

Figuras 2.41-2.47. Caule aéreo de *Hedychium coronarium*. Fig. 2.41 Aspecto geral com os níveis seccionados transversalmente indicados pelas letras B, C e D correspondem, respectivamente, às Fig. 2.41-2.43, Fig. 2.44-2.45 e Fig. 2.46-2.47. Fig. 2.42 e 2.43 Correspondentes ao nível B, mostrando periciclo (Pr) unisseriado e endoderme (En) sem espessamentos; Fig. 2.44-2.45. Secção da região do internó, mostrando periciclo não espessado ao longo dessa região mostrando endoderme como sendo a camada mais interna do córtex (Cx); Fig. 2.46 e 2.47. Secções da região do nó presente na base do caule aéreo apresentando estrias de Caspary nas Fig. 2.46 e 2.47. As setas indicam feixes (Fc) novos surgindo no periciclo. Cv:cilindro vascular; Tf:traço foliar.

2.7 <u>Discussão</u>

Os resultados apresentados demonstraram uma perfeita continuidade existente entre o córtex caulinar e o córtex radicular. Tal observação coincide com a de Menezes (1971) em que a autora demonstra que o mesofilo da folha de Velloziaceae é o próprio córtex caulinar. A presença da endoderme bem evidente morfologicamente devido ao espessamento de suas células em torno do traço foliar é uma prova dessa continuidade.

Segundo a totalidade dos pesquisadores do século XIX (Guillaud, 1878; Mangin, 1882; Eames & MacDaniels, 1947; Esau, 1965; Fahn, 1974; Mauseth, 1988), o periciclo é o tecido meristemático responsável pela formação de raiz adventícia. Mostrou-se, também, neste capítulo a presença de células que são derivadas de iniciais endodérmicas, formando fileiras de células radiadas, denominadas de Derivadas da Endoderme Meristemática (DEM) por Menezes et al. (2005), em uma raiz adventícia em formação.

Embora não muito evidente no caule, foi observada a presença de uma camada lúcida que corresponde às derivadas da endoderme.

O mais importante é que com esses resultados fica perfeitamente clara a continuidade da endoderme e do periciclo entre raiz e caule em *Z. officinale*, demonstrando como é possível distinguir nos órgãos as diferentes fases de desenvolvimento desses dois tecidos. Foi de extrema importância ter detectado traços foliares no córtex caulinar perfeitamente envolvidos pela endoderme com estrias de Caspary, o que demonstra, mais uma vez, o que Menezes e colaboradores vêm tentando provar em diferentes famílias de monocotiledôneas: a planta é uma unidade, todos os tecidos primários que estão na raiz, estão no caule e na folha (Menezes et al. 1996)

73

A endoderme no caule apresenta-se meristemática junto à região apical, portanto se enquadra na fase defina como embrionário por Kroemer em 1903; apenas parenquimática na região mediana (ainda se encaixando na fase embrionária segundo o mesmo autor) e com estrias de Caspary na base, representando o que Kroemer (1903 *apud* Priestley & North, 1922) denominou de estágio primário.

Resumidamente, quanto aos estágios apresentados pela endoderme nos órgãos vegetativos, pode-se dizer que para:

- 1. Raiz: apresenta todos os estágios de desenvolvimento apresentados por Kroemer (de embrionário até estágio III)
- Caule subterrâneo: apresenta estágio embrionário e estágio I (presença de estrias de Caspary) de desenvolvimento da endoderme.
- Caule aéreo: apresenta apenas o estágio embrionário, apresentando estria de Caspary apenas na sua porção mais inserida no solo.
- Folha: apresenta, assim como o caule, estágio embrionário (presenta no mesofilo da folha) e estágio I (presença de estria de Caspary no traço foliar presente no rizoma).

Assim como o suposto por Van Fleet (1942), as regiões expostas a iluminação (folhas e caules aéreos) não apresentam o desenvolvimento de espessamento nas paredes das células da endoderme, mas, apesar da ausência dessa alteração morfológica, essa camada de tecido encontra-se presente em todos os órgãos vegetativos estudados. E, com essa afirmação concorda Menezes et al. (2005).

Já o periciclo, discutido e demonstrado como ausente no caule por alguns autores (Eames & MacDaniels, 1947), foi apresentado no rizoma com atividade meristemática formando novos feixes caulinares e, também, gerando raízes adventícias. No caule aéreo, o periciclo multisseriado, distinto das camadas de tecidos adjacentes a ele por possuir células com tamanho reduzido, apesar de ainda manter-se parenquimático, não apresentou atividade meristemática. Mostrando que a morfologia e a diversidade de padrões meristemático que esse tecido desenvolve não depende apenas do órgãos em questão, no caso o caule, mas também, da morfologia externa e hábito desse órgão.

Na folha, como será melhor apresentado no capítulo 4, o periciclo tem como atividade a formação de fibras pericíclicas. Mas os traços foliares, ao saírem do cilindro central carregam esse tecido, responsável pela formação de um anel de fibras em torno do traço foliar, enquanto o mesmo ainda está presente no rizoma.

Esses dados, conjuntamente, evidenciam a importância dos tecidos endoderme e periciclo nos órgãos vegetativos de monocotiledôneas, assim como, também, ficou demonstrada a continuidade da endoderme entre caule e folha, entre caule e raiz, assim como, também, do periciclo entre caule e raiz e entre caule e folha.

2.8 <u>Considerações finais</u>

A importância desse capítulo em demonstrar a continuidade dos tecidos endoderme (entre caule e folha e entre caule e raiz) foi demonstrada de acordo com os dados apresentados, assim como a importância de se ressaltar, também, a continuidade entre o periciclo de caule e raiz, como do periciclo entre caule e folha.

Com esses dados, ficou demonstrado o que as autoras em publicação recente (Menezes et al. 2005), corroborando com pesquisadores do século e XIX e início do XX, defendem: a planta é uma unidade e é possível encontrar na raiz e nas folhas os mesmos tecidos primários encontrados no caule, no caso, os principais tecidos analisados nesse capítulo: endoderme e periciclo, além, naturalmente, daqueles universalmente reconhecidos, quais sejam, epiderme, xilema primário, floema primário e parênquima cortical.

2.9 <u>Referências Bibliográficas</u>

- 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).
- BRUNDRETT, M. C., D. E. ENSTONE, & C. A. PETERSON. 1988. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. *Protoplasma* 146: 133-142.
- DEMASON, D. A. 1979a. Histochemistry of the Primary Thickening Meristem in the Vegetative Stem of *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 66: 347-350.

. 1979b. Function and development of the primary rhickening meristem in the monocotyledon, *Allium cepa* L. . *Botanical Gazette* 140: 51-66.

. 1980. Localization of Cell Division Activity in the Primary Thickening Meristem in *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 67: 393-399.

- . 1983. The Primary Thickening Meristem: Definition and Function in Monocotyledons. *American Journal of Botany* 70: 955-962.
- _____. 1994. Stem thickening monocotyledons. *Livro Growth patterns in vascular plants*. Capítulo 11: 288-310.
- EAMES, A. J., & L. H. MACDANIELS. 1947. An introduction to plant anatomy. *McGraw-Hill Book Company, INC.* 2° ed.
- ESAU, K. 1965. Plant Anatomy. Jonh Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. 1974. Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- GERLACH, D. 1984. Botanische mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- 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. Recherces sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones *Ann. Sci. nat. Bot.* 5: 1-176.

JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.

- KRAUSS, J. E., & M. ARDUIN. 1997. Manual Básico de métodos em Anatomia Vegetal. EDUR, Rio de Janeiro.
- LUX, A., & M. LUXOVÁ. 2003/4. Growth and differentiation of root endodermis in *Primula acaulis* Jacq. *Biologia Plantarum* 47: 91-97.

- 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.
- MAUSETH, J. D. 1988. Plant Anatomy. Benjanmin Cummings, California.
- MELO-DE-PINNA, G. F. D. A. 2000. Anatomia dos órgãos vegetativos de espécies dos gêneros Richterago Kuntze e Ianthopappus (Less) Roque N.D. Hind (Mutisieae-Asteraceae), Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de Transfusão no Gênero Vellozia Vand. . *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L., P. B. PITA, A. A. IKENAGA, & M. K. URANO. 1996. Periciclo e endoderme, tecidos, em geral, ignorados, do corpo primário. 47° Congresso Nacional de Botânica, Nova Friburgo (RJ): 254.
- MENEZES, N. L. D., D. D. C. SILVA, & G. F. MELO-DE-PINNA. 2003. Folha. *In* B. Apezzato-da-Glória and S. M. Carmello-Guerreiro [eds.], Anatomia Vegetal. UFV, Viçosa.
- 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 Ciencias 77: 259-274.
- PETERSON, C. A., M. GRIFFITH, & N. P. A. HUNER. 1985. Permeability of the Suberized Mestome Sheath in Winter Rye. *Plant Physiology* 77: 157-161.
- PIZZOLATO, T. D. 2006. Procambial initiation for the vascular system in the shoot of *Tradescantia zebrina* (COMMELINACEAE). *International Journal of Plant Sciences* 167: 59-81.
- . 2007. Procambial initiation for the vascular system in the aerial shoot of *Costus* (COSTACEAE, ZINGIBERALES). *International Journal of Plant Sciences* 168: 393-413.
- 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.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT, & S. E. EICHHORN. 1996. Biologia Vegetal. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

RUDALL, P.1991. Lateral meristems and Stem Thickening Growth in Monocotyledons. *The Botanical Review* 57: 150-163.

. 1992. Anatomy of flowering plants: An introdution to structure and development. *Cambridge University Press* 2° edição.

- SEAGO, J. L., C. A. PETERSON, & D. E. ENSTONE. 1999. Cortical ontogeny in roots of the aquatic plant, *Hydrocharis morsus-ranae* L. *Canadian Journal of Botany* 77.
- SEAGO, J. L., & L. C. MARSH. 1989. Adventitious root development in Typha glauca, with emphasis on the cortex. *American Journal of Botany* 76: 909-923.
- SIMPSON, P. G., & W. R. PHILIPSON. 1969. Vascular anatomy in vegetative shoots of *Ripogonum scandens* Forst. (SMILACACEAE). *New Zeland Journal of Botany* 7: 3-29.
- SKUTCH, A. F. 1932. Anatomy of the Axis of the Banana. *Botanical Gazette* 93: 233-258.
- TOMLINSON, P. B. . 1960. Anatomy of the Monocotyledons . III Commelinales, Zingiberales. Claredon Press, Oxford.

_____. 1961. Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *Botanical Journal of Linnean Society* 58: 55-78.

_____. 1962. Phylogeny of Scitamineae-Morfological and Anatomical Considerations. *Evolution* 16: 192-213.

- ______. 1969. Anatomy of monocotyledons. III COMMELINALES-ZINGIBERALES. Part II. Classification of the ZINGIBERALES (Scitamineae) with special reference to anatomical evidence. Oxford at the Claredon Press, Oxford.
- VAN FLEET, D. S. 1942. The significance of oxidation in the endodermis. *American Journal of Botany* 29: 747-755.

. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. *Botanical Review* 27: 165-219.

- WILLIAMS, B. C. 1947. The Structure of the Meristematic Root Tip and Origin of the Primary Tissues in the Roots of Vascular Plants. *American Journal of Botany* 34: 455-462.
- WU, X., J. LIN, Q. LIN, J. WANG, & L. SCHREIBER. 2005. Casparian strips in needles are more solute permeable than endodermal transport barriers in roots of *Pinus Bungeana*. *Plant Cell Physiology* 46: 1799-1808.

ZIMMERMANN, M. H., & P. B. TOMLINSON. 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: 141-155.

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. 3. Caule. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

O caule de monocotiledôneas vem sendo alvo de estudos desde o século XIX. Mas, apesar da grande quantidade de trabalhos produzidos desde então, ainda existe polêmica com relação aos tecidos responsáveis pelo espessamento primário desse órgão. As famílias Zingiberaceae e Costaceae serviram de modelo para que mais dados fossem coletados demonstrando não apenas a presença de endoderme e periciclo nesse órgão, como também, que são esses os tecidos meristemáticos responsáveis pelo espessamento do corpo primário. Foi possível observar, no caule subterrâneo, a presença de estrias de Caspary na região mais distante do ápice. Já no caule aéreo, a endoderme foi vista apenas parenquimática, sem nenhum tipo de alteração morfológica em suas paredes. O periciclo foi encontrado meristemático no caule subterrâneo, mas plurisseriado e com as paredes de suas células espessadas nesse órgão.

Palavras-chave: Endoderme, Periciclo, Zingiberaceae, Costaceae, estrias de Caspary.

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. 3. Stem. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

The stems of monocots has been the subject of studies since the nineteenth century. But despite the large amount of work produced since then, there is still controversy regarding the primary tissue responsible for thickening of this organ. The families Zingiberaceae Costaceae and serve as a model for which more data were collected showing not only the presence of endodermis and pericycle in the stem, but also to show that these are the meristematic tissues responsible for primary thickening in this organ. It was observed in the underground stem, the presence of strips of Caspary in the region farthest from the apex. Already in the air stem, the endodermis was seen only parenchymatous, without any morphological alteration in its walls. The meristematic pericycle was found in the underground stem, but in the aerial stems it is pluriseriated and have cell walls thick.

Keywords: Endodermis, Pericycle, Zingiberaceae, Costaceae, Caspary's strip.

3. CAULE

3.1 <u>Introdução</u>

O caule em monocotiledôneas é um órgão de grande complexidade estrutural e, por tanto, muito discutido por pesquisadores desde o século XIX (Schleiden, 1842; Kastern, 1847; Guillaud, 1878; Mangin, 1882; Van Tieghem & Douliot, 1886; Schwendener, 1890). O crescimento primário desse órgão é atribuído ao procâmbio (formador dos tecidos vasculares), protoderme (forma a epiderme) e meristema fundamental (córtex e medula) (Esau, 1965; Fahn, 1974). Para alguns autores, além desses meristemas, reconhecidos em qualquer livro texto, o "PTM" (Primary thickening meristem) é, também, reconhecido por possuir um papel na formação do corpo primário, originando tecido parenquimático centrifugamente e tecido vascular e tecido parenquimático internamente, além de produzir raízes adventícias (Mauseth, 1988; Rudall, 1989; 1991; 1992; Raven et al. 1996).

Trabalhos recentes (Zimmermann & Tomlinson, 1972; Tomlinson & Zimmermann, 2003; Menezes et al., 2005) demonstram que, além dessa interpretação mundialmente reconhecida para o espessamento do corpo primário em caules de monocotiledôneas, outras hipóteses foram levantadas para tratar desse evento. Menezes et al. (2005) demonstram que o "PTM", reconhecido como sendo um único tecido meristemático, nada mais é do que a endoderme e o periciclo com atividade meristemática, portanto, dois meristemas distintos que, eventualmente, em algumas espécies, aparentam ser um único meristema.

Mas os tecidos endoderme e periciclo, embora aceitos por alguns autores como presente no corpo primário das monocotiledôneas, apenas pelas autoras acima mencionadas, tem as suas atividades meristemáticas reconhecidas em caules.

83

Avery (1930), em seu trabalho sobre anatomia e morfologia comparadas de embriões e plântulas de milho, aveia e trigo, descreveu com clareza a presença de periciclo e endoderme no eixo caulinar das plântulas dessas espécies. O autor relata que, nessas espécies de monocotiledôneas, é o periciclo responsável pela produção de raízes adventícias. A endoderme analisada nessa região possui um grande espessamento das paredes radiais e tangenciais internas. Além dessas informações importantes, o autor ainda descreve que, no internó entre o coleóptilo e as primeiras folhas, ocorre a formação de uma camada contínua meristemática que se diferencia em xilema e floema, acreditando que essa camada tem origem pericíclica.

Em Zingiberaceae, a presença de endoderme e/ou periciclo na interface córtex-cilindro vascular é considerada apenas para raízes e, para o rizoma é descrita a presença de uma camada denominada de endodermóide em vários gêneros da família Zingiberaceae (Tomlinson, 1962, 1969), endoderme em *Alpinia speciosa* (Bell, 1980a) ou endodermoidal em *Zingiber officinale* (Remashree et al. 1998) e endoderme por Menezes et al. (2005). Excluindo Menezes et al. (2005) nenhum desses autores associa a presença dessa camada com a atividade meristemática presente nas regiões próximas ao ápice caulinar ou à presença de fileiras de células radiadas. Tomlinson (1969), por exemplo, reconhece essa região como correspondendo ao "meristematic cap", defendido por esse autor.

Na região que delimita córtex e cilindro vascular, Bell (1980b), estudando vascularização de *A. speciosa*, admite que no rizoma, a região vascular que é envolvida por uma endoderme, região esta por ele chamada de zona intermediária, teria uma grande função integrativa entre os tecidos vasculares dos órgãos vegetativos da planta (raiz/caule e caule/folha). Conclusão similar é apresentada por Santos & Silva (1998) com a espécie *Z. officinale*. Essa mesma região é denominada por Menezes et al. (2005) e Alves & Menezes (prelo) como região pericíclica. Nessa mesma região, interface entre córtex e cilindro vascular, ocorre, segundo Tomlinson (1969) um plexo periférico irregular, relacionado com a futura vascularização da raiz. Esse ponto referente à função integrativa da vascularização presente na interface córtex-cilindro vascular parece ser consensual entre os autores que já estudaram vascularização na família Zingiberaceae.

Nota-se que, apesar do número de trabalhos referentes ao rizoma de Zingiberaceae e Costaceae (quadro 3.1), exceto o trabalhos de Menezes et al. (2005), os autores não tratam da endoderme e do periciclo como sendo importantes para o crescimento em espessura do corpo primário em caules das famílias acima mencionadas e das monocotiledôneas em geral.

Autor	Ano	Trabalho	Enfoque
D. N. Chakraverti	1951	"The occurrence of fugacious cambium in the rhizome of <i>Curcuma</i> <i>longa</i> Linnaeus"	Anatomia
P. B. Tomlinson (Tomlinson, 1956, 1962, 1969)	1956 1962 1969	"Studies in Systematic Anatomy of Zingiberaceae", Phylogeny of Scitamineae- Morphological and anatomical considerations", "III - Commelinales-Zingiberales. In Anatomy of the Monocotyledons (C.R. Metcalfe, ed.)"	Anatomia Geral e Filogenia
A. Bell (Bell, 1980a, b)	1980	"The vascular pattern of a rhizomatous Ginger (<i>Alpinia speciosa</i> L. Zingiberaceae). 1. The aerial axis and its development.", "The vascular pattern of a rhizomatous Ginger (<i>Alpinia speciosa</i> L. Zingiberaceae). 2. The rhizome."	Anatomia- vascularização
W. J. Kress (Kress, 1990; Kress et al., 2001; Kress, Prince, & Williams, 2002; Xia, Kress, & Prince, 2004; Kress et al., 2005)	1990 2001 2002 2004 2005	"The Phylogeny and Classification of Zingiberales", "Unraveling the Evolutionary Radiation of the Families of the Zingiberales Using Morphological and Molecular Evidence", "The Phylogeny and a new classification of the gingers (ZINGIBERACEAE): evidence from molecular data", "Phylogenetic Analyses of Amomum (Alpinioideae: Zingiberaceae) Using ITS and matK DNA Sequence Data", "The molecular phylogeny of ALPINIA (ZINGIBERACEAE): a complex and polyphyletic genus of gingers"	Filogenia, usando dados morfológicos e moleculares

Quadro 3.1 – Trabalhos relacionados com anatomia das famílias Zingiberaceae e Costaceae

A. B. (Remashree, 1997

"Histological studies on ginger

Anatomia

Unnikrishnan, & Ravindran, 1997; Remashree, Unnikrishnan, & Ravindran, 1998; Remashree & Balachandran, 2005a)	1998 2006	rhizome", "Developmental anatomy of ginger rhizomes - ll. Ontogeny of buds, roots and phloem" "Anatomical and histochemical studies on four species of <i>Curcuma</i> "	
G. O. Santos (Santos & Silva, 1998)	1998	"Padrão de vascularização do Rizoma de Gengibre (<i>Zingiber officinale</i> R)"	Anatomia
P. Rudall (Box & Rudall, 2006)	2006	"Floral structure and ontogeny in Globba (Zingiberaceae)"	Anatomia
T. D. Pizzolato (Pizzolato, 2007)	2007	"Procambial initiation for the vascular system in the aerial shoot of COSTUS (COSTACEAE, ZINGIBERALES)"	Anatomia- vascularização

3.2 <u>As famílias Zingiberaceae e Costaceae</u>

Zingiberaceae e Costaceae são famílias irmãs e fazem parte da ordem Zingiberales. No geral, as plantas pertencentes a essa ordem apresentam caule aéreo apenas no período de floração, sendo assim, o ápice do caule aéreo será determinado em ápice floral (fig. 3.1). Na família Costaceae, esse caule aéreo (fig. 3.3) é ramificado (Stevens, 2001 onwards). Esse caule aéreo é reduzido se comparado com o caule subterrâneo e, além disso, é envolvido por completo pelas bainhas das folhas, sendo chamado de pseudo-caule por alguns autores (Tomlinson, 1956; Albuquerque & Neves, 2004). Além desse caule aéreo, a ordem como um todo, apresenta rizoma (fig. 3.2) proeminente (Kress, Prince, & Williams, 2002).

A família Zingiberaceae é a maior dentro da ordem Zingiberales. As plantas dessa família apresentam, além de um grande importância econômica ligada a alimentação, grande importância como plantas ornamentais (Albuquerque & Neves, 2004).

Segundo Tomlinson (1956), outra característica marcante dessas famílias é a grande presença de amido no rizoma simpodial.



Figuras 3.1-3.3. Visão geral das plantas. Fig. 3.1. Estrutura vegetativa de uma Zingiberaceae. Fig. 3.2. Rizoma de Zingiberaceae. Fig. 3.3. Caule aéreo de *Costus spiralis*.

3.3 <u>Objetivos</u>

Levando em consideração todos os dados apresentados até esse momento nesse capítulo, nota-se que algumas informações sobre a presença e a função da endoderme e do periciclo no sistema caulinar das famílias Zingiberaceae e Costaceae, pertencentes a ordem Zingiberales, ainda não estão completamente esclarecidas.

Sendo assim, o objetivo desse trabalho foi caracterizar os tecidos endoderme e periciclo tanto no eixo aéreo (portador das inflorescências), quanto no caule subterrâneo das famílias Zingiberaceae e Costaceae.

3.4 <u>Materiais e Métodos</u>

O quadro 3.1 mostra as espécies que fazem parte do trabalho e seus respectivos pontos de coleta.

Espécies	<i>Alpinia purpurata</i> (Vieill) K. Schum	<i>Alpinia</i> <i>zerumbet</i> (Pers.) Burtt & Smith	Curcuma zedoaria Roscoe	Costus spiralis (Jacq.) Roscoe	Afromomum sp.	Hedychium coronarium JG Koenig	Renealmia petasites Gagnep	Zingiber officinale Roscoe
Locais	Guarujá -	Jardim	Jardim	Registro-	Instituto	Registro e	Registro-	Rizomas
de coleta	SP	do IB-	do IB-	SP	Plantarum –	Bertioga-	SP	comerciais
		USP	USP		Nova Odessa	SP		plantados
					- SP			em estufa

Quadro 3.1 - Espécies e pontos de coleta

Quando possível, para a elaboração dos cortes histoquímicos, foram utilizadas amostras frescas, possibilitando melhor visualização dos conteúdos celulares. Já quando o procedimento de fixação foi utilizado, as amostras foram fixadas em FAA (formaldeído 37%, ácido acético glacial, etanol 50% 1:1 18 v/v – Johansen, 1940). Os rizomas utilizados para o estudo foram incluídos em parafina, possibilitando o corte em micrótomo rotativo. Os materiais incluídos em PEG ou mantidos fixados foram seccionados em micrótomo de deslize.

Os estudos dos órgãos vegetativos foram realizados a partir de cortes histológicos e transversais obtidos à mão-livre, utilizando lâmina de barbear, e através de micrótomo rotativo. Com o micrótomo rotativo foram realizados cortes seriados de material incluído em parafina. Para obtenção dos cortes em micrótomo rotativo, o material foi incluído em parafina segundo metodologia descrita em Krauss & Arduin (1997). 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.

No caso de *Renealmia petasites*, por se tratar de material proveniente de herbário, antes da realização dos cortes histológicos, a amostra foi reidratada. O processo consistiu de fervura da amostra em água com glicerina (10:1). Após isso, o material reidratado foi mantido em álcool 50%.

As espécies foram estudadas comparativamente, mostrando como a endoderme e o periciclo atuam e se apresentam morfologicamente nos diferentes órgãos vegetativos (caule e folha).

A análise anatômica foi realizada com auxílio do Microscópico óptico Leica DMLB (Laboratório de Anatomia Vegetal - Departamento de Botânica - Instituto de Biociências/USP – São Paulo) e, para o registro dos resultados, fotografías 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 fotografías foram realizadas com o mesmo equipamento citado acima. O programa que auxiliou na captação das imagens foi IM50 (Image 50 – Leica).

92

3.5 <u>Resultados</u>

Apesar da diversidade de espécies adotadas nesse estudo, foi possível observar uma grande homogeneidade nesse órgão vegetativo dessas plantas. O esquema representativo sobre o espessamento das células da endoderme (Fig. 3.5) inicialmente estabelecido para *Zingiber officinale* é válido para todas as espécies desse trabalho.

Endoderme na fase parenquimática foi visualizada adjacente a região apical de todas as espécies: em secções transversais de *Zingiber officinale* (Fig. 3.14 e 3.15), em secções longitudinais de *Alpinia purpurata* (Fig. 3.16 à 3.18 e 3.20 à 3.23), em secções longitudinais de *Curcuma zedoaria* (Fig. 3.32 à 3.37, 3.39, 3.41 e 3.42), em secções longitudinais e transversais de *Hedychium coronarium* (Fig. 3.43 à 3.51), em secção longitudinal de *Alpinia zerumbet* (Fig. 3.53) e *Costus spiralis* (Fig. 3.77 à 3.80). Além disso, ao longo do caule aéreo de *Hedychium coronarium* (ver Fig. 2.41 à 2.47 do capítulo 2), de *Alpinia zerumbet* (Fig. 3.57 à 3.64) a endoderme também se encontrava reconhecível apenas por ser a camada mais interna do córtex. No caule aéreo de *Costus spiralis* (Fig. 3.69 à 372), é possível perceber a presença da endoderme, também, por ser a camada mais interna do córtex.

A fase meristemática da endoderme está associada com o estágio embrionário. Nas espécies analisadas, notou-se que a quantidade de células derivadas da endoderme com atividade meristemática é pequena, formando um córtex radiado de até 5 camadas de DEMs (Fig. 3.46 à 3.48); depois, pelo crescimento diferencial do córtex, as células perdem a radiação. Essa região de DEMs pode ser vista como uma camada lúcida em torno do cilindro vascular.

A endoderme com estrias de Caspary no rizoma foi encontrada em todos os exemplares analisados: *Zingiber officinale* (Fig. 3.7 e 3.13),

Alpinia purpurata (Fig. 3.19, 3.28 à 3.31), *Curcuma zedoaria* (Fig. 3.38, 3.40), *Hedychium coronarium* (Fig. 3.52), *Alpinia zerumbet* (Fig. 3.55 e 3.56), *Afromomum sp* (Fig. 3.65 à 3.68), *Costus spiralis* (Fig. 3.85 e 3.86) e *Renealmia petasites* (apesar de não terem sido apresentadas figuras representativas para essa espécie, a analise desse material mostrou que a espécie segue o mesmo padrão morfológico).

Outra informação relevante quando se comparam as espécies analisadas nesse trabalho é a presença da continuidade entre a endoderme do caule e a endoderme que envolve o traço foliar. No momento da saída desse tecido vascular do cilindro central do caule, ele é envolvido parcial ou totalmente pela endoderme. Esse fato é facilmente observado em *A. purpurata* (Fig. 3.22 à 3.31), *C. zedoaria* (Fig. 3.35 à 3.37) e *Afromomum sp* (Fig. 3.66 à 3.68).

Em *Z. officinale* a Fig. 3.7, detalhe da Fig. 3.6, mostra região pericíclica geradora de tecidos vasculares, adjacentes à endoderme com estrias de Caspary. A continuidade entre raízes adventícias e gema lateral pode ser observada nas de Fig. 3.9 à 3.11, já que ambos possuem a origem de sua vascularização associada ao periciclo presente na interface córtex cilindro vascular.

No rizoma de *Alpinia purpurata*, apesar de periciclo e endoderme simularem ser apenas um único tecido junto ao ápice, é possível distinguir a presença do periciclo devido a presença de primórdio de raiz adventícia (Fig.3.16). Mais uma vez, nota-se com facilidade a continuidade entre cilindro vascular caulinar e formação de gema (Fig. 3.17), bem como a continuidade entre caule e raiz (presença de raiz adventícia) e caule e folha (saída de traço foliar envolvido por completo pela endoderme) (Fig. 3.20 à 3.23 e 3.24 à 3.27, além de 3.28 à 3.31).

Em secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*, foi possível visualizar no ápice vegetativo a presença de um meristema

intercalar que contribui com crescimento em altura, formando um longo internó no caule aéreo (Fig. 3.32). Assim como o observado em *Z. officinale* e *A. purpurata*, a formação de raiz adventícia em *C. zedoaria* contribui para facilitar a visualização da continuidade entre a endoderme de raiz e caule (Fig. 3.34).

O caule aéreo em Zingiberaceae foi seccionado em níveis diferenciados, permitindo a compreensão do desenvolvimento de endoderme e periciclo nesse órgão. Pode-se dizer que, como padrão morfológico, o periciclo é composto por várias fileiras de tamanho reduzido. Em A. *zerumbet* (Fig. 3.57 à 3.64, essas células se espessam ao longo desse nó. Em *H. coronarium* (ver capítulo 2), essas células, diferenciadas morfologicamente das do entorno, permanecem parenquimáticas. No internó de Costaceae (Fig. 3.81 à 3.84), o periciclo é evidenciado pelas mesmas características morfológicas.

O periciclo, ao gerar novos feixes vasculares, nessas espécies, produz, junto a esse tecido, células que se tornam fibras. Essas fibras de origem pericíclica envolvem os feixes gerados no periciclo total ou parcialmente (Fig. 3.65, 3.67 e 3.68 de *Afromomum sp* e Fig. 3.85 e 3.86 de *C. spiralis*). Já os traços foliares, também envolvidos por fibras, possuem esse tecido gerado pelo procâmbio.



Figuras 3.4-3.7. *Zingiber officinale*. Fig. 3.4. Secção longitudinal do rizoma, mostrando a interface córtex-cilindro vascular (setas); Fig. 3.5. Esquema representativo das diferentes fases de desenvolvimento da endoderme (En) e do periciclo baseado em corte longitudinal de *Z. officinale*, mas representativo para Zingiberaceae e Costaceae. Fig. 3.6 e 3.7. Cortes transversais próximos da base do rizoma, onde é possível visualizar estrias de Caspary na endoderme; A Fig. 3.7, detalhe da Fig. 3.6, mostra região pericíclica (**Rp**) geradora de tecidos vasculares, adjacentes à endoderme com estrias de Caspary.



Figuras 3.8-3.11. Secções transversais de *Zingiber officinale*. Fig. 3.8. e Fig. 3.9. Continuidade dos tecidos entre o rizoma e as raízes adventícias (Ra) e a gema lateral (G) sendo formada. Fig. 3.10 e Fig. 3.11. Raízes adventícias sendo formadas pelo periciclo, representado por uma fina linha azulada na interface córtex cilindro vascular, indicado pelas setas nas figuras. Tf: traço foliar.



Figuras 3.12-3.15. Secções transversais de *Zingiber officinale*. Fig. 3.12. e Fig. 3.13. A endoderme (En) bem definida, apresentando estrias de Caspary. Feixes caulinares (Fc) novos, adjacentes à endoderme. Fig. 3.14. Endoderme como sendo a camada mais interna do córtex, com região pericíclica (Rp) adjancente a ela. Fig. 3.15. Endoderme apresentando o início da formação das estrias de Caspary. Fc: feixe caulinar.



Figuras 3.16-3.19. Secções de rizoma de *Alpinia purpurata*. Fig. 3.16. Secção longitudinal de ápice caulinar, evidenciando a presença de raiz adventícia (Ra) sendo formada na região da interface córtex e cilindro vascular; Fig. 3.17. Secção longitudinal onde a gema lateral apresenta tecidos contínuos ao cilindro vascular; a cabeça de seta indica o periciclo formando o plexo periférico. Fig. 3.18. Secção longitudinal com endoderme (En) parenquimática adjacente ao plexo periférico (cabeça de seta); Fig. 3.19. Secção transversal mostrando endoderme com estrias de Caspary e a produção de novos feixes (Fc) na região pericíclica (Rp). As setas indicam a região pericíclica, adjacente a endoderme, na interface entre córtex e cilindro vascular.



Figuras 3.20-3.23. Secções longitudinais de rizoma de *Alpinia purpurata*. Nessa seqüência, é possível notar a continuidade da endoderme **(En)**entre a raiz adventícia **(Ra)** e a endoderme do traço foliar **(Tf)**. Na **Fig. 3.23** vê-se em detalhe essa continuidade da endoderme. As setas indicam a região pericíclica, adjacente a endoderme, na interface entre córtex e cilindro vascular. A cabeça de seta indica o plexo em direção à raiz adventícia.



Figuras 3.24-3.27. Secções longitudinais de rizoma de *Alpinia purpurata*. É possível visualizar nessa seqüência a presença da endoderme (En) envolvendo o traço foliar (Tf) em sua saída, atravessando o córtex. Nota-se na **Fig. 3.25** a presença apenas da "bainha" no entorno do traço foliar, a endoderme. Rp: região pericíclica.



Figuras 3.28-3.31. Secções transversais de rizoma de *Alpinia purpurata*. É possível visualizar nessa seqüência a presença da endoderme (En) com espessamento da parede celular, ou ainda com estrias de Caspary envolvendo o traço foliar (Tf) em sua saída. Rp: região pericíclica.



Figuras 3.32-3.34. Secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*. Fig. 3.32. Região apical mostrando o meristema intercalar (Mi), além de endoderme (En), definindo-se em direção a base do rizoma. Fig. 3.33. Gema lateral com endoderme delimitando sua vascularização. Fig. 3.34. Saída de raiz adventícia (Ra). Rp: região pericíclica. A cabeça de seta indica o plexo em direção a raiz.



Figuras 3.35-3.38. Secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*. Fig. 3.35-3.37. Região apical com endoderme (En) delimitada próximo do ápice. No ápice, a endoderme está se dividindo, formando uma camada lúcida (setas). Fig. 3.38. Endoderme como a camada mais interna do córtex. Tf: traço foliar.



Figuras 3.39-3.42. Secções longitudinais de rizoma de *Curcuma zedoaria*. Fig. 3.39 e 3.40. Endoderme (En) facilmente reconhecível pela presença de estrias de Caspary. Fig. 3.41 e 3.42. Traço foliar (Tf) deixando o cilindro vascular, onde se percebe a endoderme. Rp: região pericíclica.



Figuras 3.43-3.45. Secções longitudinais de rizoma de *Hedychium coronarium*. Fig. 3.43. Visão geral do ápice caulinar. As figuras 3.44 e 3.45 são detalhes que mostram a endoderme (En) sendo reconhecida pelo início da radiação, difícil de ser distinguida da região pericíclica (Rp).



Figuras 3.46-3.48. Secções transversais de rizoma de *Hedychium coronarium*. Nessa série, é possível visualizar a presença de uma camada lúcida (setas) formada pela presença das derivadas da endoderme. Na Fig. 3.47. Nota-se uma radiação de células constituídas pelas derivadas da endoderme meristemática (DEM), estando indicada a inicial endodérmica (Ie). Fig. 3.48 ocorre a formação de novos feixes caulinares (Fc) na região pericíclica. En:endoderme



Figuras 3.49-3.52. *Hedychium coronarium*. Fig. 3.49 e 3.50. Secções longitudinais da base do caule aéreo, demonstrando a presença de periciclo gerando raiz adventícia (Ra) e, nota-se, também, a presença de gema lateral (G) sendo formada em continuidade com o cilindro vascular. Fig. 3.51 e 3.52. Secções transversais de rizoma de *H. coronarium*. Essas figuras evidenciam a saída de traço foliar (Tf) do cilindro, deixando uma lacuna foliar (Lf). DEM: derivadas da endoderme meristemática; En:endoderme.



Figuras 3.53-3.56. *Alpinia zerumbet*. Fig. 3.53. Secção longitudinal da região apical, mostrando a endoderme interrompida por saída de traço e gerando DEMs junto ao ápice. Fig. 3.54-3.56. Secções transversais do rizoma de A. zerumbet. Fig. 3.54. Saída de raiz adventícia (Ra) a partir do periciclo presente na interface córtex cilindro vascular. Fig. 3.55 e 3.56. Endoderme (En) com estrias de Caspary com novos feixes (Fc) sendo formados adjacentes a esse tecido. A seta da Fig. 3.56 indica feixe em formado na região pericíclica, já com uma ilhota de floema (FI). Cx:córtex do rizoma



Figuras 3.57-3.64. Caule aéreo de *Alpinia zerumbet*. Fig. 3.57. Aspecto geral com os níveis seccionados transversalmente indicados pelas letras B, C, D e E correspondendo, respectivamente, às Fig. 3.58-3.59, 3.60, 3.61, 3.62-3.64. Fig. 3.58 e 3.59. Nível B, notando-se o periciclo (Pr) plurisseriado e a endoderme (En); Fig. 3.60. e 3.61. Secções ao longo do internó, mostrando o espessamento do periciclo e feixes caulinares (Fc) de origem pericíclica; Fig. 3.62 à 3.64. Secções na região do nó, presente na base do caule aéreo; Fig. 3.62. Interface entre córtex (Cx) e cilindro vascular (Cv) sem atividade evidente do periciclo ou diferenciação da parede da endoderme; Fig. 3.63 e 3.64. Saída de raiz adventícia (Ra), evidenciando atividade do periciclo e endoderme com estrias de Caspary. Rp:região pericíclica contituída de um plexo; Tf:traço foliar.



Figuras 3.65-3.68. Secções transversais de rizoma de *Afromomum* sp. Em todas as figuras é possível visualizar endoderme (En) com estrias de Caspary e, junto a esse tecido, novos feixes **(Fc)** surgindo na região pericíclica envoltos por fibras pericíclicas. O traço foliar **(Tf)** na Fig. 3.67 aparece envolvido pela endoderme com estria de Caspary.



Figuras 3.69-3.72. Secções transversais do nó do caule aéreo de *Costus spiralis*. Nessa seqüência, é possível visualizar a saída de traço foliar (**Tf**) envolvido pela endoderme (**En**) e, interrompendo o periciclo (**Pr**) multisseriado.



Figuras 3.73-3.76. Secções transversais do nó do caule aéreo de *Costus spiralis*. A vascularização da gema **(G)**, originada do interior do cilindro vascular, rompe o periciclo **(Pr)** multisseriado, formando a gema.



Figuras 3.77-3.80. Secções transversais do nó do caule aéreo de *Costus spiralis*. A vascularização da gema (G), originada do interior do cilindro vascular, atravessa o periciclo (Pr) multisseriado, formando a gema na região cortical. Nota-se a formação de uma raiz adventícia (Ra) na base da gema lateral e feixes caulinares (Fc) novos, originados do periciclo.



Figuras 3.81-3.84. Secções transversais do internó do caule aéreo de *Costus spiralis*. Fig. 3.81 e 3.82. Na região próxima ao nó, vê-se a vascularização de gemas e traços foliares no interior do cilindro vascular. Fig. 3.83 e 3.84. Afastando-se da região do nó, o periciclo (Pr) apresenta um número reduzido de camadas.



Figuras 3.85-3.88. . Secções transversais do rizoma de *Costus spiralis*. Fig. 3.85 e 3.86. Endoderme (En) com estrias de Caspary, adjacente a região pericíclica (Pr). A seta indica o início da formação de um feixe vascular. Fig. 3.87. Endoderme parenquimática, adjancente ao periciclo formando novos feixes (Fc). Fig. 3.88. Traço foliar (Tf) na região cortical do rizoma envolto por endoderme.

3.6 <u>Discussão</u>

Apesar da grande quantidade de estudos relacionados com as famílias Zingiberaceae e Costaceae (ver quadro 3.1), são poucos os que realizaram estudos envolvendo anatomia e, menor ainda o número de estudos que realizaram esse estudo sob um ponto de vista ontogenético.

Chakraverti (1951), trabalhando com *Curcuma longa* descreveu um meristema que possui de 2 a 4 camadas de célula, junto a ápices encontrados em rizomas. Esse "fugacious cambium", como foi descrito pelo autor, só era interrompido pela saída de traços foliares distendidos radialmente. Segundo esse autor, o "cambium" produz feixes vasculares secundários em seu interior e está associado a produção de raiz. Acredita-se que o autor está se referindo ao periciclo (pois forma raiz) e se equivocou ao chamar de "feixes vasculares secundários" pois periciclo só forma tecidos primários, conforme demonstrado por Menezes et al. (2005) e Alves & Menezes (prelo).

Ainda, segundo Chakraverti (1951), o meristema tem duração muito curta e desaparece abruptamente, formando apenas anel periférico de tecido vascular, observável a olho nu. O autor considerou que os feixes primários eram apenas aqueles dispersos no caule e que os feixes dispostos próximos e formando o anel eram derivados de um crescimento secundário. Muito provavelmente, o autor chamou de anel periférico o que Menezes et al. (2005), Menezes et al. (2008), Silva et al. (2008) e Alves & Menezes (prelo) denominaram de região pericíclica, periciclo ou plexo periférico.

Menezes (1971), estudando Velloziaceae percebeu que, há dois tipos de feixes no ciclindro vascular: feixes com proto e metaxilema, proto e metafloema (traços foliares) e feixes com apenas metaxilema e metafloema (os feixes caulinares). Posteriormente, Menezes et al. (2005), Menezes et al., (2008), Alves & Menezes (prelo) demonstram que o periciclo é que dá continuidade ao espessamento primário do caule, após o procâmbio deixar de fazê-lo. As autoras deixam bem claro que o periciclo só produz feixes caulinares, isto é, todos formados apenas por metaxilema e metafloema.

Remashreee em uma série de trabalhos com Zingiberáceas (Remashree et al. 1997; Remashree et al. 1998; Remashree & Balachandran, 2005) descreve nessas plantas a presença de uma camada endodermoidal e que, esse tecido, diferenciaria endogenamente as raízes adventícias juntamente com o periciclo. No trabalho de 1997, com rizoma de gengibre (*Zingiber officinale*), admite que o aumento de volume desse órgão seja originado de três zonas meristemática: "PTM", cordões de procâmbio (a atividade meristemática de ambos é responsável por gerar aumento do córtex) e "STM (secondary thickening meristem)", no qual reconhece a presença de iniciais radiais e fusiformes. E, segundo o autor, esse "STM" é observado logo abaixo da camada endodermoidal. Para Menezes et al. (2003) o "STM" se origina do periciclo, internamente à endoderme, certamente, a camada chamada por Remashree em seus trabalhos (Remashree et al. 1997; Remashree et al. 1998; Remashree & Balachandran, 2005b) de camada endodermoidal.

Neste trabalho, dicordando de Chakraverti (1951) e Remashree (Remashree, Unnikrishnan, & Ravindran, 1997; Remashree, Unnikrishnan, & Ravindran, 1998; Remashree & Balachandran, 2005), não foi reconhecido nenhum meristema de espessamento secundário ("MES" ou "STM") ou mesmo, "PTM" que, admite-se, não existe, confirmando a idéia de Menezes e colaboradores.

O que ambos os autores (Chakraverti, 1951 e Remashree, Unnikrishnan, & Ravindran, 1997; Remashree, Unnikrishnan, & Ravindran, 1998; Remashree & Balachandran, 2005b) defendem como sendo tecido vascular resultante de um espessamento secundário, na verdade, trata-se de espessamento de origem primária, como evidenciado

139

por Menezes et al. (2005), a atividade meristemática da endoderme (formando células corticais) e do periciclo (formando tecido vascular e raízes adventícias) seriam os responsáveis pelo espessamento primário. Além desses meristemas, o meristema fundamental (produzindo células parenquimáticas e a endoderme), a protoderme (produzindo o tecido de revestimento - epiderme) e o procâmbio (produzindo feixes caulinares e traços foliares, além do periciclo) seriam os responsáveis por acrescentar volume ao corpo primário do caule, não apenas em Zingiberáceas, mas em todas as monocotiledôneas. Nessa trabalho optou-se por adotar essa hipótese como válida.

Para a origem do espessamento no corpo primário das monocotiledôneas, Zimmermann & Tomlinson (1972) oferecem, como hipótese alternativa a essas apresentadas no parágrafo anterior, a presença de um capuz meristemático (meristematic cap). Esse meristema seria responsável por gerar tecido vascular para o corpo primário das monocotiledôneas.

O estudo de Tomlinson de 1956, baseado em Solereder & Meyer (1930 *apud* Tomlinson 1956), inclui a família Costaceae em Zingiberaceae. O autor descreve que o rizoma tem um córtex separado do cilindro vascular por uma endoderme e, essa endoderme, não está presente no caule aéreo, naturalmente, por não ter observado estrias de Caspary. O autor ainda descreve a presença, junto a essa endoderme, internamente a ela, de um tecido vascular congestionado. Além disso, para o caule aéreo, o autor definiu para o subgrupo Costoideae a presença de um anel fibroso no caule aéreo com feixes imersos e, para Zingiberoideae, a presença do mesmo anel fibroso, mas onde os feixes vasculares nunca emergiam.

Em seu trabalho sobre Marantaceae, família da ordem Zingiberales, Tomlinson (1961) demonstra que o cilindro vascular do rizoma é delimitado por uma endoderme e por uma camada de periciclo de paredes

140