L. M. WOFFENDEN. 1922. Physiological studies in plant anatomy. V. Causal factors in cork formation. *New Phytologist* 21: 252-268.
- RODRIGUES, A. C., & M. E. M. ESTELITA. 2002. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl rhizome (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 251-258.
- RUDALL, P. 1984. Taxonomic and Evolutionary Implications of Rhizome Structure and Secondary Thickening in Iridaceae. *Botanical Gazette* 145: 524-534.
- \_\_\_\_\_. 1989. Stem Thickening Growth in Bulbous iridaceae. *Botanical Gazette* 150: 132-138.
- RUDALL, P., A. Y. KENTON, & T. J. LAWRENCE. 1986. An Anatomical and Chromosomal Investigation of *Sisyrinchium* and Allied Genera. *Botanical Gazette* 147: 466-477.

- RUDALL, P. J. 1991. Lateral meristems and Stem Thickening Growth in Monocotyledons. *The Botanical Review* 57: 150-163.
- SCHLEIDEN, M. J. 1842. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik Leipzig.
- SCHOUTE, J. F. 1903. Die Stammesbildung der Monocotylen. *Flora* 92: 32-48.
- \_\_\_\_\_. 1912. Über das Dickenwachstum der Palmen. *Ann. Jard. Bot.* 26: 1-209.
- SKUTCH, A. F. 1932. Anatomy of the Axis of the Banana. *Botanical Gazette* 93: 233-258.
- STEVENSON, D. W., & J. B. FISHER. 1980. The Developmental Relationship between Primary and Secondary Thickening Growth in Cordyline (Agavaceae). *Botanical Gazette* 141: 264-268.
- TOMESCU, A. M. F. 2008. The endodermis: a horsetail's tale. *New Phytologist* 177: 291-295.
- TOMLINSON, P. B. 2006. The uniqueness of palms. *Botanical Journal of Linnean Society* 151: 5-14.
- TOMLINSON, P. B., & R. SPANGLER. 2002. Developmental features of the discontinuous stem vascular system in the rattan plant *Calamus* (ARECACEAE-CALAMOIDEAE-CALAMINEAE). *American Journal of Botany* 89: 1128-1141.
- VAN FLEET, D. S. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. *Botanical Review* 27: 165-219.
- WHEELER, G. E. 1955. The Effects of Cell Division on Three-Dimensional Cell Shape in Aloe Barbadosensis. *American Journal of Botany* 42: 855-865.
- WYSOCKA-DILLER, J. W., Y. HELARIUTTA, H. FUKAKI, J. E. MALAMY, & P. N. BENFEY. 2000. Molecular analysis of SCARECROW function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot. *Development* 127: 595-603.
- ZIMMERMANN, M. H., & P. B. TOMLINSON. 1965. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, I. Mature vegetative axis. *Journal of the Arnold Arboretum* 46.
- \_\_\_\_\_. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum* 48: 122-142.
- \_\_\_\_\_. 1968. Vascular Construction and Development in the Aerial Stem of *Prionium* (Juncaceae). *American Journal of Botany* 55: 1100-1109.
- \_\_\_\_\_. 1972. The Vascular System of Monocotyledonous Stems. *Botanical Gazette* 133: 141-15

## RESUMO

**SILVA, C. G. da.** O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo. Cap. 2. A continuidade dos tecidos endoderme e periciclo entre os órgãos no corpo vegetativo de monocotiledôneas. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Apesar de muitos autores considerarem fato a continuidade entre os tecidos vasculares de caule e folha e de caule e raiz, poucos autores consideram que a endoderme (entre caule e folha e entre caule e raiz) e o periciclo (entre caule e folha e entre caule e raiz) desses órgãos possam ser contínuos. Nesse capítulo foi comprovado, com a verificação da continuidade dos tecidos já mencionados, que a planta é uma unidade e é possível encontrar na raiz e nas folhas os mesmos tecidos encontrados no caule, no caso, os principais tecidos analisados nesse capítulo: endoderme e periciclo. Esse capítulo tem por objetivo discutir, demonstrar e, por fim, comprovar a continuidade dos tecidos já mencionados em Zingiberaceae e, também, descrever a morfologia desses tecidos em cada um dos órgãos já citados.

Palavras-chave: Continuidade, Endoderme, Periciclo, Zingiberaceae.

## ABSTRACT

**SILVA, C. G. da.** The primary thickening in stem system and the continuity between tissues in vegetative organs from Zingiberaceae e Costaceae: approach in tissues endodermis and pericycle. Ch. 2. The continuity of the endodermis and pericycle tissues between the organs in the vegetative body of monocotyledonous. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Despite of many authors consider fact the continuity between the vascular tissues of stem and leaf and stem and root, few authors consider that the endodermis (between stem and leaf and between stem and root) and pericycle (between stem and leaf and stem and between root) of these organs may be continuous. It was shown, with verification of the continuity of the tissues mentioned above, the plant is a unit and can be found in the root and leaves the same tissues found in the stem, in this case, the main tissues examined in this chapter: endodermis and pericycle. This chapter aims to discuss, demonstrate, and finally prove the continuity of the tissues mentioned in Zingiberaceae, and also describe the morphology of these tissues in each of the aforementioned organs.

**Keywords:** Continuity, Endodermis, Pericycle, Zingiberaceae.

## 2. A continuidade dos tecidos endoderme e periciclo entre os órgãos no corpo vegetativo de monocotiledôneas.

### 2.1 Introdução

Endoderme e periciclo, segundo Menezes et al. (2003) e Menezes et al. (2005), são tecidos presentes no corpo primário de todos os órgãos das plantas vasculares mas, não reconhecido pela maioria dos autores como fazendo parte, na maioria das angiospermas, de outro órgão que não a raiz. O subgrupo das monocotiledôneas, além de monofilético é representativo dentro do grande clado das angiospermas.

No clado das monocotiledôneas, a maior parte das plantas desse grupo apresentam apenas crescimento em espessura no caule em decorrência da atividade dos meristemas formadores do corpo primário (Rudall, 1991). Os meristemas que contribuem para esse crescimento primário são a protoderme, procâmbio e meristema fundamental (Raven, Evert, & Eichhorn, 1996) reconhecidos pelos pesquisadores desde o século XIX, com as denominações dermatogênio, pleroma e periblema, respectivamente (Guillaud, 1878; Mangin, 1882). Procâmbio e meristema fundamental originam, respectivamente, periciclo e endoderme segundo pesquisadores do século XIX referidos por Menezes et al (2005) e reconhecido em qualquer livro texto para a raiz.

Em seu trabalho de revisão deo espessamento primário em monocotiledôneas especialmente aquelas que apresentam rizomas, bulbos e cormos espessados, Rudall (1991) demonstra que a maioria dos autores admitem a presença de um meristema de espessamento primário (“MEP”). Já segundo Pizzolato (Pizzolato & Sundberg, 2001; Pizzolato, 2006, 2007) o “PTM” ou “MEP” tem origem do cordão de procâmbio. E, ainda segundo esses autores, esse meristema contribue de fato para o



crescimento primário, já que atribuem volume ao caule, dando origem a maior parte do espessamento primário.

Segundo Menezes et al. (2005), o periciclo mantém-se ativo durante toda a vida da planta como gerador de tecidos vasculares e as células meristemáticas pelas autoras denominadas iniciais endodérmicas, após cessar a sua atividade para a formação do córtex ou parte dele, desenvolve estrias de Caspary e, em regiões mais próximas da base do rizoma, torna-se totalmente espessada. Para essas autoras, a hipótese do MEP nada mais é do que o periciclo ativo ou o periciclo, endoderme e derivadas da endoderme funcionalmente conjugados.

Tanto o procâmbio, a protoderme quanto o meristema fundamental são reconhecidos em qualquer livro texto (Esau, 1965; Fahn, 1974; Raven et al., 1996) como sendo meristemas geradores de tecidos primários, mas endoderme e periciclo, excluindo o reconhecimento dado para esses tecidos em raízes, são pouco reconhecidos como tecidos presentes nos órgãos vegetativos e participantes da formação do corpo primário da planta. São ainda menos reconhecidos como possuidores de atividade meristemática (Menezes et al. 2005).

Apesar desses mesmos tecidos (endoderme e periciclo) também em caule serem reconhecidos por apenas alguns autores, como Krauss (1948), Tomlinson (Tomlinson, 1960, 1961, 1962; Zimmermann & Tomlinson, 1968; Tomlinson, 1969; Zimmermann & Tomlinson, 1972), DeMason (1979a; 1979b; 1980; 1983; 1994), Esau (1965), entre outros, eles se referem à presença não de uma endoderme, mas de uma camada “endodermóide” (semelhante a endoderme). Esau (1965) admite a presença de endoderme, também em alguns caules constituindo uma bainha amilífera. No caso do periciclo, de presença ainda mais controversa, sendo reconhecido no caule de alguns poucos grupos

vegetais, (como *Aristolochia* e *Pelargonium* por Esau 1965, por exemplo).

A continuidade entre a endoderme presente no caule e na raiz e entre a endoderme presente no caule e folha, assim como a continuidade do periciclo entre caule e folha e entre caule e raiz são ainda menos admitidos que a presença desses tecidos nesses órgãos. Somente Menezes et al. (2005) demonstram que os dois tecidos estão presentes e são contínuos entre raiz e caule e entre caule e folha.

Esse capítulo tem por objetivo apresentar dados e argumentos que reforcem a continuidade desses tecidos nos órgãos vegetativos das monocotiledôneas, assim como, também, ressaltar a importância da atividade meristemática de ambos para o desenvolvimento do corpo primário vegetativo.

## 2.2 Endoderme

A existência de endoderme tem sido referida quase que exclusivamente para raiz (Esau, 1965; Fahn, 1974; Mauseth, 1988; Raven et al. 1996); poucos autores mencionam a presença de endoderme no caule (Esau, 1965; Tomlinson, 1969) mesmo que referindo-se à endoderme como bainha amilífera ou camada endodermóide. Quase nenhum autor menciona a existência desses tecidos em folhas, entre essas exceções citam-se Van Fleet (1961) e Esau (1965) e, também, Menezes et al. (2003), mas referindo-se ao mesmo autor (Van Fleet, 1961).

Para Van Fleet (1961) e para Menezes et al. (2005), a endoderme está presente como a camada mais interna do córtex da raiz, do caule e do pecíolo da folha e, também, como a camada mais interna do mesofilo da lâmina foliar, com ou sem estrias de Caspary. Ainda segundo Menezes et al. (2005), todos os tecidos primários que estão na raiz estão no caule e, também, estão presentes nas folhas, com uma perfeita continuidade entre os tecidos da raiz e do rizoma. Estas autoras, baseadas em Menezes (1971), admitem a continuidade dos tecidos do caule e da folha e demonstram a presença de DEM (Derivadas da Endoderme Meristemática) nas folhas de *Echinodorus paniculatus* (Menezes et al. 2005).

Em sua análise sobre o eixo caulinar de *Musa sapientum* Skutch (1932) assume que existe uma continuidade direta entre os tecidos meristemáticos da região apical do bulbo com os tecidos meristemáticos da região apical da raiz. Apesar de não demonstrar ou citar a presença da endoderme, essa seria a região onde esse tecido seria encontrado, mas o autor não evidencia em seu trabalho a presença do tecido endoderme e, ainda menos, de periciclo.

Ao examinar secções radiais de caule de *Ananas comosus* contendo raízes adventícias, Krauss (1948) percebeu que as células da

endoderme da raiz aparecem contínuas com o tecido endodermóide do caule, apesar da autora não atribuir essa continuidade a presença deste mesmo tecido em ambos os órgãos. Essa continuidade entre os tecidos dos diferentes órgãos vegetativos de uma planta (raiz/caule e caule/folha) era defendida por pesquisadores já no século XIX (Guillaud, 1878; Mangin, 1882) e atualmente é defendida fortemente por Menezes et al. (2005), Alves & Menezes (prelo) apesar de não ser um pensamento recorrente entre os anatomistas em geral nos dias atuais.

Apesar da contestável presença da endoderme em caules e folhas, alguns autores delimitaram estágios de desenvolvimento para esse tecido na raiz. Em seu trabalho sobre a análise do desenvolvimento da endoderme em raízes de angiospermas, Kroemer (1903 *apud* Priestley & North, 1922), descreveu quatro fases de desenvolvimento desse tecido.

Na primeira etapa, o estágio embrionário, as células têm origem a partir do meristema fundamental e não apresentam espessamento de parede celular diferenciado, possuindo apenas parede primária delgada. A segunda etapa, denominada de estágio primário, as células estão apenas com parede primária, sem deposição de suberina em todas as paredes, mas com a presença de estrias de Caspary. Na terceira etapa, chamada de estágio secundário, existe a deposição de suberina nas paredes radiais e na tangencial interna. Na última e quarta etapa, o estágio terciário, ocorre o espessamento de todas as paredes das células endodermiais por deposição de lamelas de suberina, sendo que a parede tangencial interna parece ser a mais espessada.

Outros autores que elaboraram estágios de desenvolvimento da endoderme, com o fim de melhorar a compreensão e efetuar uma comparação entre as espécies foram Lux & Luxová (2003/4). Eles ressaltam a associação de estágios de desenvolvimento da raiz com sua fisiologia em *Prímula acaulis*, dividindo em estágios de

desenvolvimento, assim como o elaborado por Kroemer (1903 *apud* Priestley & North, 1922). Para esses autores, a endoderme apresenta apenas três etapas de desenvolvimento que apresentam especificidades para cada espécie.

O primeiro estágio seria caracterizado pela presença de estrias de Caspary nas paredes radiais e transversais da endoderme, aumentando o controle apoplástico. No segundo estágio, a lamela de suberina é depositada nas paredes, geralmente incluindo as paredes que já possuíam estrias de Caspary. Por consequência, o papel da endoderme como barreira apoplástica é aumentado. Já no terceiro estágio, ocorre a deposição de uma parede secundária de celulose, aumentando a espessura dessa estrutura. No início dessa fase, segundo os autores, dependendo da espécie em questão, podem ocorrer divisões assíncronas na parede anticlinal. Comparando os estágios de desenvolvimento elaborados por Kroemer (1903 *apud* Priestley & North, 1922) e Lux & Luxová (2003/4), esses autores divergem apenas na existência do estágio embrionário, reconhecido por Kroemer, mas não considerado por Lux & Luxová. As outras três etapas coincidem em ambos os trabalhos.

Para Eames & MacDaniels (1947), a endoderme com células com espessamento apenas de celulose encontrada no caule de muitas angiospermas seria, apenas, um vestígio da endoderme verdadeira encontrada em outros grupos vegetais, como das “pteridófitas”.

Van Fleet (1961) demonstrou a presença da endoderme em caules e folhas. De acordo com esse autor, na raiz e em caules subterrâneos, a endoderme pode ser caracterizada pela presença de estrias de Caspary, células suberificadas ou com depósito unilateral de celulose; em caules aéreos e folhas em geral, observam-se estrias de Caspary e/ou bainha amilífera.

Para Van Fleet (1961), a endoderme é a camada de células mais interna do córtex na raiz, no caule e no pecíolo e; também, a camada mais interna do mesofilo na lâmina foliar. E, essa camada de células (endoderme) pode possuir atividade meristemática, isto é, uma atividade similar a de um câmbio.

A atividade meristemática na raiz já é bastante conhecida desde os trabalhos de Priestley & North (1922), Williams (1947), Hurst (1956 *apud* Van Fleet, 1961) e Van Fleet (1961) e outros que os sucederam, como Seago & Marsh (1989) e Seago, Peterson, & Enstone (1999) que se referem a essa endoderme com atividade meristemática como “pró-endoderme, derivada da camada mais interna do meristema fundamental”. Mas, para estes dois últimos pesquisadores, embora verifiquem as camadas radiadas do córtex, atribuem a radiação ao meristema fundamental do qual, a camada mais interna formada é denominada pró-endoderme, que posteriormente diferencia-se em endoderme. E, a endoderme apresentando essa atividade meristemática, se enquadraria no estágio embrionário, delimitado por Kroemer (1903 *apud* Priestley & North, 1922).

Cabe destacar que, apesar dos estudos delimitando estágio de desenvolvimento terem sido feitos para raiz, a observação dos mesmos é viável nos outros órgãos vegetativos, como folhas e caules. Peterson, Griffith & Huner (1985) acreditam que a presença de bainha de mestoma (endoderme com espessamento em Cyperaceae, Poaceae e Velloziaceae) é um remanescente do estágio III (estágio terciário) de desenvolvimento da endoderme.

Recentemente, Wu et al. (2005), trabalhando com folhas de *Pinus bungeana*, estudou nessa espécie o desenvolvimento da endoderme. As secções de diferentes estágios de desenvolvimento foram observadas e mostraram que as estrias de Caspary não podem ser detectadas em secções de folhas imaturas e jovens e que a espessura da estria aumenta de acordo

com o tempo de desenvolvimento da folha, ressaltando a importância do tempo de maturação para avaliar os estágios de desenvolvimento da endoderme.

Outro fator ressaltado pelos autores (Wu et al. 2005) é de que a endoderme em folhas mais velhas é mais evidente do que em folhas jovens, concluindo que esse tecido está presente na folha, mas tem função seletiva em apenas alguns momentos da vida planta, diferentemente do que ocorre com a raiz que, praticamente durante todo o tempo em que a atividade de absorção persiste, a endoderme é encontrada com algum tipo de alteração morfológica, auxiliando no processo de seleção. Segundo os mesmos autores, assim como a endoderme do caule e da raiz, a endoderme foliar também apresenta uma identidade fisiológica.

Menezes et al. (2005) demonstram que a endoderme é responsável pela formação de parte ou de quase todo o córtex da raiz, parte do córtex do caule (em geral, apenas o córtex interno) e formação de parte do mesofilo nas folhas. Nesses órgãos origina camadas estratificadas de células às quais as autoras chamaram de Derivadas da Endoderme Meristemática (DEM). O periciclo seria para essas autoras o único tecido gerador dos tecidos vasculares. Portanto, segundo as autoras, o desenvolvimento do corpo primário das plantas monocotiledôneas deve-se, inicialmente, ao procâmbio (que forma tecidos vasculares, isto é, xilema primário, floema primário e periciclo), ao meristema fundamental (que origina a inicial endodérmica que, por divisões origina parte ou quase todo o córtex, como já visto) e protoderme (Menezes et al. 2005).

### 2.3 Periciclo

A descrição de plexos periféricos foi feita por autores do século XIX (Guillaud, 1878; Mangin, 1882) que analisaram monocotiledôneas e confirmados por Tomlinson (1962; 1969). Da mesma maneira, Gifford & Bayer (1995) descrevem que na parte tuberosa do rizoma de *Cyperus esculentus* existem algumas redes de tecidos vasculares que serão responsáveis, posteriormente, pela formação da raiz adventícia e constituiriam o já denominado plexo periférico.

Esse plexo periférico representaria a conexão vascular entre os tecidos do caule e os tecidos da raiz e, esse sistema também apresentaria interligação com os traços foliares, como descrito por Simpson & Philipson (1969), que demonstraram a existência de uma conexão entre todos os tecidos vasculares dos órgãos vegetativos analisados pelos autores na família Smilacaceae. Segundo Menezes et al. (2005), esse plexo periférico seria um conjunto de tecidos vasculares produzidos pelo periciclo que, portanto, seriam encontrados internamente a endoderme, na interface córtex-cilindro vascular.

O único órgão que possui reconhecimento amplamente aceito da presença do periciclo é a raiz. Há muitas décadas é amplamente aceito que a função desse tecido nesse órgão é servir de sítio para o início da formação das raízes laterais (Esau, 1965; Fahn, 1974; Mauseth, 1988; Raven, Evert, & Eichhorn, 1996). Nesse órgão é reconhecido como um tecido encontrado entre o cilindro vascular e a endoderme, formado por células de paredes delgadas. É considerado potencialmente meristemático nos ápices radiculares, mas em raízes mais velhas é considerado menos ativo e pode se tornar lignificado (Rudall, 1992). A mesma autora considera ainda que esse tecido no caule forma a região pericíclica, circundando o cilindro vascular desse órgão, embora seja



mais difícil de ser definido ou não é encontrado nesse órgão (Rudall, 1992).

Eames & MacDaniels (1947) descrevem que o periciclo é uma camada de células parenquimáticas presente na maioria das raízes e nos caules de “pteridófitas”. Para esse autores, o periciclo é limitado internamente pelo protofloema e externamente pela endoderme, quando esta está presente. Os autores ainda relatam que, a quantidade abundante de “fibras pericíclicas” descritas em algumas plantas se mostrou, nos anos da publicação desse trabalho, como tendo origem no floema.

Portanto, para Eames & MacDaniels (1947), ainda é difícil delimitar qual a extensão da aplicabilidade do termo “fibras pericíclicas”. Por essa razão, segundo ainda os mesmos autores, foi defendido por muitos pesquisadores que não existe periciclo no caule das angiospermas, já que muitos dos trabalhos que descreveram a presença de fibras pericíclicas, na verdade, para eles, tratavam de fibras de origem do floema. Para esses autores, ainda seriam necessários muitos estudos comparados e detalhados para verificar se realmente existe uma região pericíclica no caule das angiospermas.

O que se vê, com freqüência, e que foi demonstrado por Melo-de Pinna (2000) em sua tese de doutorado, é um periciclo plurisseriado que forma o câmbio interfascicular e que, adjacente à endoderme, origina fibras pericíclicas. Segundo Menezes (comunicação pessoal) o floema primário em uma “dicotiledônea” é efêmero, logo substituído pelas fibras pericíclicas. O mesmo acontece com *Aristolochia* (Esau, 1965), onde a autora descreve as fibras pericíclicas “internamente à camada amilífera, o periciclo é plurisseriado, a (as) camada(s) mais interna origina o câmbio interfascicular” (Esau, 1965). Apesar disso, o periciclo ainda é um tecido pouco estudado entre as angiospermas e, muitos

autores, ainda não acreditam na presença do mesmo em outros órgãos que não a raiz.

## 2.4 Objetivos

Baseado em todos os dados apresentados até o momento, é possível notar que muitos estudos ainda precisam ser elaborados com o objetivo de confirmar a presença de ambos os tecidos, quais sejam endoderme e periciclo, no corpo primário das plantas vasculares. O enfoque deste capítulo é mostrar a presença e a continuidade (continuidade entre endoderme de caule e folha e de caule e raiz, assim como, também, a continuidade de periciclo entre caule e folha e de caule e raiz) desses tecidos no corpo primário de monocotiledôneas, aprofundando esses estudos com a família Zingiberaceae.

## 2.5 Materiais e Métodos

O quadro 2.1 mostra as espécies que fazem parte do trabalho e seus respectivos pontos de coleta.

Quadro 2.1 - Espécies e pontos de coleta

<b>Espécies</b>	<i>Curcuma zedoaria</i> Roscoe	<i>Hedychium coronarium</i> JG Koenig	<i>Zingiber officinale</i> Roscoe
<b>Locais de coleta</b>	Jardim do IB-USP	Registro e Bertioga- SP	Rizomas comerciais plantados.

Quando possível, para a elaboração dos cortes histoquímicos, foram utilizadas amostras frescas, para melhor visualização dos conteúdos celulares. Amostras foram fixadas em FAA (formaldeído 37%, ácido acético glacial, etanol 50% 1:1 18 v/v – Johansen, 1940). Os rizomas e demais regiões utilizados para o estudo foram incluídos em parafina segundo metodologia descrita em Krauss & Arduin (1997), e seccionadas em micrótomo rotativo. Os rizomas mantidos fixados foram seccionados em micrótomo de deslize.

Os estudos dos órgãos vegetativos foram realizados a partir de cortes histológicos longitudinais e transversais à mão-livre, utilizando lâmina de barbear. Para a inclusão em parafina, o material foi previamente desidratado em série butanólica terciária (Johansen, 1940).

A região mediana do limbo foliar foi a região seccionada no caso das folhas.

Testes histoquímicos foram realizados empregando-se Sudan IV para substâncias que contenham lipídios, como suberina e cutina (Gerlach, 1984). Para visualização das estrias de Caspary e estruturas suberificadas e

lignificadas foram utilizadas também a coloração fluorescente Berberina-anilina azul de acordo Brundrett, Enstone, & Peterson (1988) e, também, o exame da autofluorescência do material.

A análise anatômica foi realizada com auxílio do Microscópio óptico Leica DMLB (Laboratório de Anatomia Vegetal - Departamento de Botânica - Instituto de Biociências/USP – São Paulo) e, para o registro dos resultados, fotografias foram realizadas com o mesmo, acoplado a uma câmera digital Leica modelo DFC 320. Para análise de Fluorescência foi utilizado Microscópio de Fluorescência Leica DMLB (Laboratório de Anatomia Vegetal - Departamento de Botânica - Instituto de Biociências/USP – São Paulo) utilizando filtro de excitação com iluminação UV 365nm e 420nm. As fotografias foram realizadas com o mesmo equipamento citado acima. O programa que auxiliou na captação das imagens foi IM50 (Image 50 – Leica).

## 2.6 Resultados

O rizoma de *Zingiber officinale* em secção longitudinal (Fig. 2.1 – 2.4) cujos limites do sistema vascular estão indicados pelas cabeças de seta, mostra na região basal uma raiz adventícia bem próxima de uma gema lateral, onde se percebe que o periciclo e sua adjacente, a endoderme, que representam o limite do sistema vascular, encontram-se nas regiões indicadas pelas setas. No mesmo rizoma (Fig. 2.5 – 2.8), no nível do corte longitudinal que mostra apenas um vestígio da raiz adventícia que aparece nas Fig. 2.1 – 2.4, apresenta a região pericíclica e sua adjacente endoderme reconstituídos. É possível perceber a perfeita continuidade entre o periciclo que formou a raiz adventícia, e o sistema vascular que se dirige para a gema lateral, indicados por setas nas Fig. 2.5 – 2.7. O detalhe da Fig. 2.8 permite observar a região pericíclica com novos elementos vasculares em corte longitudinal, e sua adjacente, a endoderme. Há uma perfeita continuidade desses tecidos entre o rizoma e a raiz adventícia e entre o rizoma e as gemas apical e lateral (Fig. 2.1 – 2.4, 2.5, 2.6, 2.9 e 2.10). Na região mais próxima da gema apical, observa-se a endoderme sem estrias adjacente a região pericíclica (Fig. 2.11) e uma região mais próxima da base do rizoma mostra, em secção transversal, a endoderme com estrias de Caspary e o periciclo originando novos feixes (Fig. 2.12). Em outra série (Fig. 2.13 – 2.24) a seta da Fig. 2.14 indica a região pericíclica e sua adjacente endoderme correspondentes à raiz adventícia que aparece nas Fig. 2.17 – 2.19, entre duas gemas laterais. É importante observar a conexão, nas Fig. 2.13 e 2.15 (seta) entre a vascularização da gema lateral e da raiz adventícia. As cabeças de setas indicam uma camada lúcida não muito desenvolvida. Na mesma seqüência (Fig. 2.13 à 2.24) é possível verificar várias fases de formação de raízes adventícias. Observa-se, na

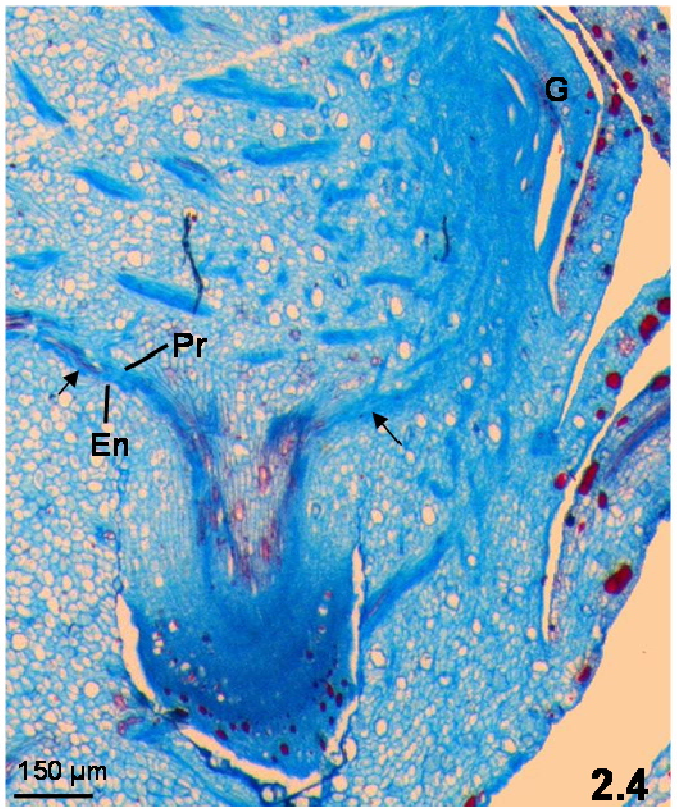
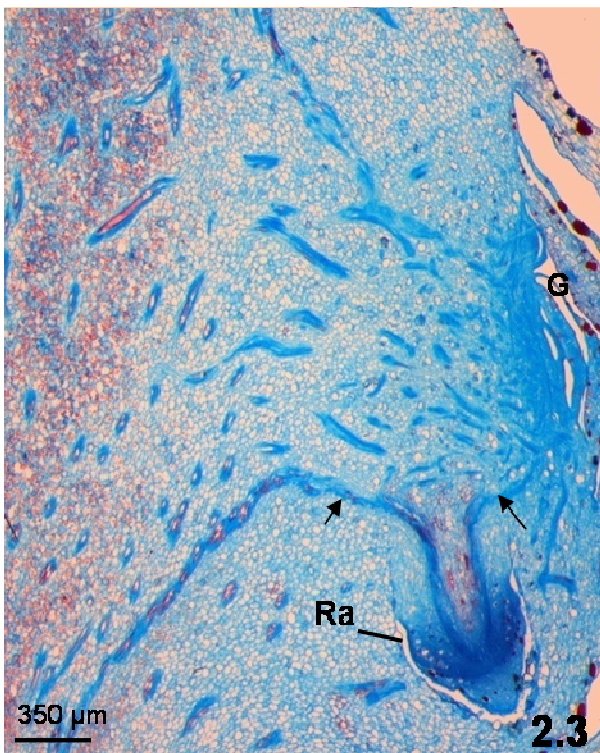
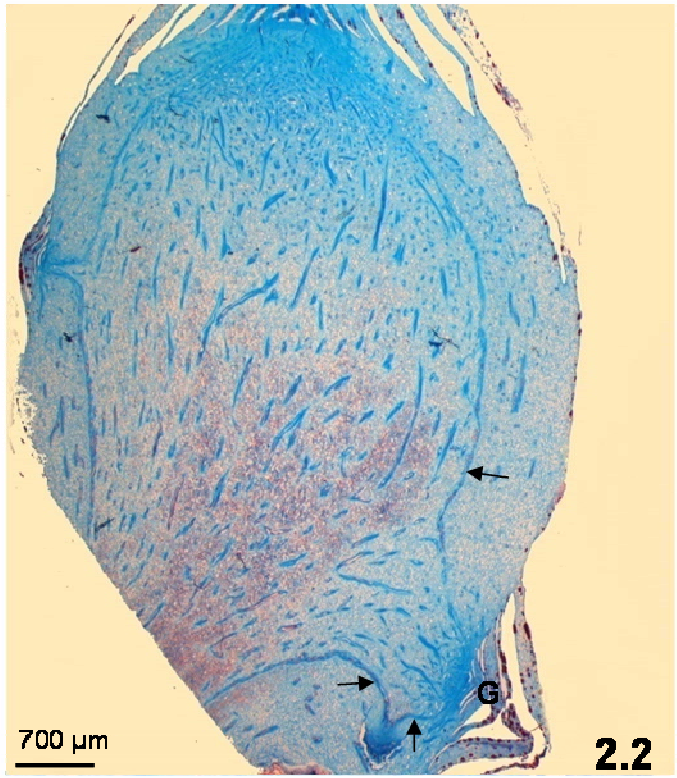
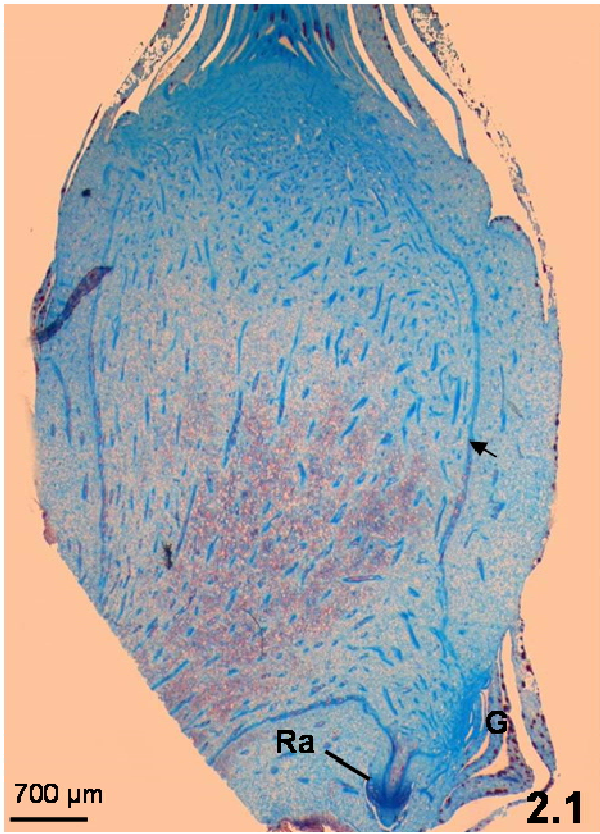
seqüência de Fig. 2.25 até 2.32 a formação de três raízes adventícias mostrando a continuidade entre os tecidos das novas raízes e do caule. Na Fig. 2.26, na raiz à direita, ainda é o córtex caulinar o que na Fig. 2.27 já é córtex da própria raiz. O mesmo se vê entre as Fig. 2.26 e 2.28, com relação a raiz que se diferencia posteriormente às outras duas. As mesmas raízes com seus córtex já individualizados aparecem nas Fig. 2.29 – 2.32.

No rizoma de *Curcuma zedoaria* foi possível visualizar a presença de traço foliar presente na região cortical apresentando estrias de Caspary (Fig. 2.33 à 2.36). Nessa espécie, notou-se também, a presença da endoderme com espessamento envolvendo o traço foliar em sua saída do cilindro vascular (Fig. 2.39). Os traços foliares, de origem de cordões de procâmbio, são formados na região central do cilindro vascular, de onde se direcionam para a bainha das folhas (Fig. 2.37). Alterações morfológicas nas paredes das células da endoderme não parecem ser de forma sincrônica, ou seja, não parece ser em toda a circunferência do caule, ser corte à mão livre, mas que torna possível a visualização de regiões com espessamento e regiões sem a presença dessa alteração nas paredes das células (Fig. 2.40). Junto ao ápice, a endoderme não apresenta nenhum tipo de espessamento e pode se confundir com o periciclo que, nessa região, tem como principal atividade meristemática a formação de novos feixes caulinares (Fig. 2.38). Nas figuras 2.39 e 2.40, externo ao cilindro vascular, encontra-se traços foliares revestidos por um anel de fibras de origem pericíclica.

O caule aéreo de *Hedychium coronarium* apresenta um longo internó que pode ser terminado em gema floral ou ápice vegetativo na ponta distal e um nó apenas na base, junto ao solo (Fig. 2.41). Próximo ao ápice, a secção transversal desse órgão, mostra que o periciclo se apresenta multisseriado e com células menores do que as presentes no cilindro vascular ou na endoderme (Fig. 2.42 e 2.44). Secções transversais ao longo do interno evidenciam a presença do periciclo mantendo as características

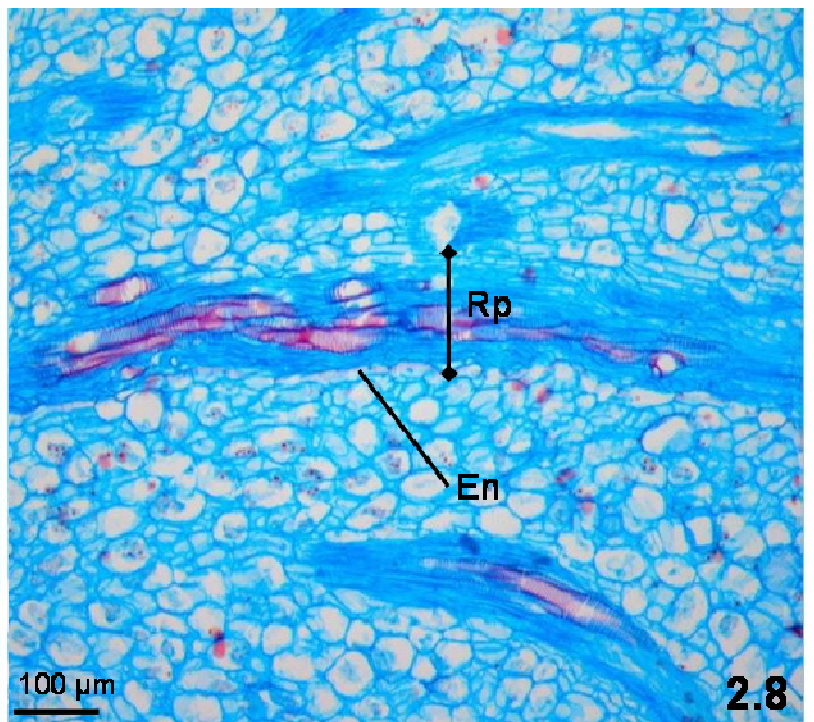
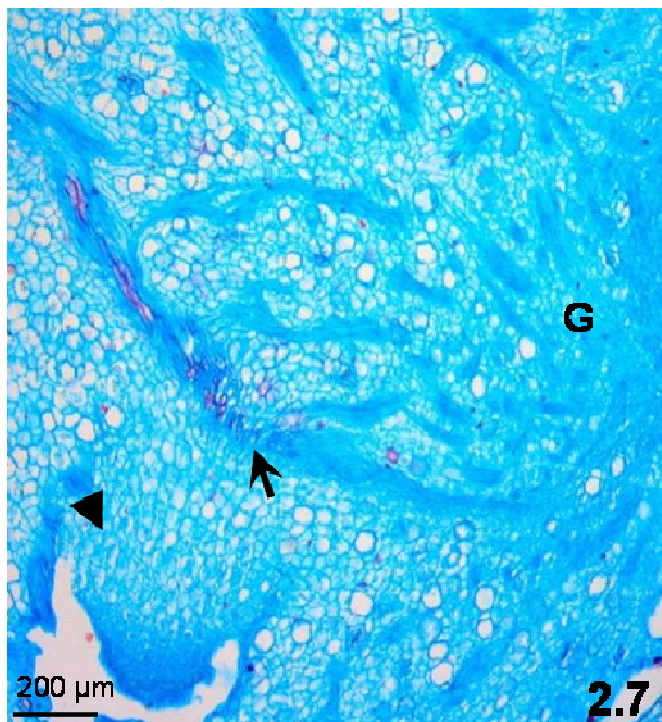
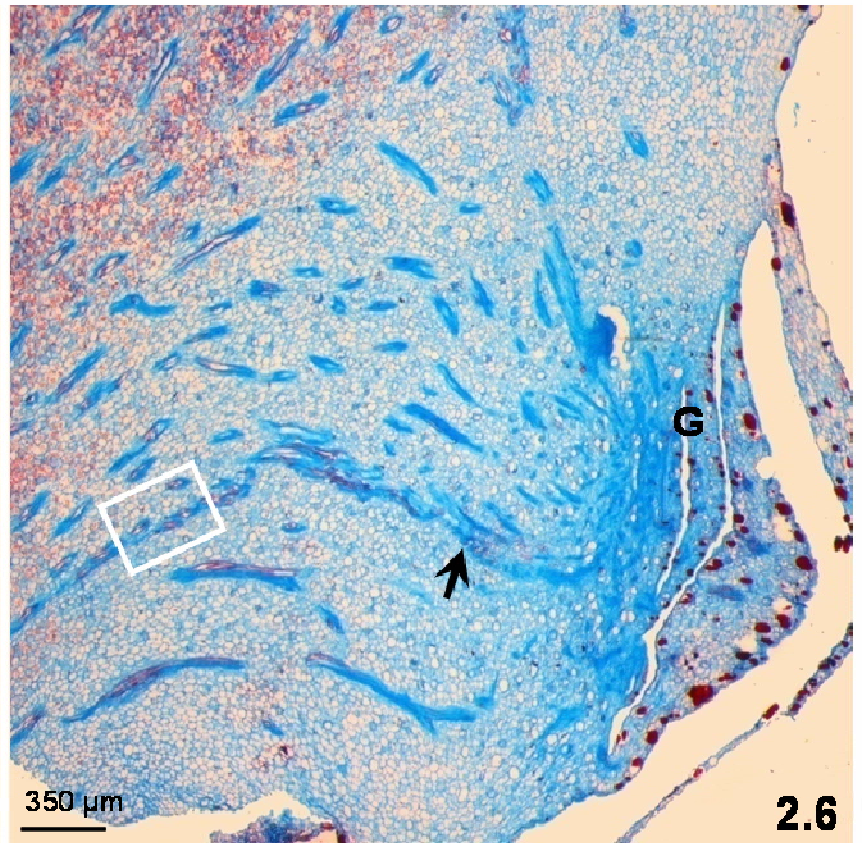
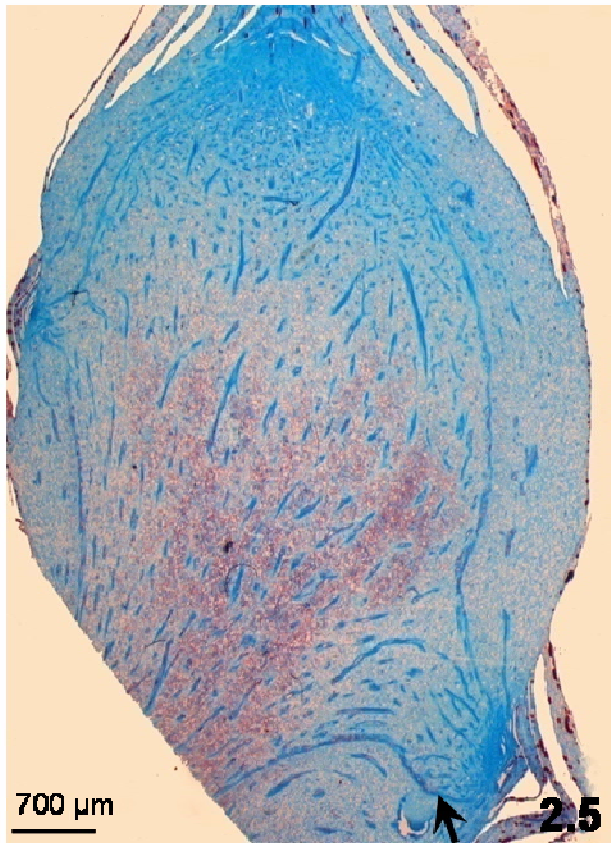
descritas anteriormente (Fig. 2.44). Apenas na base, junto ao nó próximo do solo e a saídas de raízes adventícias, é visível em secções transversais, a presença de endoderme com estrias de Caspary e o periciclo tornando-se ativo, produzindo tecido vascular (Fig. 2.45 à 2.47).





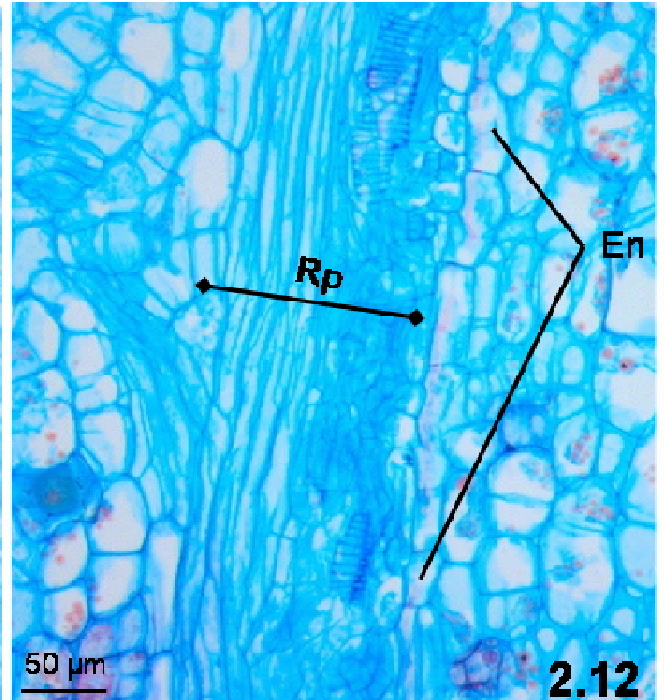
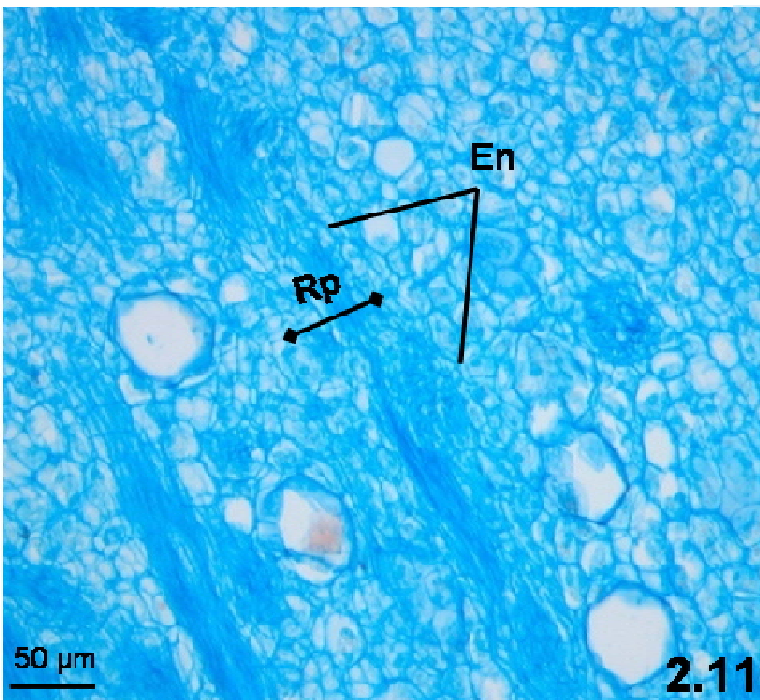
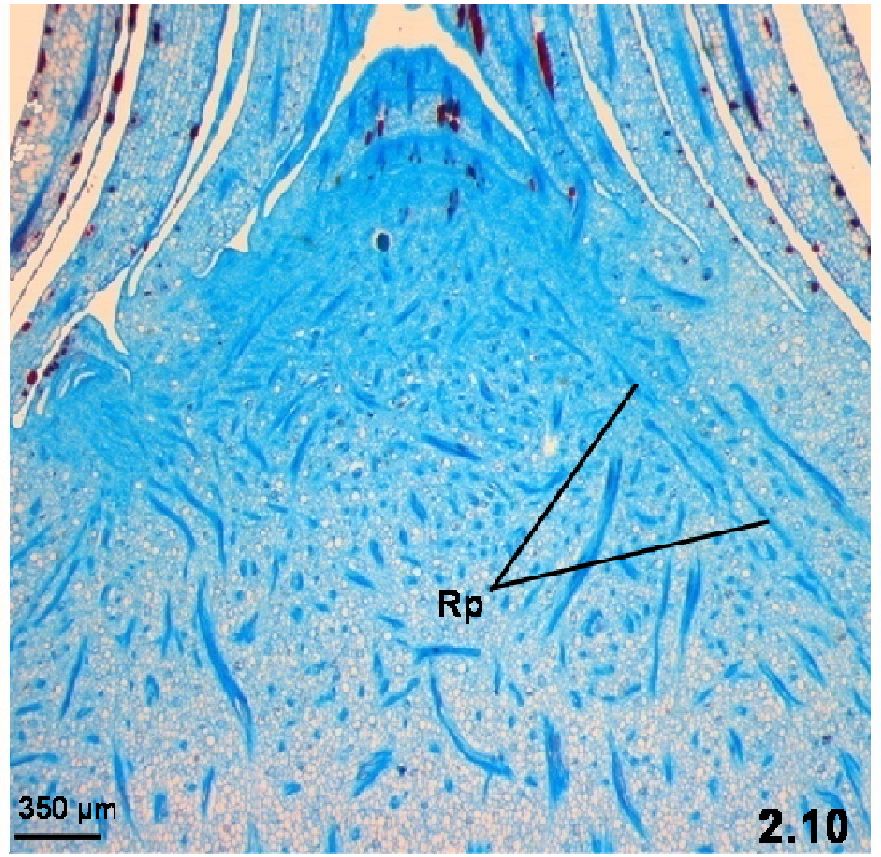
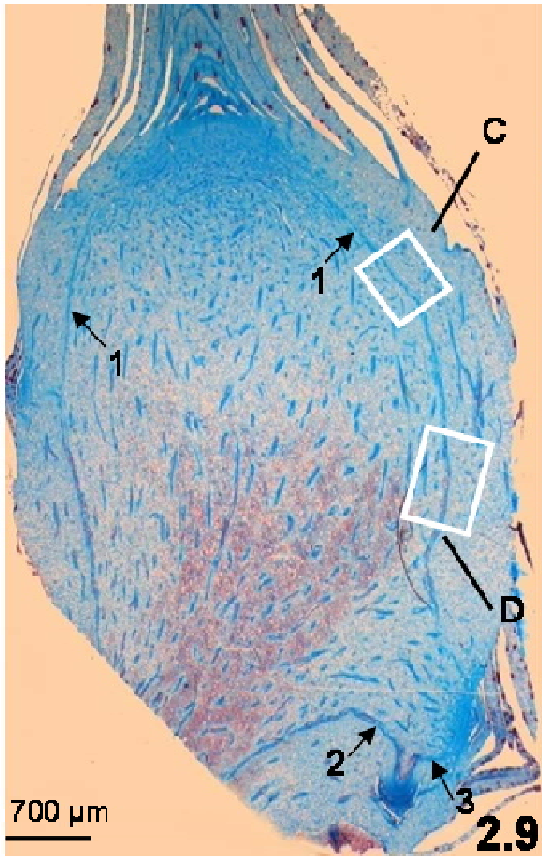
**Figuras 2.1-2.4.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*, onde se nota uma raiz adventícia (**Ra**) próxima a uma gema lateral (**G**). As setas indicam a continuidade dos tecidos vasculares entre a raiz e o rizoma e entre raiz e a gema.





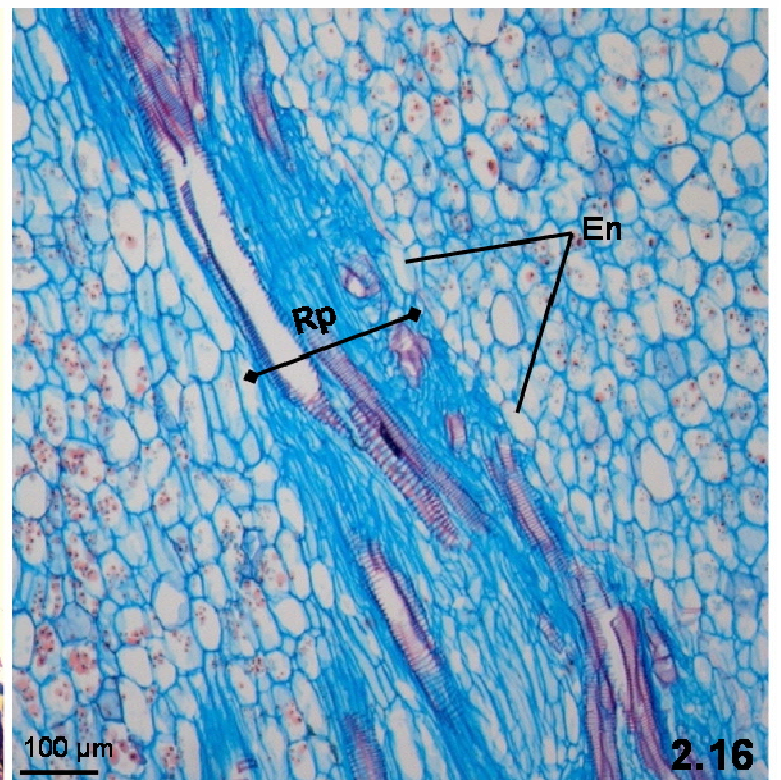
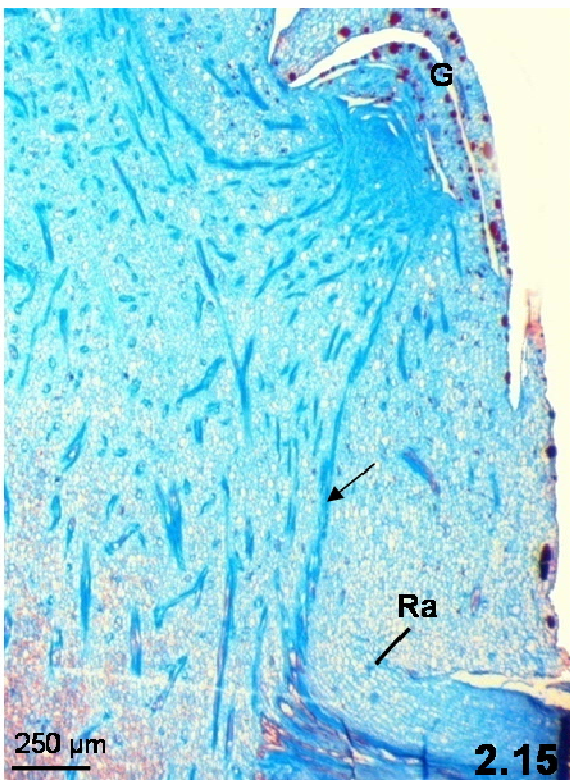
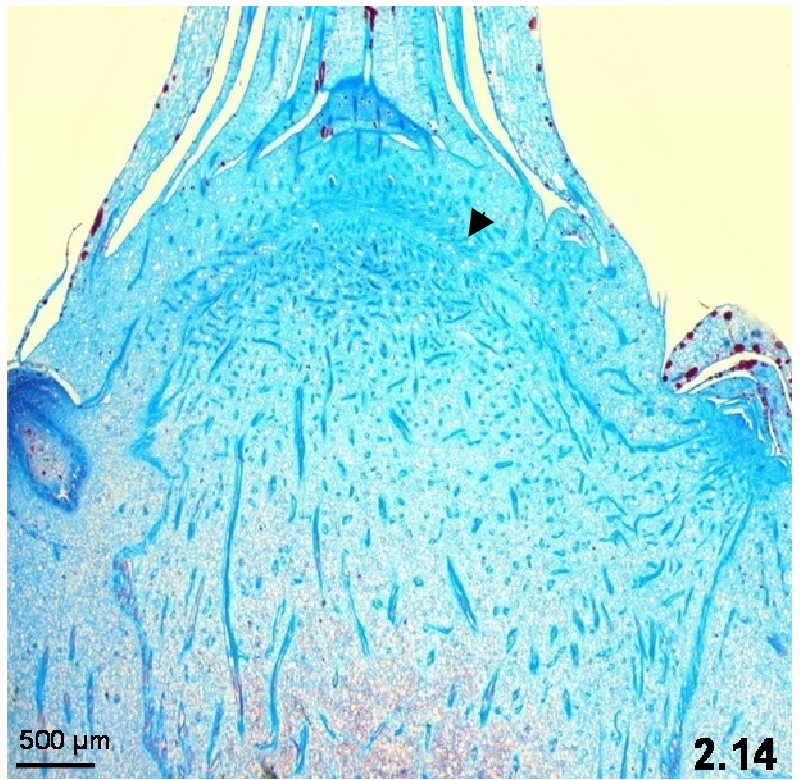
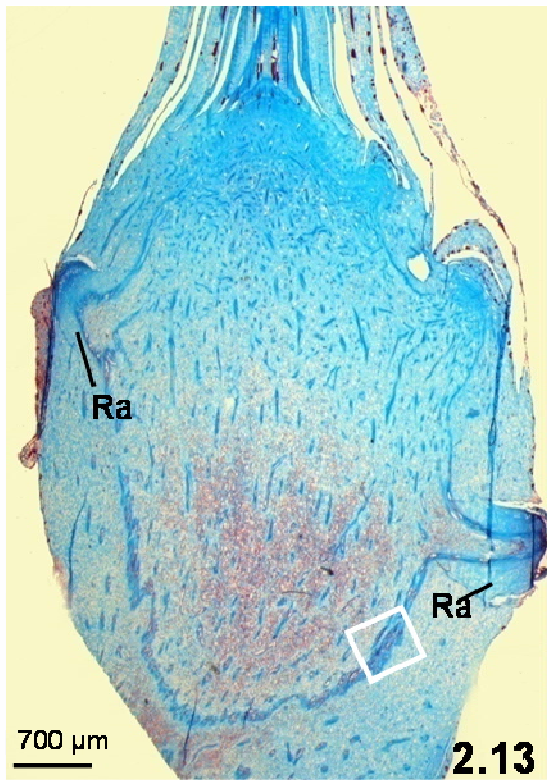
**Figuras 2.5-2.8.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*. Mesma série de Secções observadas na **Fig. 2.1 à 2.4**, notando-se a vascularização da gema lateral (**G**). A **Fig. 2.7** corresponde a uma ampliação da **Fig. 2.5** e a **Fig. 2.8** corresponde a região demarcada na **Fig. 2.6**. En:endoderme; Rp:região pericíclica. As setas indicam que é a mesma região dos tecidos vasculares em direção à gema lateral e à raiz da qual aparece um vestígio (cabeça de seta).





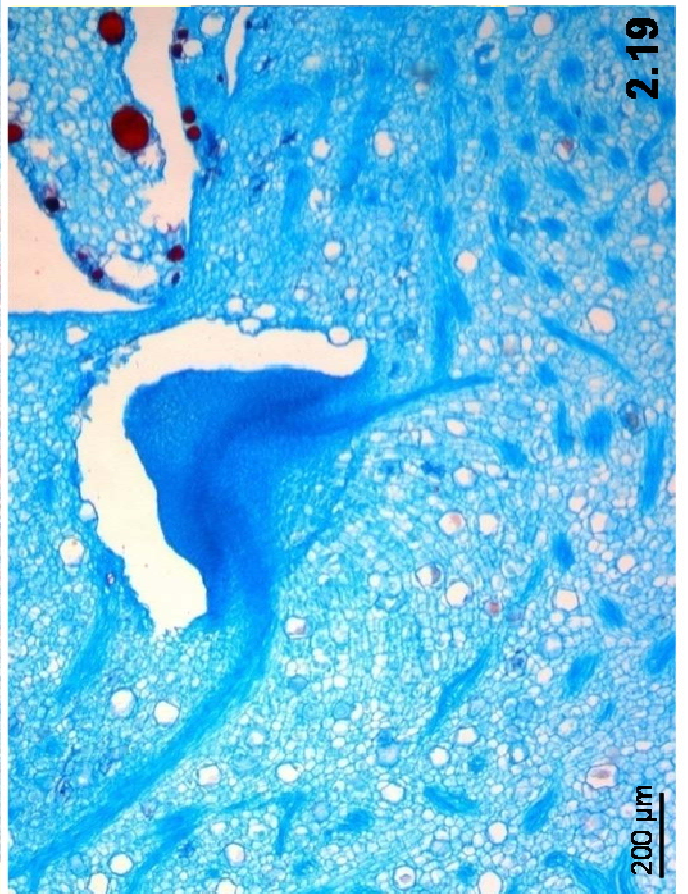
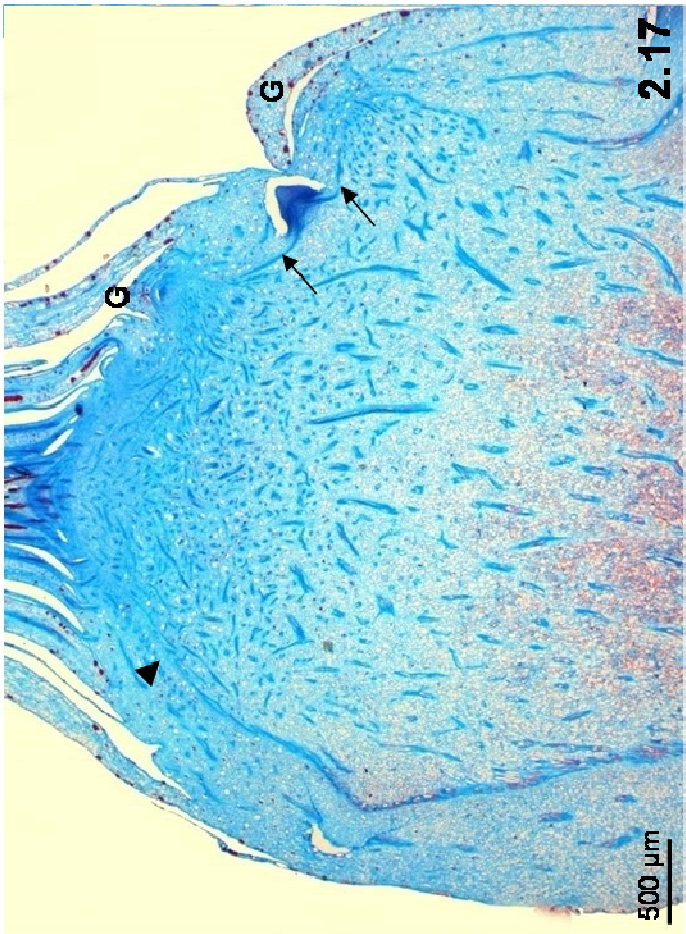
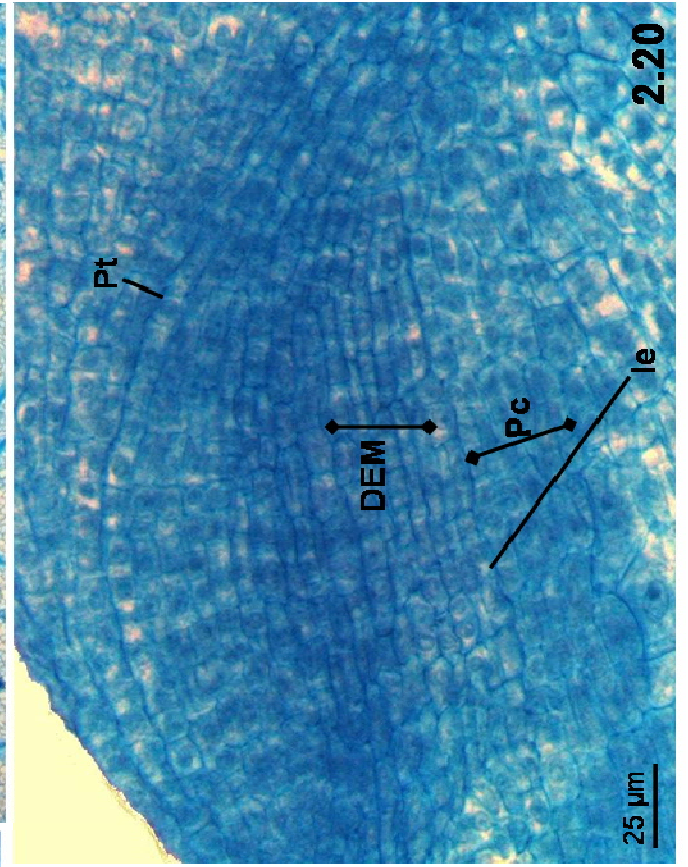
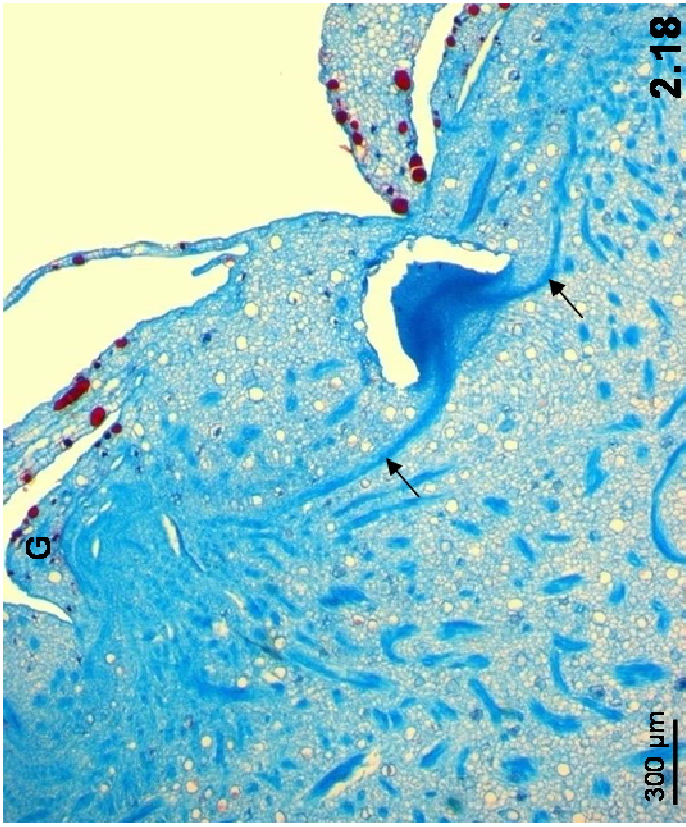
**Figuras 2.9-2.12.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*. Na **Fig. 2.9**, as setas 1 indicam as regiões que delimitam o sistema vascular, convergindo para o ápice. As setas 2 e 3 indicam, respectivamente, a continuidade dos tecidos vasculares entre raiz e caule e entre raiz e gema lateral. As regiões demarcadas na Fig. A correspondem à **Fig. 2.11 e Fig. 2.12**. Na **Fig. 2.12**, a endoderme (**En**) apresenta estria de Caspary. Rp:região pericíclica.





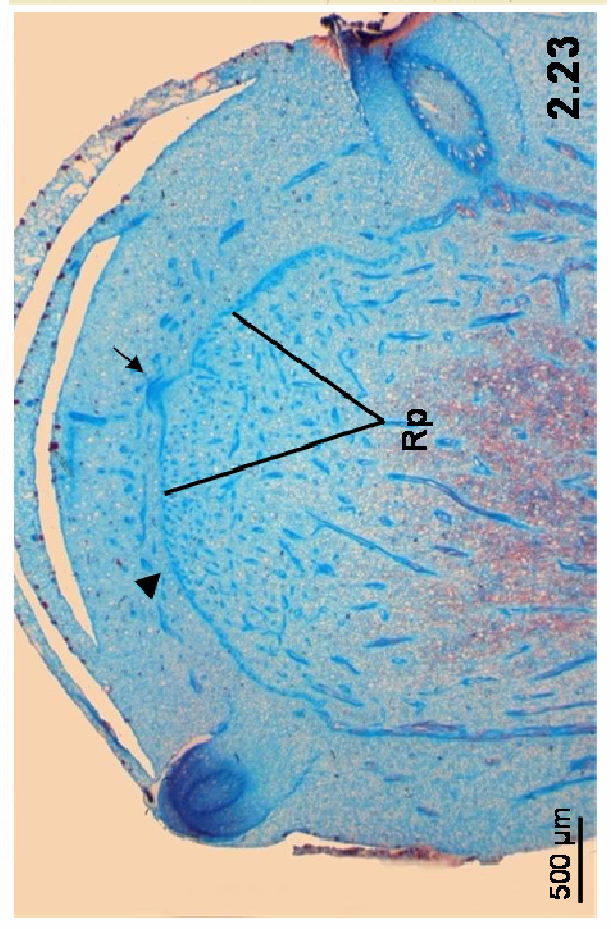
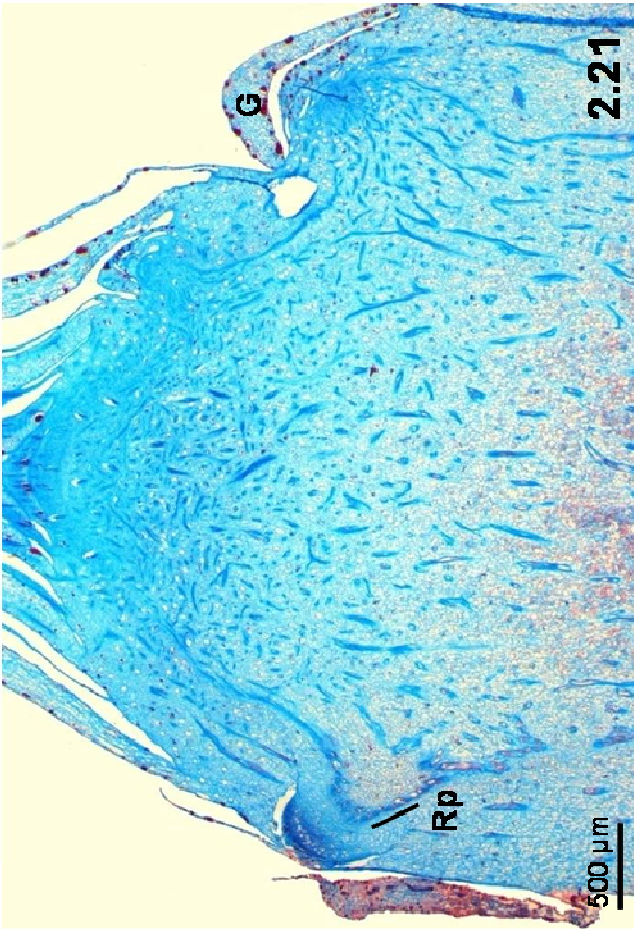
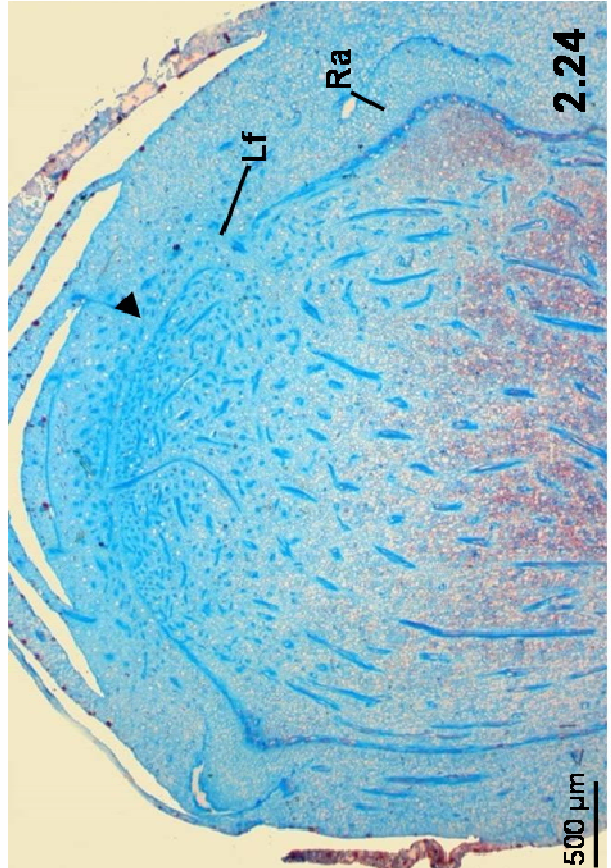
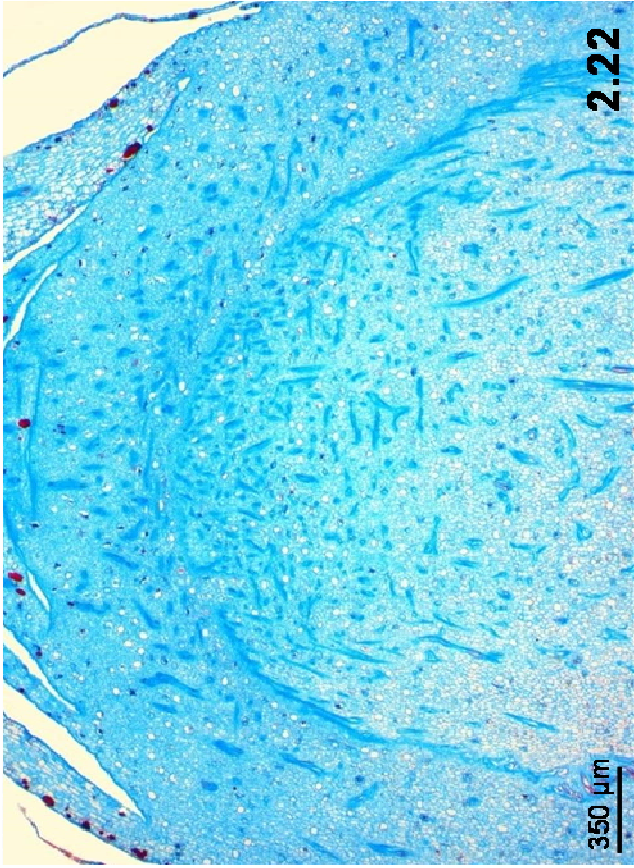
**Figuras 2.13-2.16.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*. Observa-se a relação entre os sistemas vasculares do rizoma e duas raízes adventícias (**Ra**), com uma gema lateral (**G**). Na **Fig. 2.15** é nítida a continuidade do sistema vascular (seta) da gema e da raiz adventícia. A **Fig. 2.16** corresponde à região demarcada na **Fig. 2.13**. A cabeça de seta indica camada lúcida. En:endoderme; Rp:região pericíclica.





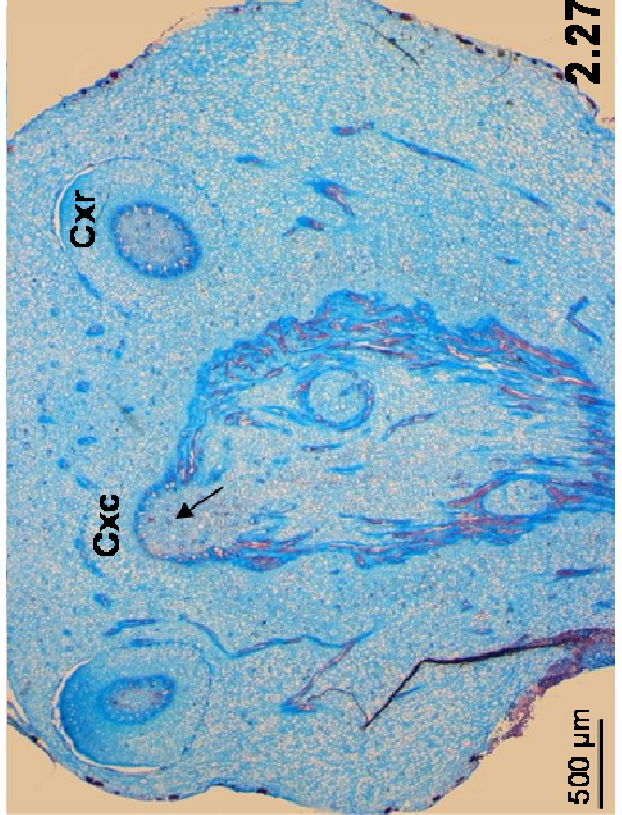
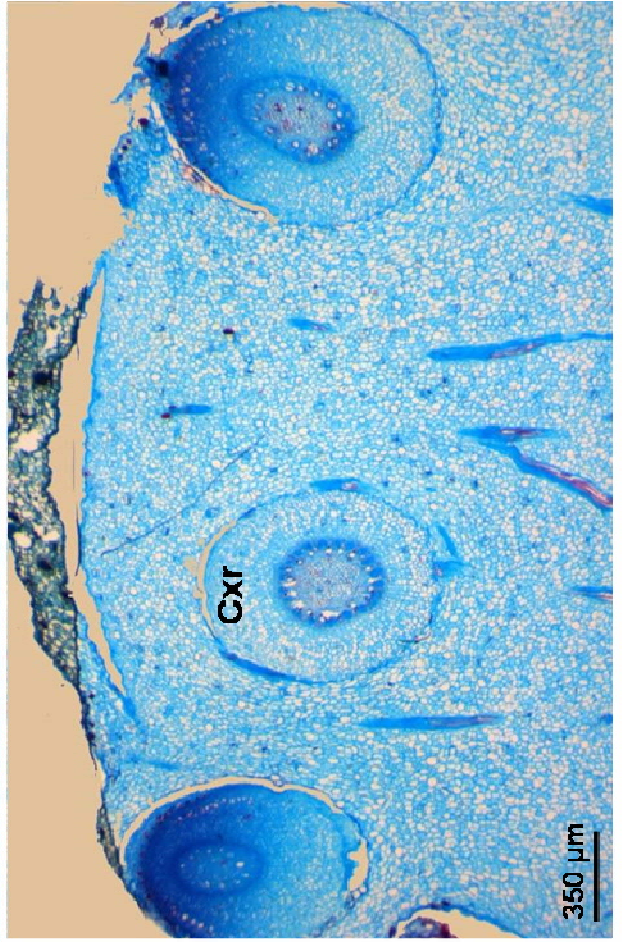
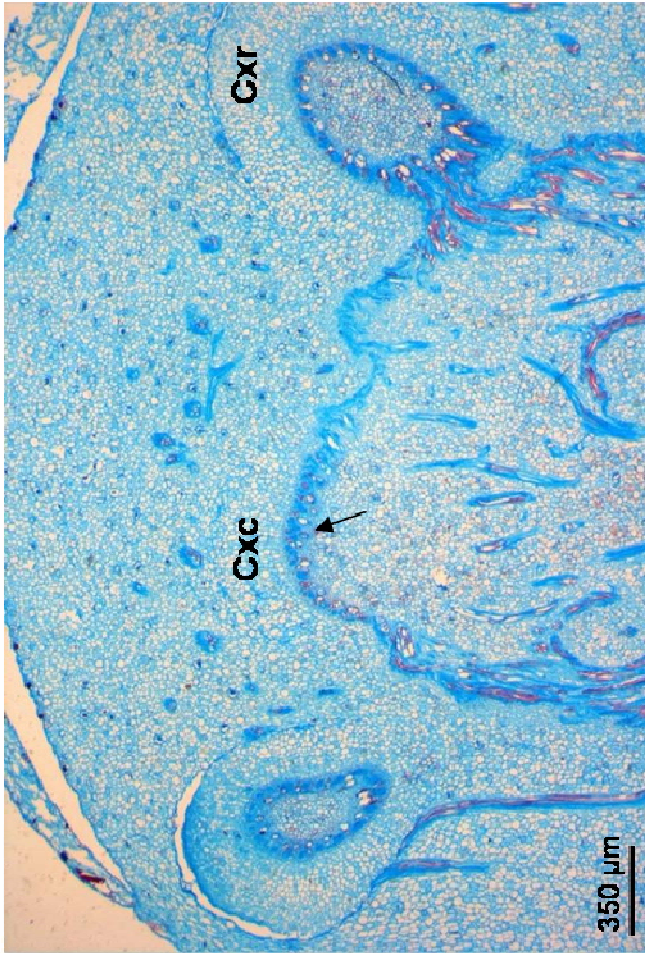
**Figuras 2.17-2.20.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*, observando-se a formação de uma raiz adventícia a partir do periciclo. As setas indicam a conexão pericíclica entre a nova raiz e duas gemas laterais (**G**). A cabeça de seta indica a camada lúcida. A **Fig. 2.20.** corresponde a mesma raiz, notando-se a inicial endodérmica (**Ie**) e as derivadas da endoderme meristemática (**DEM**). Pc:procâmbio; Pt:protoderme.





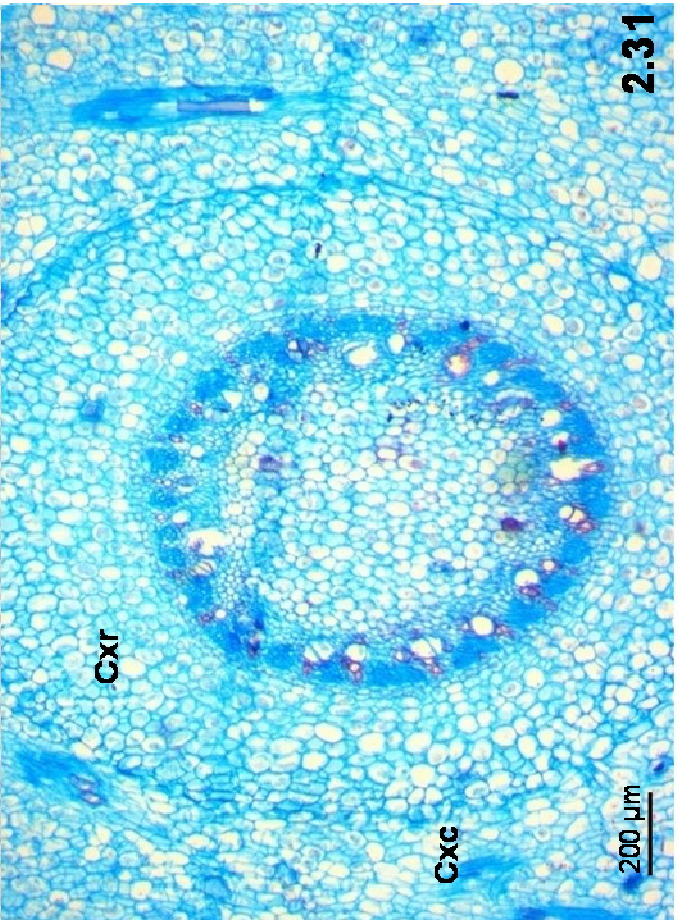
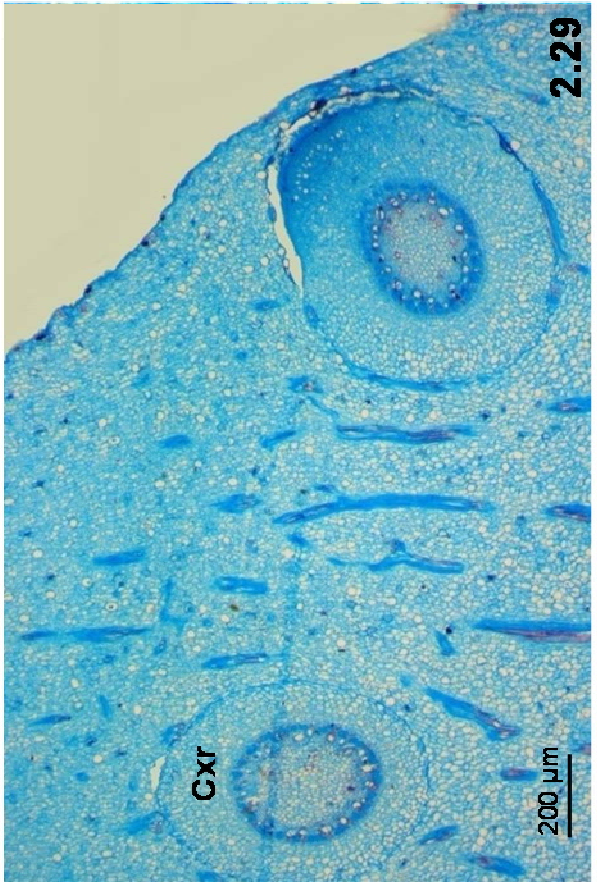
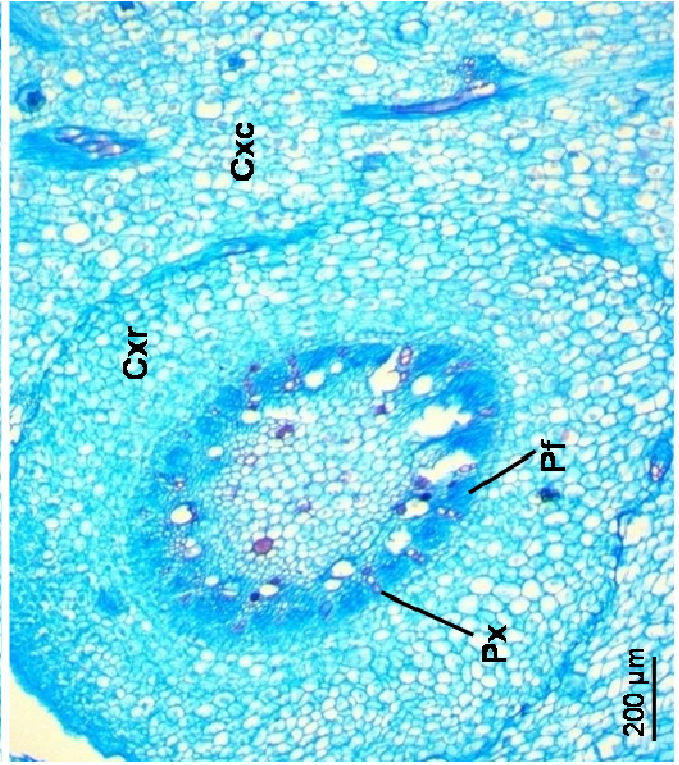
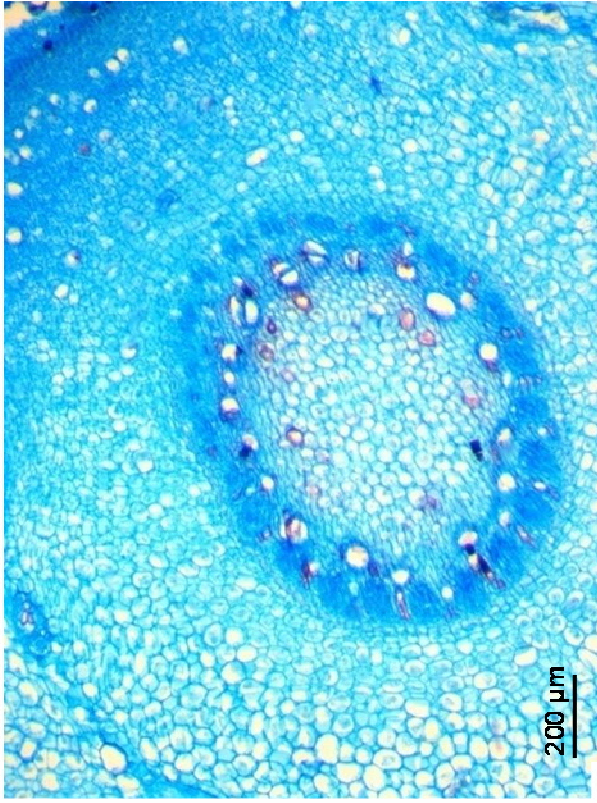
**Figuras 2.21-2.24.** Diferentes níveis de Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*, onde se destaca a continuidade dos tecidos do córtex da raiz/rizoma e, também, dos sistemas vasculares dos dois órgãos e também a relação dos mesmos tecidos entre rizoma/gema lateral (**G**). Nota-se a formação de uma raiz adventícia (**Ra**) (Fig. 2.23 – seta -) e cordões de procâmbio na região pericíclica (**Rp**). A cabeça de seta indica a camada lúcida formada por resultantes da endoderme.





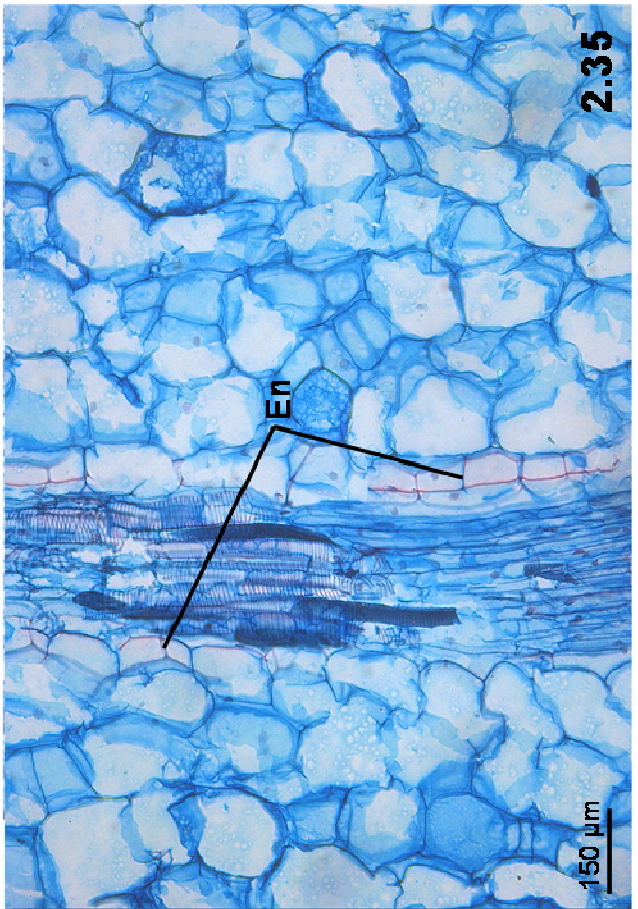
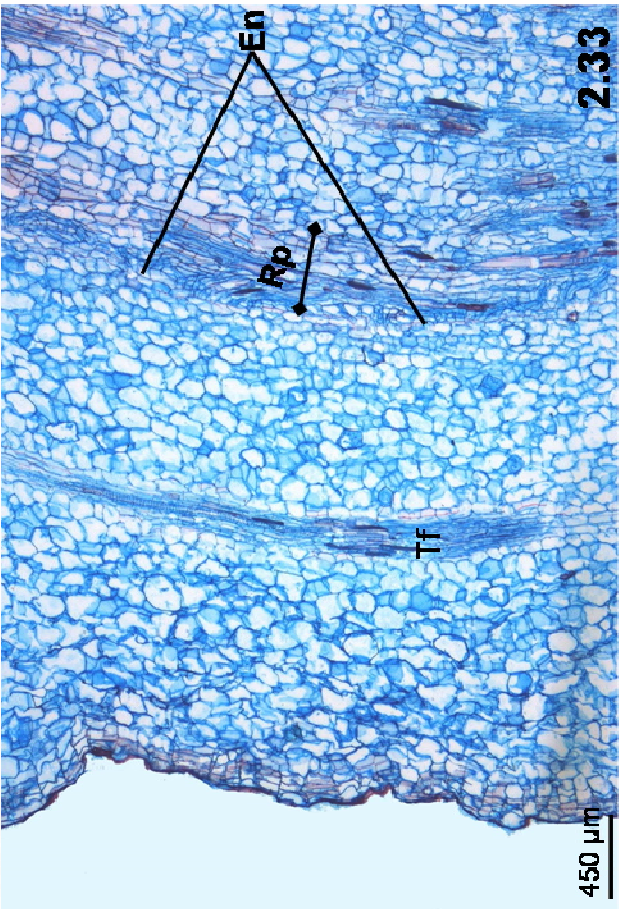
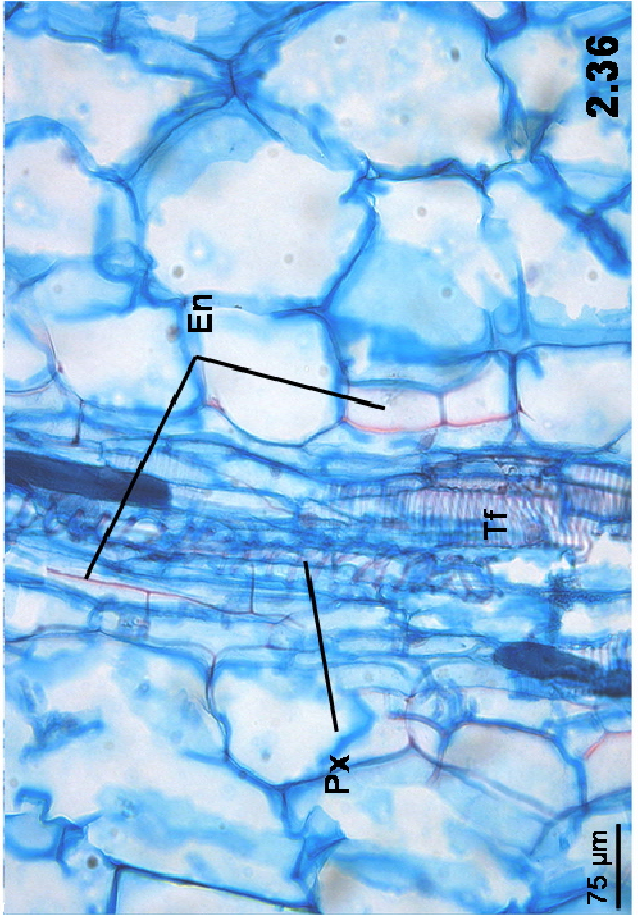
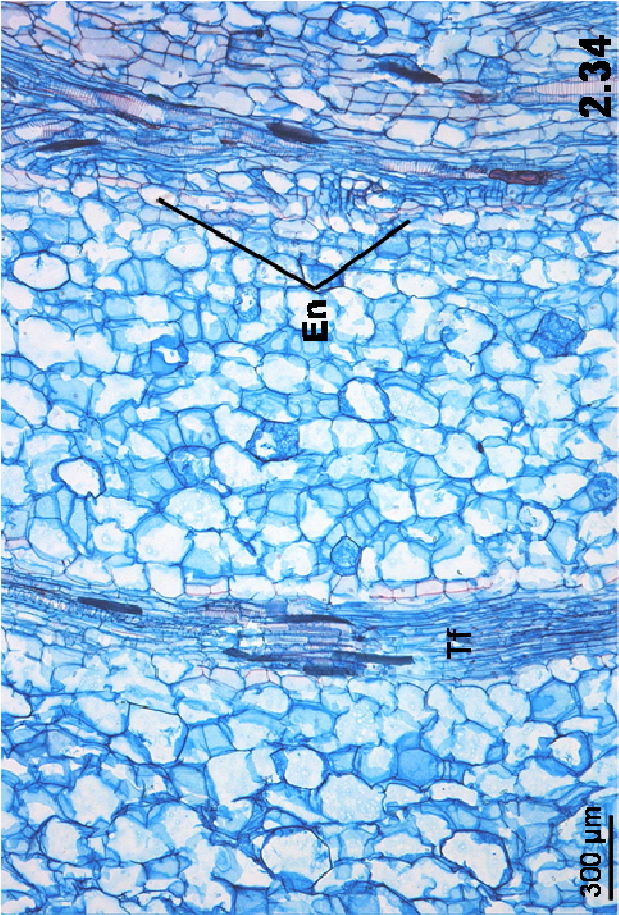
**Fig. 2.25-2.28.** Secções longitudinais de rizoma de *Zingiber officinale*, onde se observa o aparecimento e a individualização de três raízes adventícias. As setas nas figuras correspondem à formação da raiz em posição mediana na **Fig. 2.28**. Cxc:córtex caulinar; Cxr:córtex radicular.





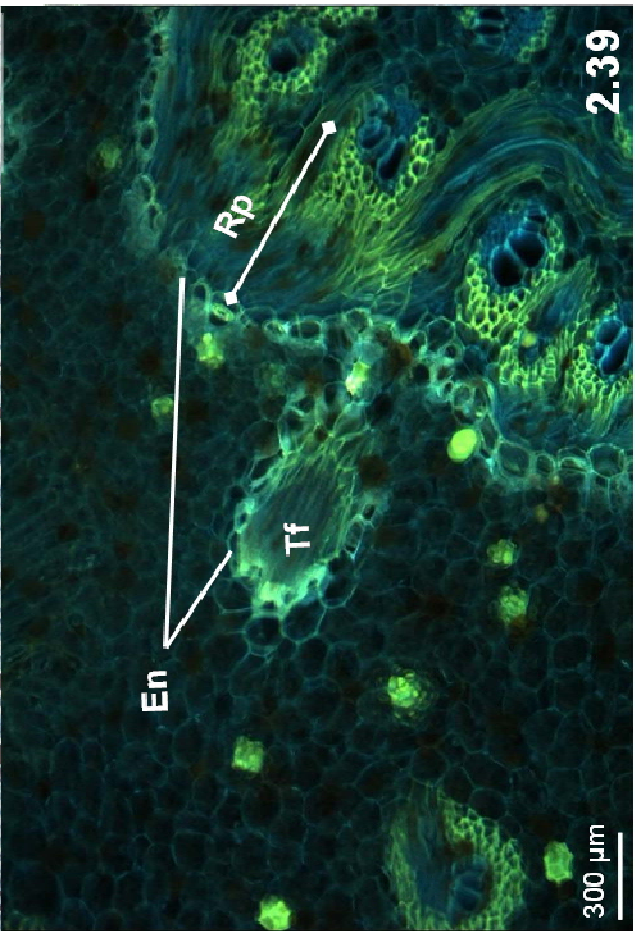
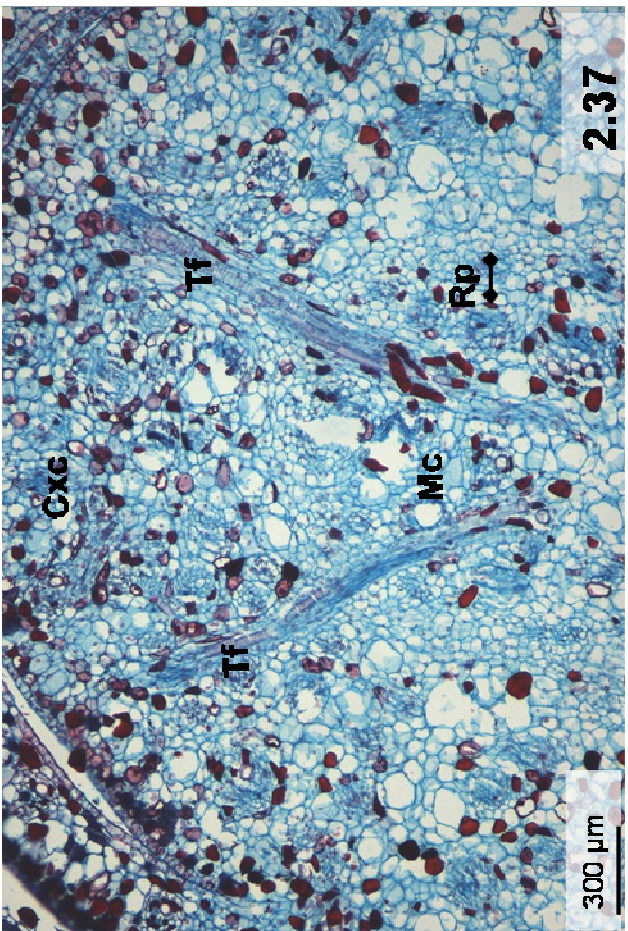
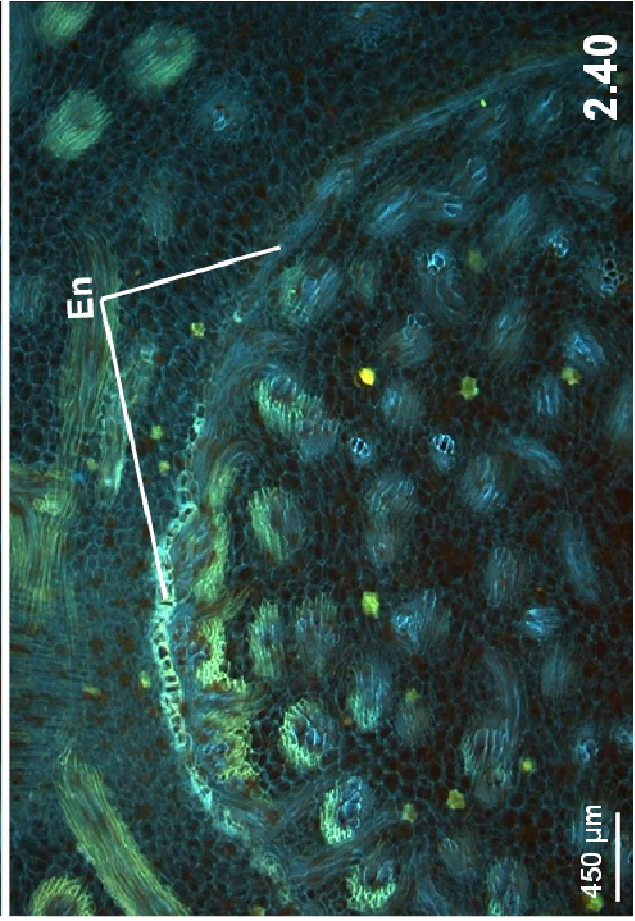
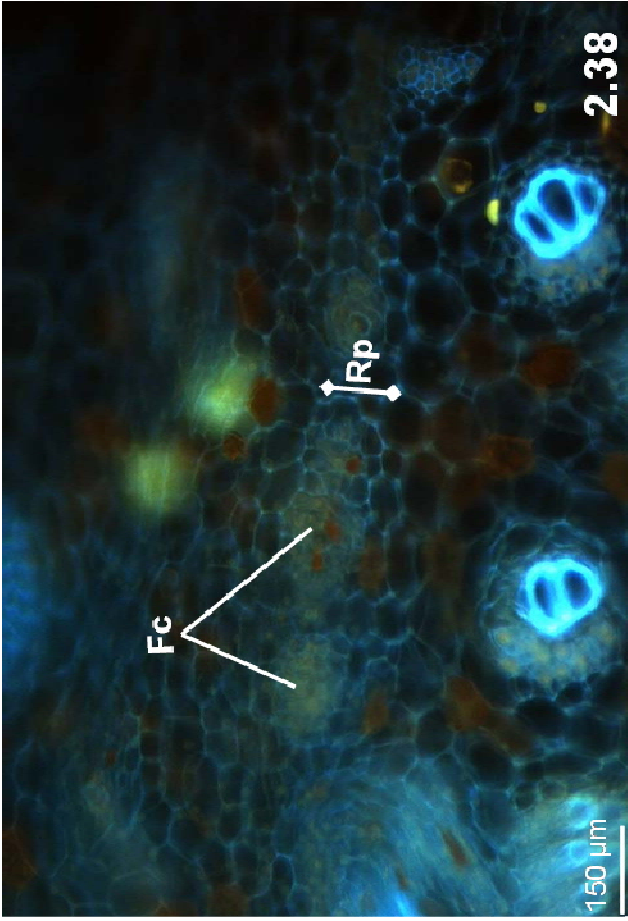
**Figuras 2.29-2.32.** Raízes adventícias observadas em *Zingiber officinale* nas Fig. 2.25 à 2.28, com os respectivos córtex individualizados, observando-se tecidos primários do sistema vascular diferenciados. Cxc:córtex caulinar; Cxr:córtex radicular; Pf:protofloema e Px:protoxilema.





**Figuras 2.33-2.36.** Secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*, onde se destaca a presença de traço foliar (**Tf**) na região cortical do rizoma com endoderme (**En**) em seu entorno. Nota-se na **Fig. 2.36**, em detalhe, a presença da estria de Caspary no traço foliar. Px:protoxilema.





**Figuras 2.37-2.40.** Secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*. **Fig. 2.37.** Traços foliares (**Tf**) saindo da região central do estelo em direção a bainha das folhas. **Fig. 2.42.** Feixes caulinares novos (**Fc**) surgindo na região pericíclica. **Fig. 2.43.** Traço foliar recém saído do cilindro vascular com endoderme (**En**) espessada em seu entorno. **Fig. 2.44.** Endoderme apresentando diversas variações de espessamento nas paredes de suas células. Observa-se, também, a região pericíclica como geradora de feixes vasculares (Fig. 2.40). Mc: medula caulinar.