

não espessadas. O autor acrescenta que a periferia desse cilindro vascular consiste de um plexo vascular de feixes dispostos de forma irregular. Apesar do autor realizar descrições detalhadas de plantas da ordem Zingiberales, o autor não faz associação entre a endoderme e atividade meristemática que essa camada de tecido possa ter apresentado junto ao ápice caulinar. Além disso, o anel fibroso descrito pelo autor em caules aéreos também não é associado ao periciclo, reconhecido nesse trabalho como sendo formado por periciclo multisseriado. O autor também não associa que a atividade meristemática para formar o plexo periférico no rizoma possa ter sido realizada pelo periciclo, como o demonstrado por Menezes et al (2005 e 2008).

É interessante notar, especialmente em *Afromomum*, que os feixes de origem procambial apresentam-se, também, envolvidos por fibras, muito semelhante aos feixes pericíclicos. É fácil entender que as fibras procambiais e pericíclicas são primárias e, sobretudo, que o periciclo do procâmbio e também, só forma tecidos primários.

Apesar de Tomlinson (Tomlinson, 1956, 1969) destacar a presença de proteção mecânica em torno dos feixes vasculares encontrados no rizoma, o autor não discute a origem dessas fibras. Nesse trabalho foi mostrado que os feixes de origem do periciclo, na formação, são envolvidos por fibras de origem pericíclica. Já os traços foliares, originados exclusivamente dos cordões de procâmbio e os feixes caulinares de origem procambial, como visto acima, são revestidos por fibras de origem procambial.

Bell (1980a, 1980b) descreve, por posicionamento, a presença de 3 sistemas de vascularização no rizoma: interno (interior do cilindro vascular), intermediário (adjacente a endoderme) e externo (encontrado na região cortical). O sistema interno seria responsável pela formação dos traços foliares. Já o sistema intermediário, encontrado apenas no rizoma e

não no caule aéreo, forma a vascularização de raízes e gemas. Essa vascularização encontrada na interface entre córtex e cilindro vascular tem, ainda, a função de interligar a vascularização da raiz com o caule, estabelecendo uma continuidade vascular entre esses dois órgãos. O sistema externo também seria formado por traços foliares. O caule aéreo não possuiria apenas o sistema intermediário. Santos & Silva (1998) apenas reproduzem esse estudo para o gengibre, chegando as mesmas conclusões que Bell.

Neste trabalho foi possível perceber a perfeita relação entre o caule e suas folhas, tendo sido demonstrado que os traços foliares atravessam o córtex e penetram nas folhas envolvidos pela endoderme. E também, ficou mais uma vez demonstrado, o que já foi discutido no capítulo 2, a perfeita continuidade entre os tecidos das raízes adventícias e do rizoma.

Nota-se que, apesar de existirem referências sobre o assunto, existe muita contradição sobre como ocorre a formação do corpo primário. Esse trabalho busca contribuir para a resolução desse problema, defendendo o que autores como Mangin (1882) e Guillaud (1878) já defendiam: a endoderme e o periciclo como tecidos meristemáticos, importantes para a formação do corpo primário de monocotiledôneas, perfeitamente confirmado por Menezes e suas colaboradas.

3.7 Considerações Finais

A importância deste trabalho reside em discutir um tema, considerado por muitos, já completamente entendido e estudado: espessamento primário em monocotiledôneas. Apesar de muitos autores considerarem essa área já resolvida (pode-se citar DeMason – em comunicação pessoal – como exemplo), nota-se que muitas discussões e mais estudos ainda devem ser feitos. As hipóteses utilizadas para explicar o espessamento primário em Zingiberaceae e Costaceae são variadas.

Espera-se, com esse trabalho, que os indícios indicando a origem do espessamento primário baseado nos três meristemas reconhecidos como formadores do corpo primário em “Pteridophytas”, “Gimnospermas” e angiospermas, isto é, procâmbio, meristema fundamental e protoderme. O procâmbio originando feixes caulinares, traços foliares e periciclo com potencial meristemático, meristema fundamental originando córtex, medula e endoderme com potencial meristemático, além de protoderme originando epiderme. À partir de meristemas como endoderme e periciclo e não do chamado meristema de espessamento primário (“PTM”) mais reconhecido pelos anatomistas de todo o mundo atual, mas cuja contradição proposta por Menezes e colaboradores (2005) tem encontrado suporte nos estudos com marcadores moleculares.

Espera-se, também, que o espessamento primário e os tecidos originados deste, não sejam confundidos com espessamento secundário e os tecidos gerados por esse outro meristema, o “MES” (meristema de espessamento secundário).

3.8 Referências Bibliográficas

- ALBUQUERQUE, E. S. B., & L. J. NEVES. 2004. Anatomia foliar de *Alpinia zerumbet* (Pers.) Burt & Smith (Zingiberaceae). *Acta de Botânica Brasileiro* 18: 109-121.
- 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).
- AVERY, J. G. S. 1930. Comparative Anatomy and Morphology of Embryos and Seedlings of Maize, Oats, and Wheat. *Botanical Gazette* 89: 1-39.
- BELL, A. 1980a. The vascular pattern of a rhizomatous ginger (*Alpinia speciosa* L. Zingiberaceae) 2. The rhizome. *Annals of Botany* 46.
- _____. 1980b. The vascular pattern of a rhizomatous ginger (*Alpinia speciosa* L. Zingiberaceae) 1. The aerial axis and its development. *Annals of Botany* 46: 203-212.
- BOX, M. S., & P. J. RUDALL. 2006. Floral structure and ontogeny in *Globba* (Zingiberaceae). *Plant Systematic Evolution* 258: 107-122.
- CHAKRAVERTI, D. N. 1951. The occurrence of fugacious cambium in the rhizome of *Curcuma longa* Linnaeus. *The Philippine Journal of Science*.
- ESAU, K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. 1974. Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- 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.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- KASTERN, H. 1847. Die Vegetationsorgane der Palmen. *Abhandl. kais. Akad. Wiss. Berlin*: 73-236.
- KRAUSS, J. E., & M. ARDUIN. 1997. Manual Básico de métodos em Anatomia Vegetal. EDUR, Rio de Janeiro.
- KRESS, W. J. 1990. The Phylogeny and Classification of Zingiberales. *Annals of Missouri Botanical Garden* 77: 698-721.
- KRESS, W. J., L. M. PRINCE, & K. J. WILLIAMS. 2002. The phylogeny and a new classification of the gingers (ZINGIBERACEAE): evidence from molecular data. *American Journal of Botany* 89: 1682-1696.
- KRESS, W. J., L. M. PRINCE, W. J. HAHN, & E. A. ZIMMER. 2001. Unraveling the Evolutionary Radiation of the Families of the Zingiberales Using Morphological and Molecular Evidence. *Systematic Biology* 50: 926-944.

- KRESS, W. J., A.-Z. LIU, MARK NEWMAN, & Q.-J. LI. 2005. The molecular phylogeny of *Alpinia* (ZINGIBERACEAE): a complex and polyphyletic genus of gingers. *American Journal of Botany* 92: 167-178.
- 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*. Benjamin Cummings, California.
- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de Transusão no Gênero *Vellozia* Vand. . *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L. DE; ELBL, P.; SILVA, C. G. DA; GARCIA, A. A. I.; SASAKI, K. L. M.; FLORES, D. E. F. L.; ALVES, V. F. G. 2008. Pericycle and the endodermis activity on primary thickening in Monocotyledons – Floral scape. *Monocots IV – Copenhagen/Dinamarca*.
- MENEZES, N. L. ; SILVA, Delmira da Costa ; ARRUDA, Rosani Do Carmo de Oliveira ; CARDOSO, Vanessa de Aquino ; PINNA, Gladys Flavia de Albuquerque Melo de ; YOSHITAKE, A. M. A. F. ; CASTRO, Neuza Maria de ; SCATENA, Vera Lúcia ; DIAS, Edna Scremin ; CATTAL, Marina Blanco. 2003. A new interpretation of primary thickening in monocotyledons: meristematic endodermis and pericycle. In: *The Third International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons, 2003, Ontario*. v. 1.
- 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.
- PIZZOLATO, T. D. 2007. Procambial initiation for the vascular system in the aerial shoot of *Costus* (COSTACEAE, ZINGIBERALES). *International Journal of Plant Sciences* 168: 393-413.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT, & S. E. EICHHORN. 1996. *Biologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- REMASHREE, A. B., & I. BALACHANDRAN. 2005. Anatomical and histochemical studies on four species of *Curcuma*. *Phytomorphology* 56: 1-8.
- REMASHREE, A. B., K. K. UNNIKISHNAN, & P. N. RAVINDRAN. 1997. Histological studies on ginger rhizome. *Phytomorphology* 47: 67-75.
- REMASHREE, A. B., K. UNNIKISHNAN, & P. N. RAVINDRAN. 1998. Developmental anatomy of ginger rhizomes - II. Ontogeny of buds, roots and phloem. *Phytomorphology* 48: 155-166.

- RUDALL, P. 1989. Stem Thickening Growth in Bulbous iridaceae. *Botanical Gazette* 150: 132-138.
- _____. 1991. Lateral meristems and Stem Thickening Growth in Monocotyledons. *The Botanical Review* 57: 150-163.
- _____. 1992. Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development. *Cambridge University Press* 2^o edição.
- SANTOS, G. O., & E. A. M. D. SILVA. 1998. Padrão de vascularização do Rizoma de Gengibre (*Zingiber officinale* R). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 41: 344-348.
- SCHLEIDEN, M. J. 1842. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik Leipzig.
- SCHWENDENER, S. 1890. Die mestomscheiden der gramineenblätter. *Preuss. Akad. der Wiss., Phys.-Math* 22: 405-426.
- SILVA, C. G. DA; ELBL, P.; MENEZES, N. L. DE. 2008. Endoderme e periciclo no caule aéreo de monocotiledôneas: COMMELINALES e ZINGIBERALES. 59^o Congresso Nacional- Natal/RN.
- STEVENS, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. In www.mobot.org/MOBOT/research/APweb [ed.], Version 9.
- TOMLINSON, P. B. 1956. Studies in the systematic anatomy of Zingiberaceae. *Journal of Linnean Society* 55: 547-592.
- _____. 1961. Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *Botanical Journal of Linnean Society* 58: 55-78.
- _____. 1962. Phylogeny of Scitamineae-Morphological 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 Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P.B. & M.H. ZIMMERMANN. 2003. Stem vascular architecture in the American climbing palm *Desmoncus* (Arecaceae-Arecoideae-Bactridinae). *Botanical Journal of Linnean Society*. 142: 243- 54.
- VAN TIEGHEM, P., & H. DOULIOT. 1886. Sur la polystélie. *Ann. Sci. nat. Bot.* 7: 275-322.
- XIA, Y.-M., W. J. KRESS, & L. M. PRINCE. 2004. Phylogenetic Analyses of Amomum (Alpinioideae: Zingiberaceae) Using ITS and matK DNA Sequence Data. *Systematic Botany* 29: 334-344.

ZIMMERMANN, M. H., & P. B. TOMLINSON. 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. 4. Folha. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Muitos autores reconhecem que a folha é uma projeção caulinar. Mas, apesar desse reconhecimento sobre a origem desse órgão, poucos autores admitem que existe continuidade entre os tecidos encontrados nesses dois órgãos. Este capítulo tem por objetivo demonstrar que tecidos encontrados no caule, quais sejam endoderme e periciclo, também estão presentes nas folhas de espécies das famílias Zingiberaceae e Costaceae. Apesar de não ter sido possível observar estrias de Caspary envolvendo as unidades vasculares encontradas nas folhas, foi possível observar no limbo foliar em expansão um acúmulo de substâncias fenólicas nesse tecido, facilitando a visualização das células correspondentes à endoderme. O periciclo, formando fibras pericíclicas, também, foi observado e descrito.

Palavras-chave: Endoderme, Periciclo, Folhas, Fibras pericíclicas, Zingiberaceae e Costaceae.

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. 4. Leaf. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

Many authors recognize that the leaf is a projection of stem. But despite this recognition of the origin of this organ, few authors admit that there is continuity between the tissue found in these two organs. This chapter aims to show that tissue found in the stem, which are endodermis and pericycle, are also present in the leaves of species of Zingiberaceae and Costaceae families. Although not possible to observe strips of Caspary involving the vascular unit found in the leaves, could be observed in leaf expansion an accumulation of phenolic substances in tissue, facilitating the visualization of the cells corresponding to the endodermis. The pericycle, forming pericycle fibers was also observed and described.

Keywords: Endodermis, Pericycle, Leaves, Pericycle fibers, Zingiberaceae e Costaceae.

4 FOLHA

4.1 Introdução

Apesar de muitos autores possuírem o conhecimento de que, no sistema caulinar, a folha é uma projeção, pouco é dito da continuidade dos tecidos presentes entre esses dois órgãos. A presença de endoderme em folhas é cogitada por poucos autores, como se verá adiante, e a presença de periciclo e tecidos de origem pericíclica é ainda menos discutida e considerada.

A endoderme foliar foi estudada por Trapp (1933) na família Plantaginaceae, mas sua presença foi detectada em outras famílias como Myrtaceae, Onagraceae e Rosaceae, todas essas famílias pertencendo ao agrupamento antigamente denominado de “dicotiledôneas”. No clado das monocotiledôneas, a endoderme foliar foi encontrada, segundo o mesmo autor em Bromeliaceae, Orchidaceae e Gramineae.

Apesar do pouco reconhecimento de endoderme e periciclo no clado das Fanerógamas, fora dele, no antigo grupo das “Filicíneas” e entre as “Gimnospermas” a endoderme é um tecido amplamente reconhecido. Priestley & Radcliffe (1924), em seu trabalho com “Filicíneas”, demonstram que a endoderme está presente desde o estágio jovem das plantas analisadas e que, assim como a raiz estudada por um dos autores (Priestley & North, 1922), a endoderme dessas plantas pode apresentar os diferentes estágios de desenvolvimento estabelecidos por Kroemer (ver detalhamento no capítulo 2). Wu et al. (2005) encontraram estrias de Caspary na endoderme de folhas desenvolvidas e maduras de *Pinus bungeana* (“Gimnosperma”), mas, assim como Priestley & Radcliffe (1924), não fazem referência a presença de periciclo. Avery (1930), apesar de descrever endoderme e periciclo no caule e na raiz, na folha apenas

descreve a presença de uma bainha com cloroplastos ao redor dos feixes vasculares. Esse tecido, descrito como bainha por esse autor, segundo Menezes et al. (2003), é a endoderme assim como a bainha amilífera que se observa no caule é uma endoderme (Van Fleet, 1961; Esau, 1965; Fahn, 1974; Mauseth, 1988).

Em seu trabalho de revisão Lersten (1997) relata a ocorrência de endoderme com estrias de Caspary em caule e folha de pteridófitas, gimnospermas e angiospermas. Em Cyperaceae, os autores são unânimes em afirmar que a endoderme em geral é formada por células com paredes espessas, constituindo o mestoma (Schwendener, 1890)

Estudando a saída do traço foliar em Velloziaceae, Menezes (1971) verificou que a bainha do feixe, presente na folha, é endodérmica. A mesma autora verificou que em Barbacenoideae esta bainha também se espessa e também a denominou de bainha de mestoma como em Cyperaceae, (Menezes, 1975), sendo o feixe vascular envolvido por uma bainha dupla, a externa parenquimática.

Por outro lado, Warden (1935), trabalhando com *Senecio vulgaris* (Asteraceae), acredita que, ao emergirem do estelo, os traços foliares perdem a endoderme. As espécies estudadas por ele não apresentam qualquer vestígio de endoderme ou bainha nos feixes das folhas, mas o autor acredita que uma endoderme secundária, isto é, formada posteriormente pode existir nessas plantas, mas não explica como poderia ser originado esse novo tecido.

Sanglet (1928 *apud* Van Fleet 1942) descreve a presença de um complexo de oxidases, relacionado a deposição de suberina, no mestoma (endoderme foliar espessada) em folhas de *Ilex*, e Van Fleet (1942) realizou observações em monocotiledôneas, constatando a presença do mesmo complexo, e também, que a presença desse complexo em folha poderia indicar uma relação entre a função da endoderme e o

desenvolvimento dos tecidos circundantes a essa camada. Schwendener (1890) já relata a presença de bainhas mestomáticas em Gramíneas. Para este autor, era importante se certificar se o que está sendo chamado de mestoma por diferentes autores era mesmo a endoderme com células espessadas, chamando a atenção para o fato de alguns outros autores confundirem periciclo espessado com mestoma.

Dickison e Weitzman (1996), em estudos realizados com espécies da família Bonnetiaceae, verificaram que cada feixe vascular do pecíolo e da lâmina foliar possuíam endoderme com estrias de Caspary ou células que apresentavam pigmentação escura. Os autores, ainda, salientam que o pouco uso do termo endoderme para a bainha encontrada em torno dos feixes das folhas é devido ao fato de não se encontrar, em todas as espécies analisadas, estrias de Caspary nas paredes celulares ou de se encontrar apenas vestígios dessa especialização em poucas células. Bona (1999) não percebeu estar diante de uma endoderme em *Bacopa* (Solanaceae) porque observou estrias de Caspary em poucas células da bainha do feixe da folha, não em todas.

A presença de uma bainha do feixe em folhas de *Cryptochloa capillata*, *Raddia brasilienses*, e *Pharus lappulaceus* (Poaceae) como a camada mais interna ao mesofilo é reconhecida por Vieira et al. (2002), como sendo a endoderme.

Beiguelmann (1962) demonstra a presença de endoderme nos feixes de folhas de plantas do cerrado, em geral, com cristais. O autor denomina essas células de células cristáricas. Silva (2000) demonstra a endoderme com atividade meristemática no traço foliar em espécies de *Lagenocarpus* (Cyperaceae).

Menezes et al. (2005) descreveram e discutiram a presença de endoderme com atividade meristemática em traços de folhas de *Cyperus papyrus* e em folhas de *Echinodorus paniculatus*.

Com relação ao periciclo, Beiguelmann (1962) verificou que esse tecido no feixe da folha, forma fibras que penetram no mesofilo tanto em *Erythroxylum* como em *Anona* e Sajo (Sajo & Bieras, 2004), trabalhando com *Erythroxylum* não perceberam esta característica, embora refiram-se às fibras pericíclicas. Menezes (1971; 1975) demonstra que nos feixes vasculares da folha, o periciclo apresenta-se plurisseriado e com células espessadas constituindo as fibras pericíclicas. Menezes et al. (2003) demonstram o periciclo presente como fibras (fibras pericíclicas) em várias espécies de angiospermas (monocotiledôneas e “dicotiledôneas), o periciclo parenquimático em “Pteridófitas”, constituindo a bainha Kranz em Cyperaceae e formando as traqueídes de transfusão em “Gimnospermas”.

Altamura et al. (1998) é um dos poucos autores a descrever a presença de periciclo em folhas. O autor, trabalhando com tabaco (*Nicotiana tabacum* – Solanaceae), evidenciou a presença de periciclo nas folhas dessa espécie. O autor salienta que as paredes das células pericíclicas, quando estimuladas por Oligogalacturonano (um tipo de polissacarídeo pectico), espessam-se.

A endoderme, apesar de pouco reconhecida como sendo um tecido presente no entorno dos feixes encontrados nas folhas, ainda assim, possui muito mais relatos e documentação da sua existência nesse órgão. Já o periciclo apresenta poucos relatos sobre sua presença e, ainda menos documentação sobre as especializações celulares que esse tecido pode apresentar. Uma das razões da pouca divulgação e reconhecimento desse tecido pode ser a dificuldade de identificá-lo.

4.2 Objetivo

O objetivo desse trabalho é, não apenas identificar, mas também descrever a presença dos tecidos endoderme e periciclo em espécies de Zingiberaceae e Costaceae, assim como, identificar a presença de qualquer indício de atividade meristemática que possa ter sido originada nesses tecidos.

4.3 Materiais e Métodos

A tabela 4.1 mostra as espécies que fazem parte do trabalho e seus respectivos pontos de coleta.

Tabela 4.1 - Espécies e pontos de coleta

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

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 incluídas em parafina, possibilitando o corte em micrótomo rotativo. Os materiais 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.

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 o exame da autofluorescência do material.

No caso de *Renalmia 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%.

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).

4.4 Resultados

Os testes com Sudan IV não mostraram diferenças significativas para caracterização da endoderme.

Nas folhas das espécies de, com exceção de *Alpinia purpurata* (Fig. 4.37), todas as outras espécies apresentam uma nervura mediana composta por várias unidades vasculares (Fig. 4.1, Fig. 4.15, Fig. 4.19, Fig. 4.23, Fig. 4.27, Fig. 4.31).

Alpinia zerumbet apresenta uma hipoderme muito desenvolvida na nervura central (Fig. 4.3) da folha. Foi possível visualizar nos feixes foliares maduros dessa espécie duas calotas de fibras de origem pericíclica: uma mais desenvolvida localizada na face abaxial e outra, menos desenvolvida, localizada na face adaxial (Fig. 4.4 e Fig. 4.6). Em feixes foliares jovens foi possível observar a presença de periciclo ainda não espessado e o início da formação da calota de fibras encontrada na face abaxial, assim como, também, a endoderme formando uma bainha em torno das unidades vasculares (Fig. 4.5). Ao seccionar o ápice foliar com limbo foliar em expansão (Fig. 4.7 à 4.11), foi possível notar em algumas células a deposição de um flavonóide que, provavelmente é antocianina. A deposição dessa substância é facilmente notada em torno das unidades vasculares, especificamente, na camada de células que corresponde à endoderme. Pode-se notar, também, nessa espécie que, o traço foliar presente no rizoma apresenta uma grande quantidade de fibras de origem procambial formando um anel em torno do feixe (Fig. 4.12).

Em *Hedychium coronarium*, nota-se que no limbo foliar em expansão, as células de origem pericíclica que formarão as fibras pericíclicas já estão presentes em torno da unidade vascular, mas sem espessamento secundário das paredes celulares (Fig. 4.13 e Fig. 4.14). Nessa espécie, é possível notar, assim como em *A. zerumbet*, a presença de

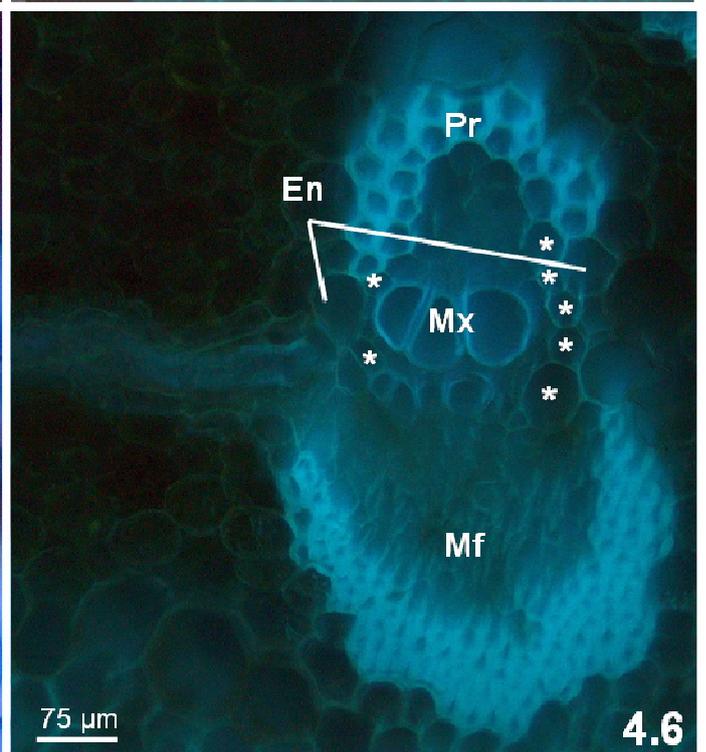
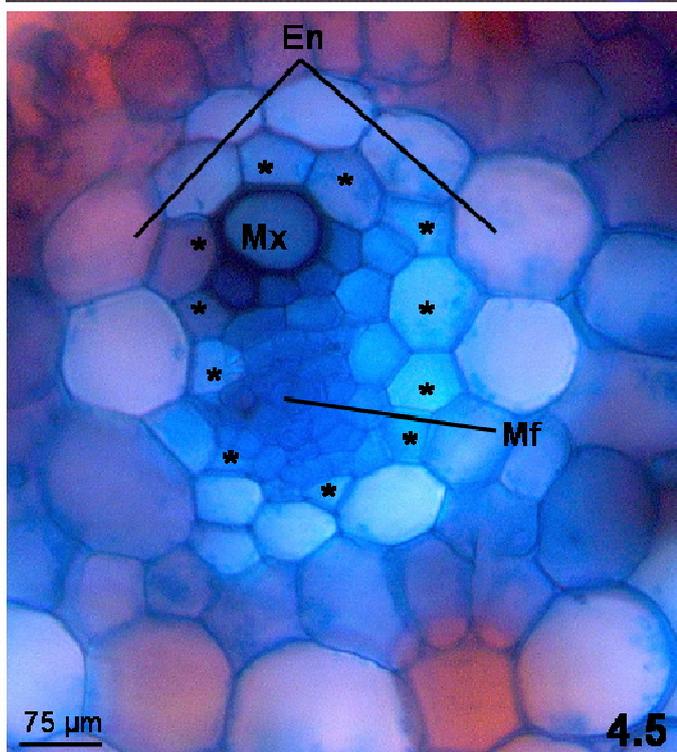
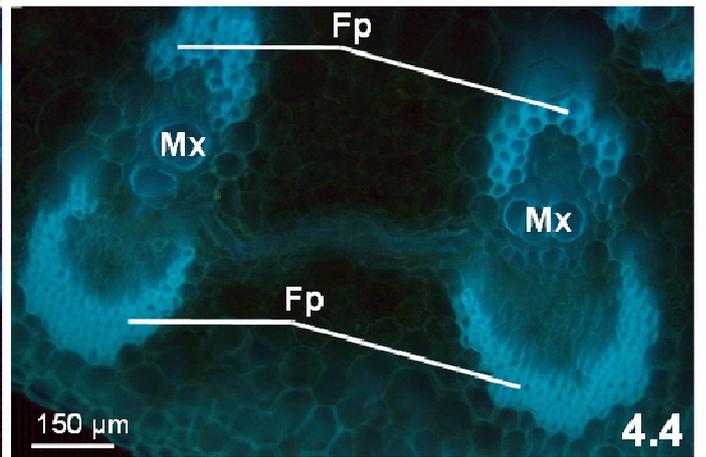
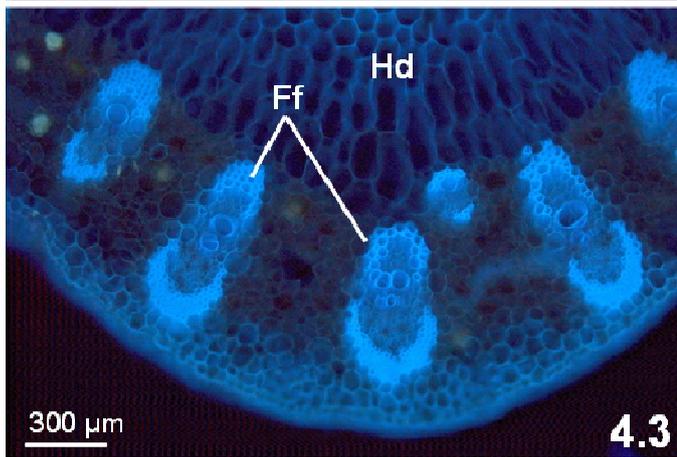
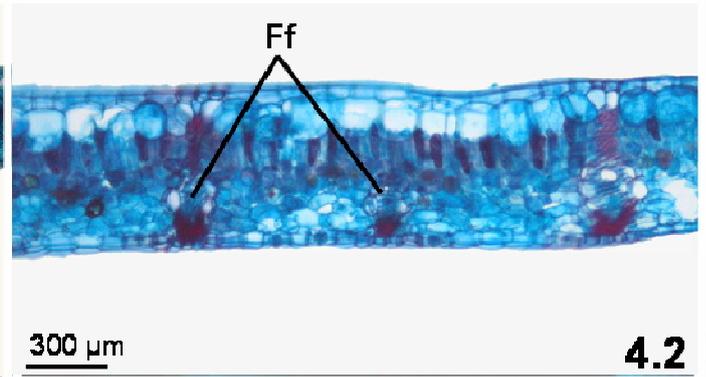
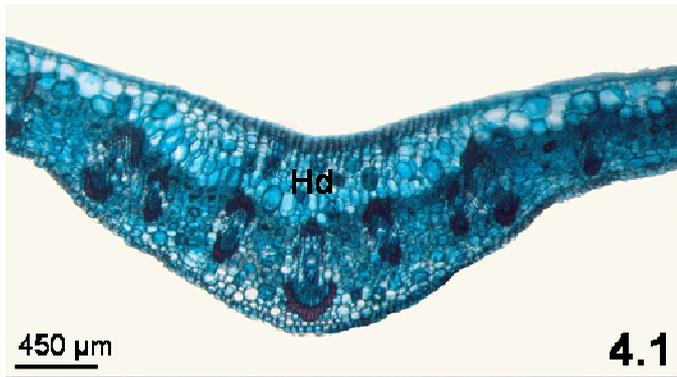
duas calotas de fibras pericíclicas, sendo que a encontrada na face abaxial é a mais desenvolvida. As células da endoderme são parenquimáticas, não apresentando nenhum tipo de caracterização morfológico (Fig. 4.16 à Fig. 4.18).

Assim como *A. zerumbet*, *Afromomum sp*, *Renalmia petasites*, *Zingiber officinale* e *Curcuma zedoaria* apresentam hipoderme muito desenvolvida na nervura mediana (respectivamente, Fig. 4.19, Fig. 4.23, Fig. 4.27 e Fig. 4.28, Fig. 4.31 à Fig. 4.33) da folha. Foi possível visualizar nas unidades vasculares maduras dessas mesmas espécies, assim como em *A. zerumbet*, duas calotas de fibras de origem pericíclica: uma mais desenvolvida localizada na face abaxial e outra, menos desenvolvida, localizada na face adaxial (respectivamente, Fig. 4.20 e Fig. 4.21, Fig. 4.25 e Fig. 4.26, Fig. 4.28 à Fig. 4.30, Fig. 4.33 à Fig. 4.36).

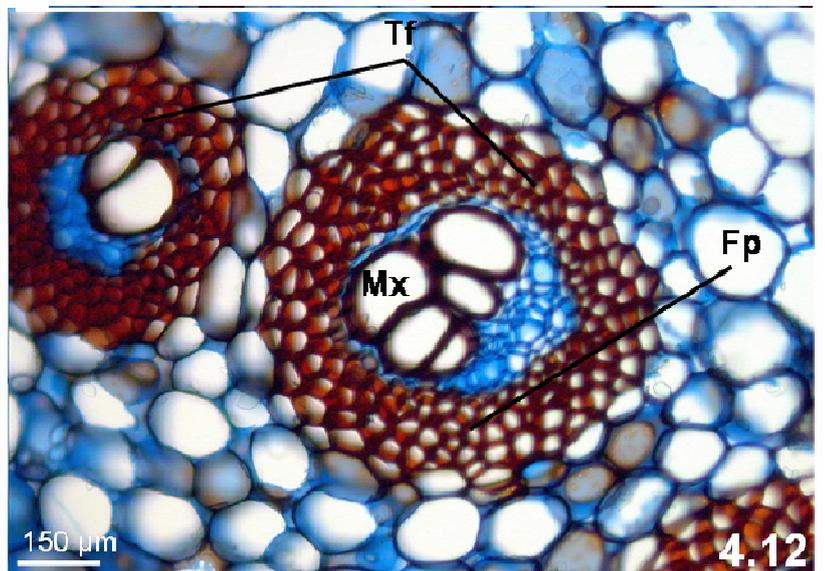
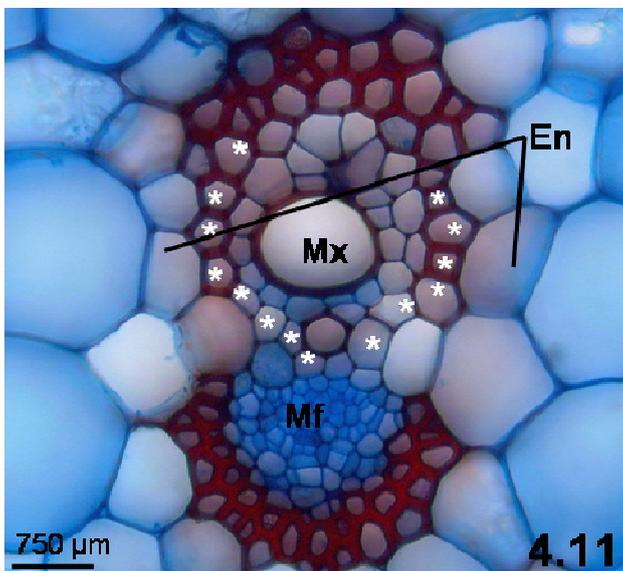
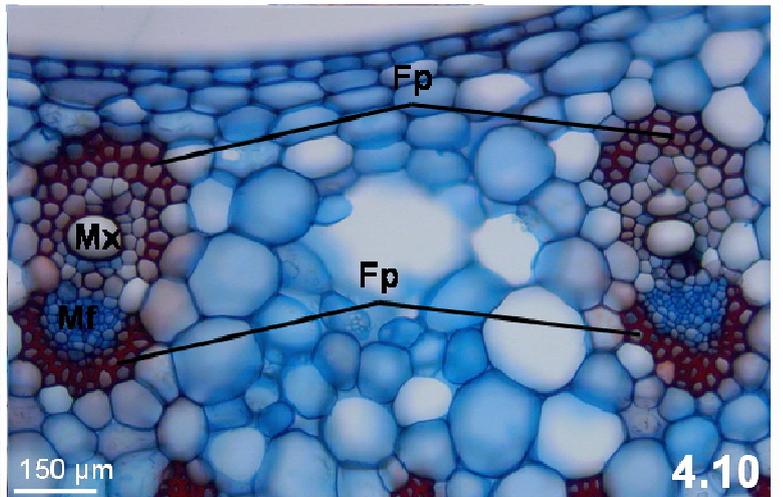
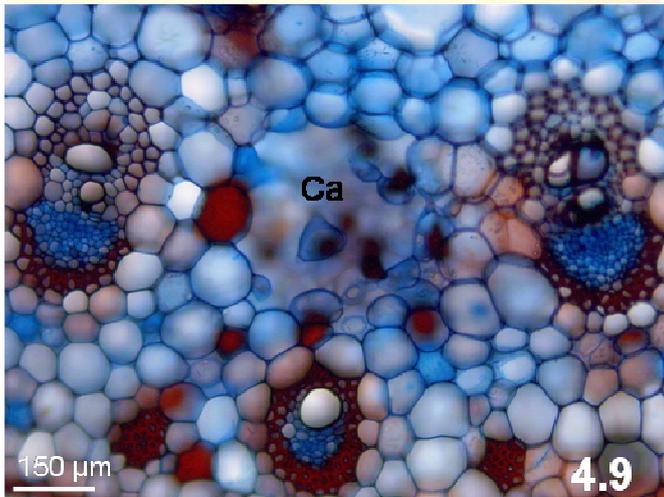
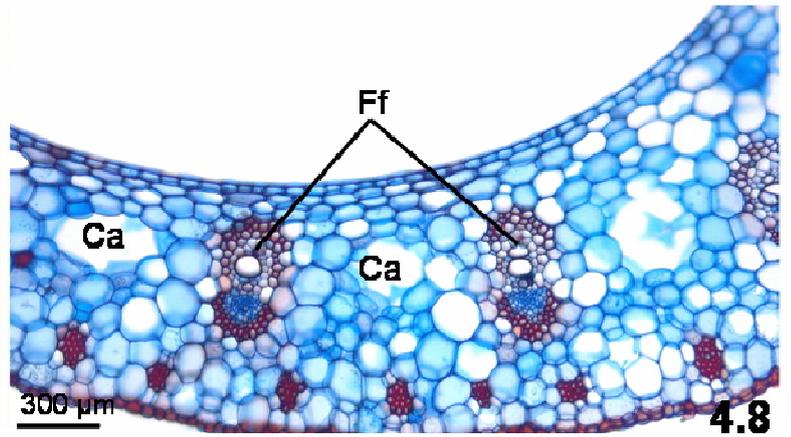
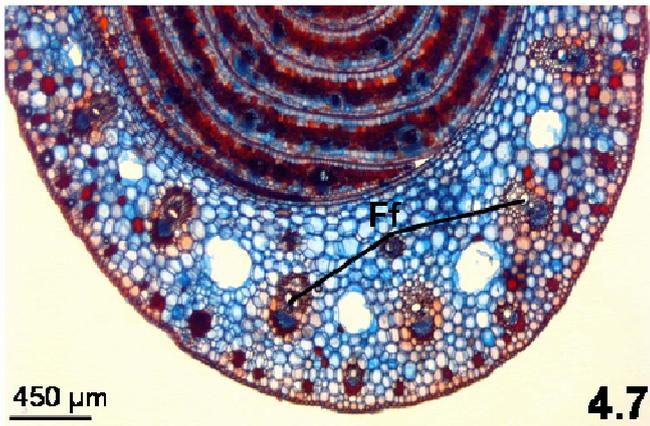
Alpinia purpurata apresenta uma nervura mediana caracterizada pela presença de um feixe foliar apenas (Fig. 4.37). As calotas de fibras pericíclicas não apresentam grande diferença de desenvolvimento quando comparadas as localizadas na região abaxial e com a localizada na região adaxial (Fig. 4.37 à Fig. 4.40). No rizoma dessa espécie, assim como nesse órgão das outras espécies de Zingiberaceae analisadas, o traço foliar apresenta-se completamente envolto por fibras de origem procambial (Fig. 4.41).

No caso da espécie *Costus spiralis*, único exemplar analisado da família Costaceae, a nervura mediana apresenta apenas uma unidade vascular e, nessa região, foram encontrados tricomas na face abaxial (Fig. 4.42 e Fig. 4.43). Assim como nas espécies da família Zingiberaceae, a calota de fibras junto ao feixe foliar presente na face abaxial apresentou-se mais desenvolvida do que a encontrada na face adaxial (Fig. 4.44 à Fig. 4.46). Na nervura ainda jovem, é possível observar a presença da endoderme parenquimática, formando um anel incompleto ao redor da

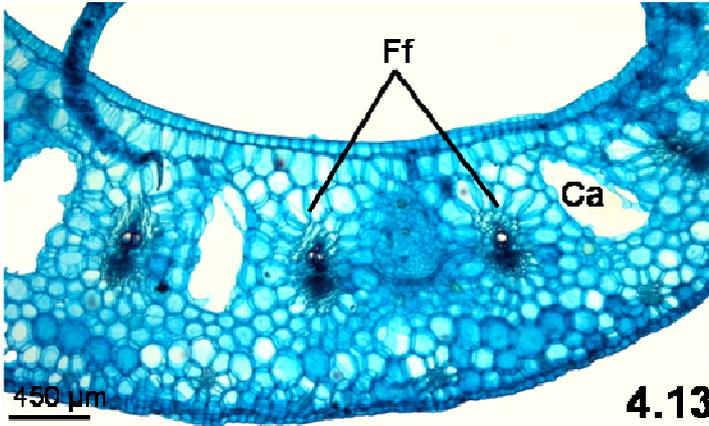
unidade vascular e do periciclo com as paredes recém espessadas (Fig. 4.47).



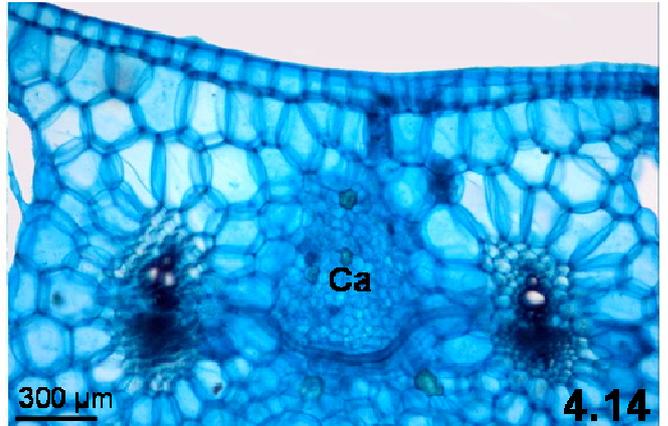
Figuras 4.1 – 4.6. Secções transversais da folha de *Alpinia zerumbet*. **Fig. 4.1.** Visão geral da região da nervura mediana. **Fig. 4.2.** Visão geral do limbo foliar. **Fig. 4.3 e 4.4.** Feixes desenvolvidos, evidenciando a presença de calotas de fibras de origem pericíclica (**Fp**). **Fig. 4.5.** Feixe jovem com endoderme parenquimática (**En**) e periciclo ainda sem espessamento (células marcadas com asterisco). **Fig. 4.6.** Detalhe de uma unidade vascular, evidenciando a presença de periciclo ainda parenquimático. Ff:unidade vascular, Hd:hipoderme, Mf:metafloema e Mx:metaxilema.



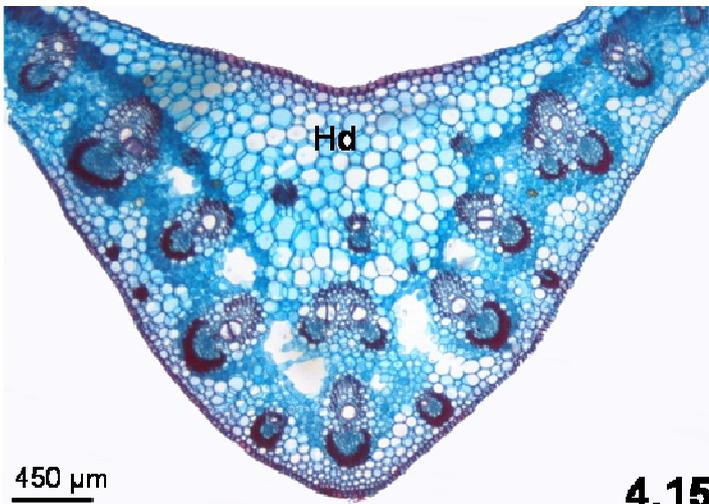
Figuras 4.7 – 4.12. *Alpinia zerumbet*. **Fig. 4.7 à 4.11.** Secções transversais de limbo foliar em expansão, evidenciando limbo foliar com deposição de antocianinas nas células da endoderme (**En**). **Fig. 4.12.** Secção transversal de rizoma evidenciando a presença de traços foliares (**Tf**) envolvidos por fibras (**Fp**) no córtex. Ca:canais de ar, Ff: unidade vascular, Hd: hipoderme, Mx: metaxilema. Os asteriscos marcam células do periciclo espessadas e algumas parenquimáticas.



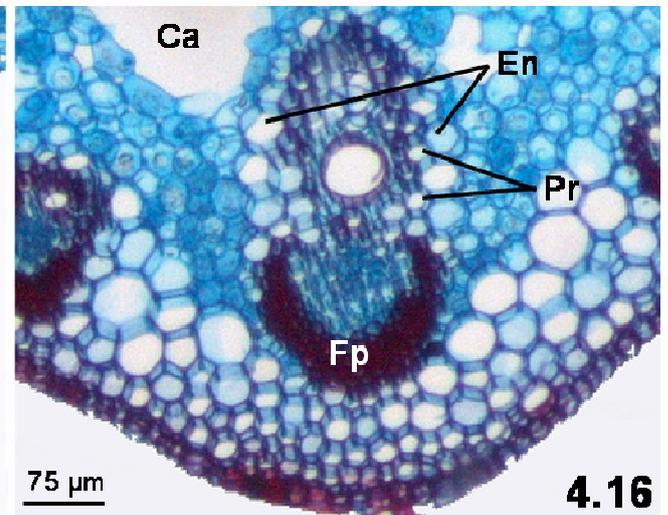
4.13



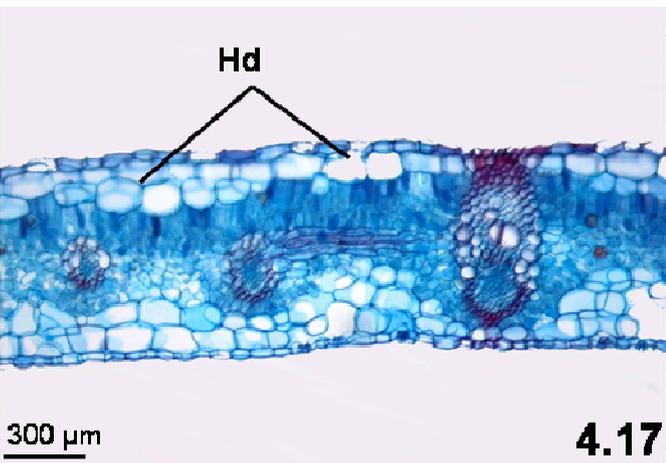
4.14



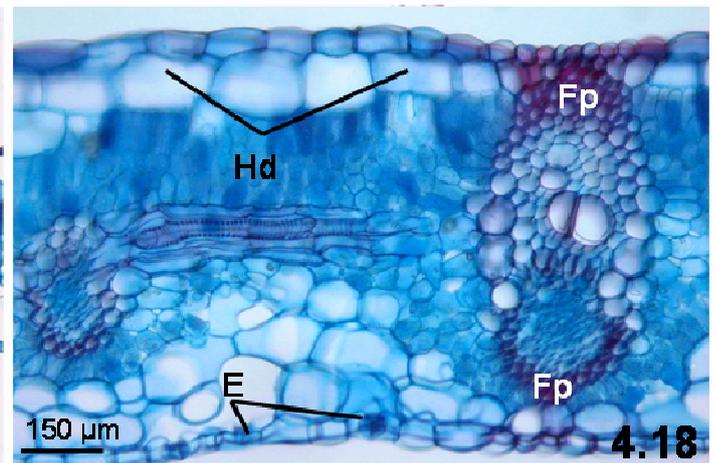
4.15



4.16

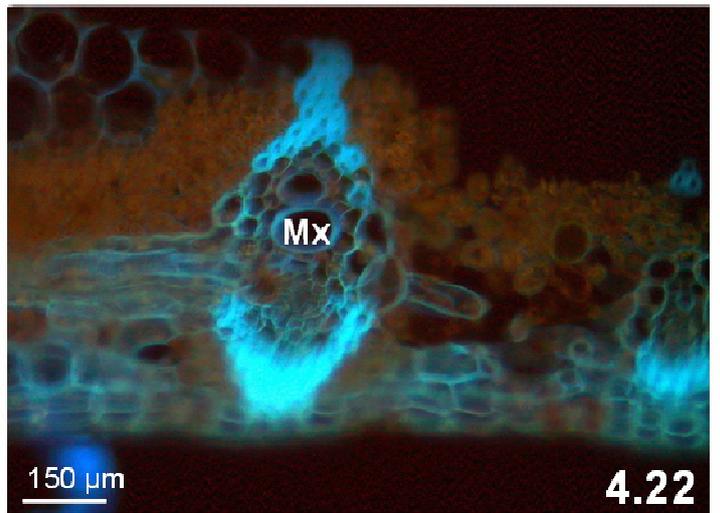
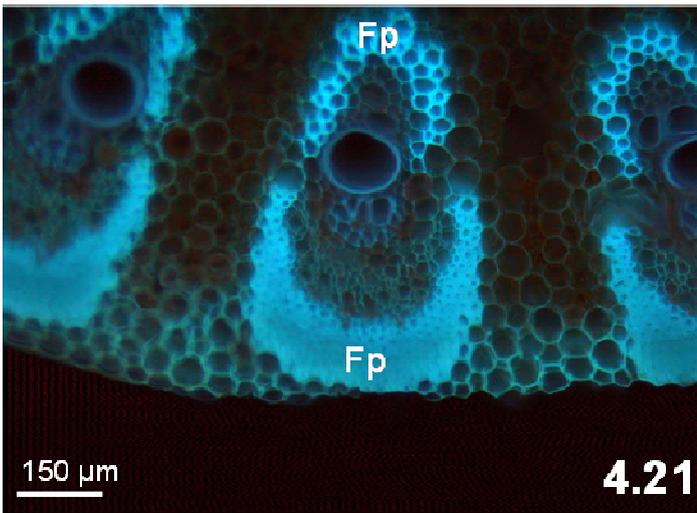
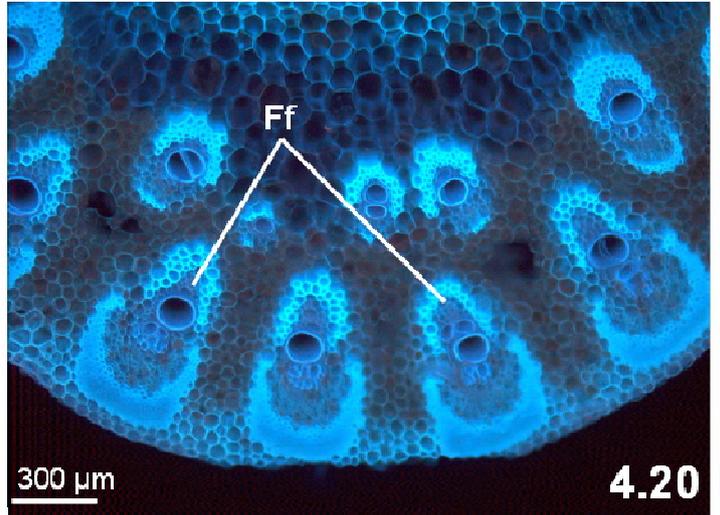
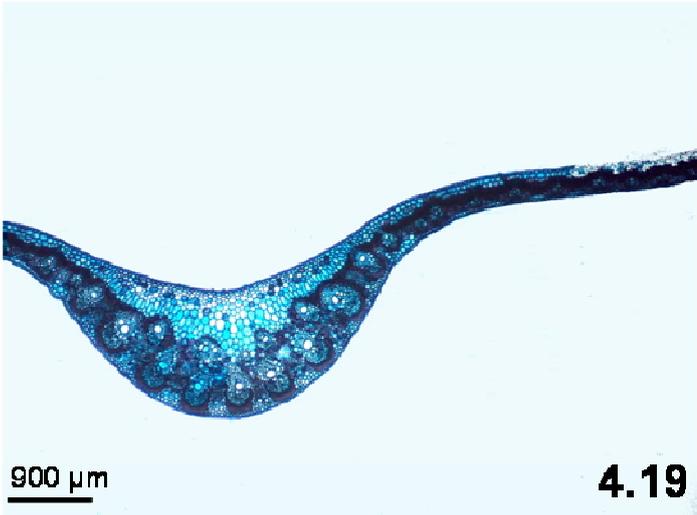


4.17

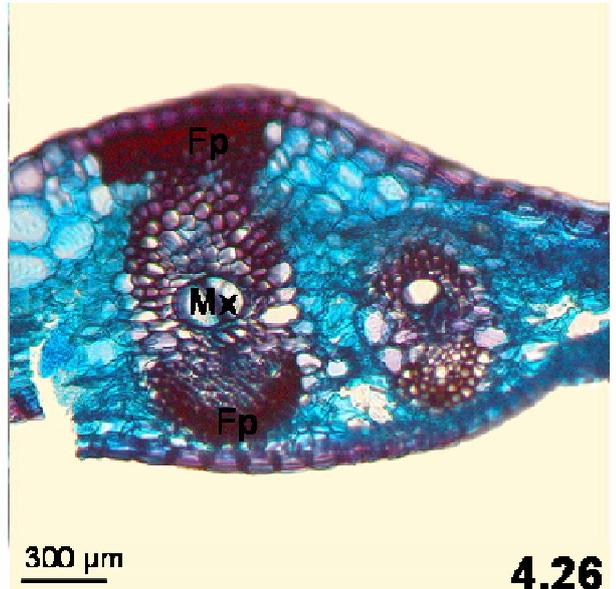
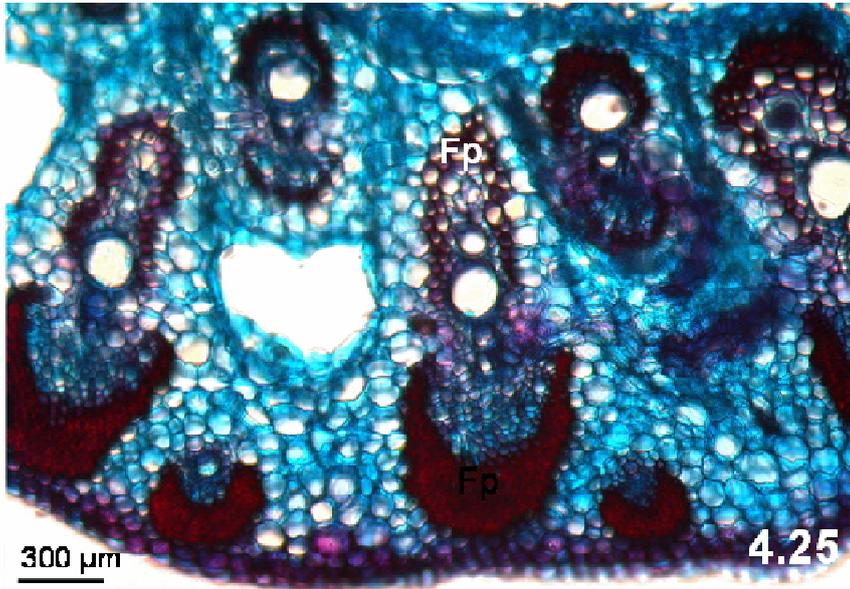
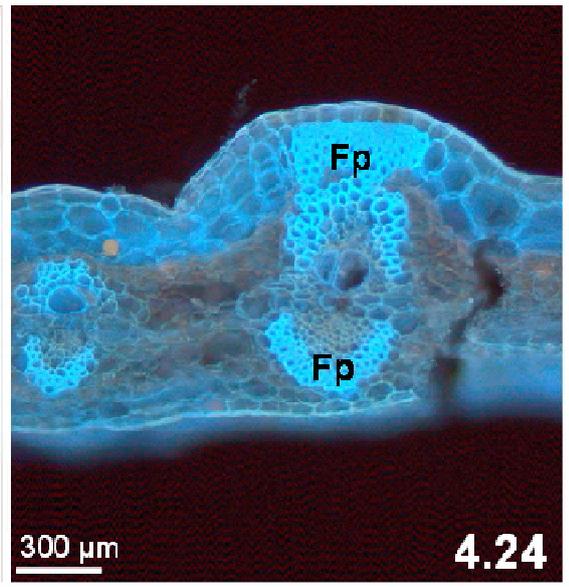
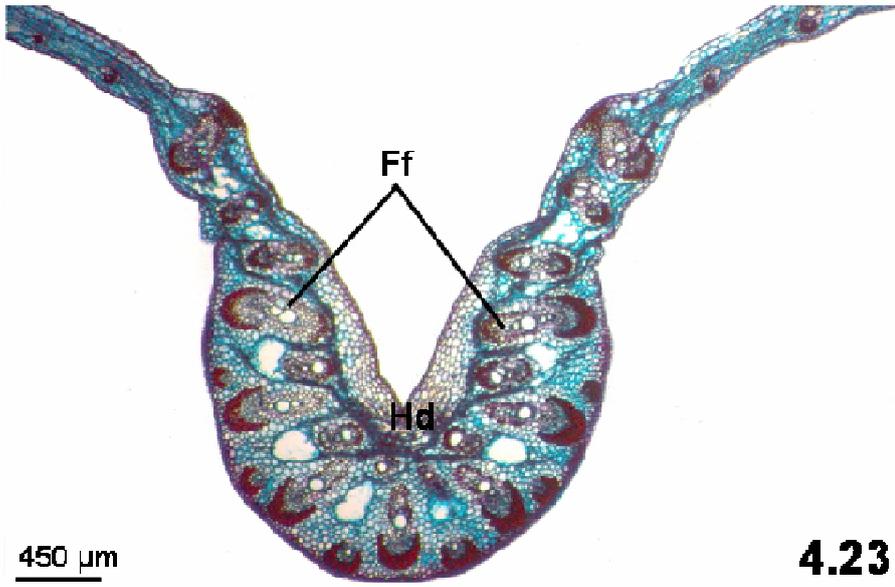


4.18

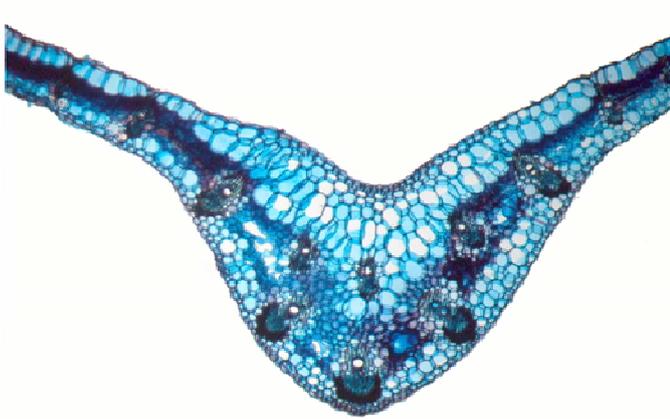
Figuras 4.13 – 4.18. Secções transversais de folha de *Hedychium coronarium*. **Fig. 4.13 e 4.14.** Bainha da folha ressaltando canais de ar (**Ca**), uma delas (**Fig. 4.14**) apresentando um diafragma de parênquima clorofiliano e ausência de espessamentos em torno das unidades vasculares (**Ff**). **Fig. 4.15 à 4.18.** Secções da região mediana da lâmina foliar. **Fig. 4.15 e 4.16.** Nervura mediana ressaltando fibras de origem pericíclica (**Fp**) formando uma calota na face abaxial do feixe. **Fig. 4.17 e 4.18.** Feixes laterais com fibras pericíclicas menos desenvolvidas; destaca-se uma endoderme parenquimática. Hd:hipoderme.



Figuras 4.19 – 4.22. Secções transversais da folha de *Afromomum sp.* **Fig. 4.19 e 4.20.** Visão geral da região da nervura central. **Fig. 4.21 e 4.22.** Autoflorescência. Feixes desenvolvidos, evidenciando a presença de calotas de fibras de origem pericíclica (**Fp**). Ff:unidades vasculares; Mx:metaxilema.

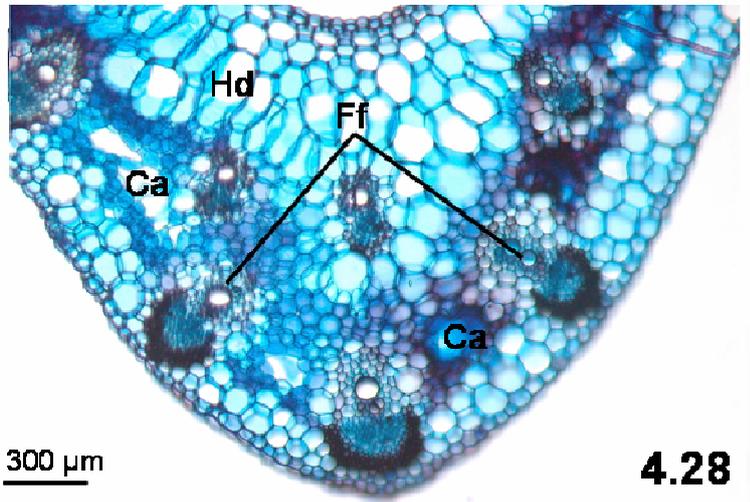


Figuras 4.23 – 4.26. Secções transversais da folha de *Renealmia petasites*.
Fig. 4.23. Visão geral da região da nervura mediana. **Fig. 4.24 à 4.26.** Feixes desenvolvidos, evidenciando a presença de calotas de fibras de origem pericíclica (**Fp**). Ff: unidade vascular, Hd: hipoderme e Mx: metaxilema.



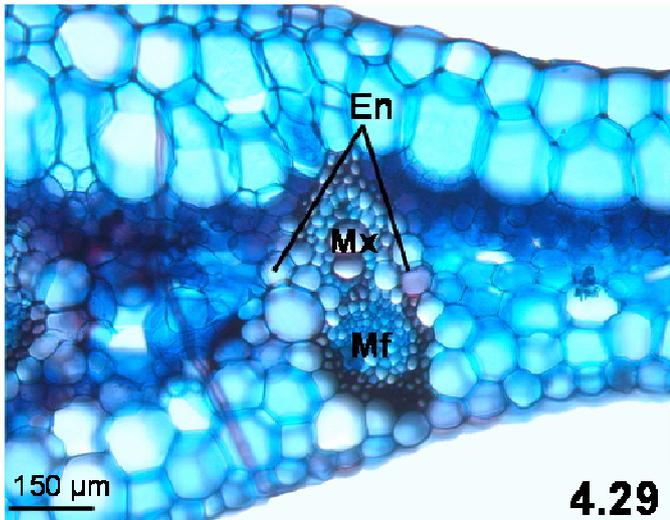
450 μ m

4.27



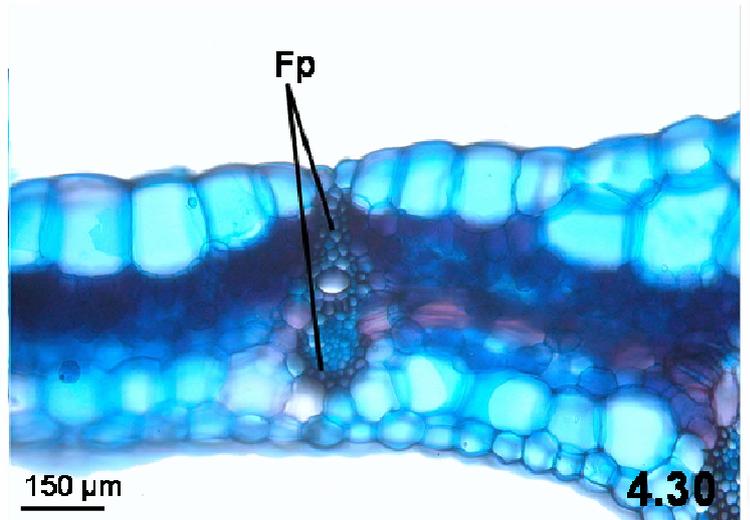
300 μ m

4.28



150 μ m

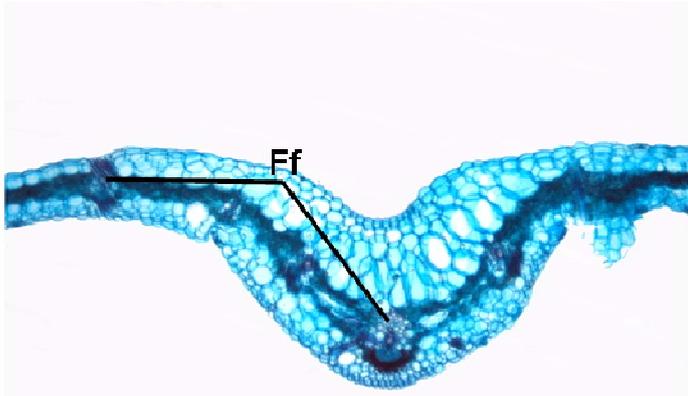
4.29



150 μ m

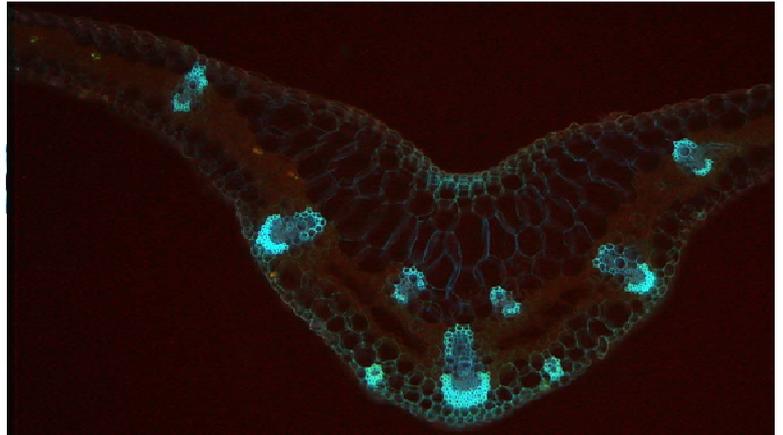
4.30

Figuras 4.27 – 4.30. Secções transversais da folha de *Zingiber officinale*. **Fig. 4.27 e 4.28.** Visão geral da região da nervura central, com detalhes que evidenciam a presença de calotas de fibras de origem pericíclica (**Fp**). **Fig. 4.29 e 4.30.** Detalhes das unidades vasculares (**Ff**) desenvolvidas na folha, evidenciando endoderme (**En**). Ca: canais de ar; Hd: hipoderme, Mf: metafloema e Mx: metaxilema.



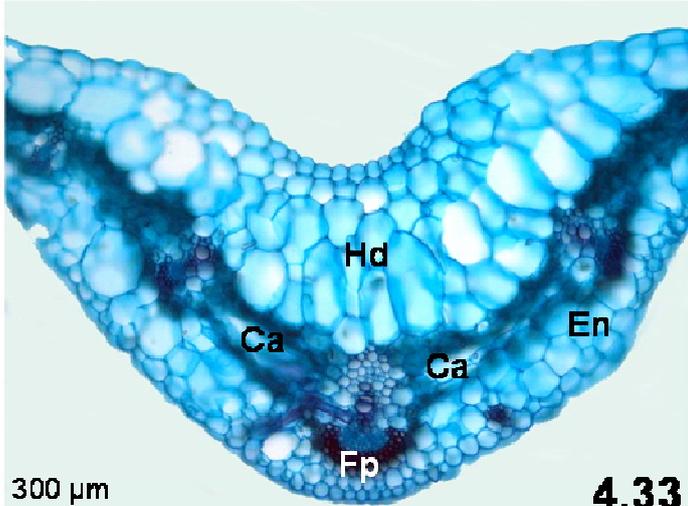
450 μ m

4.31



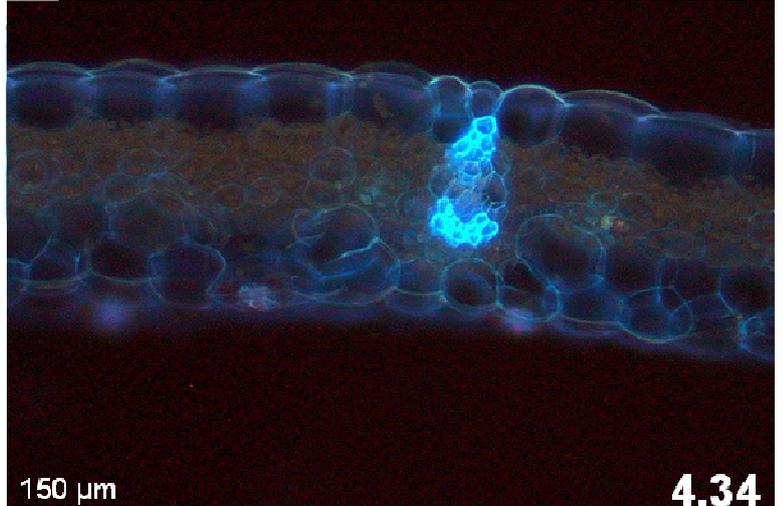
300 μ m

4.32



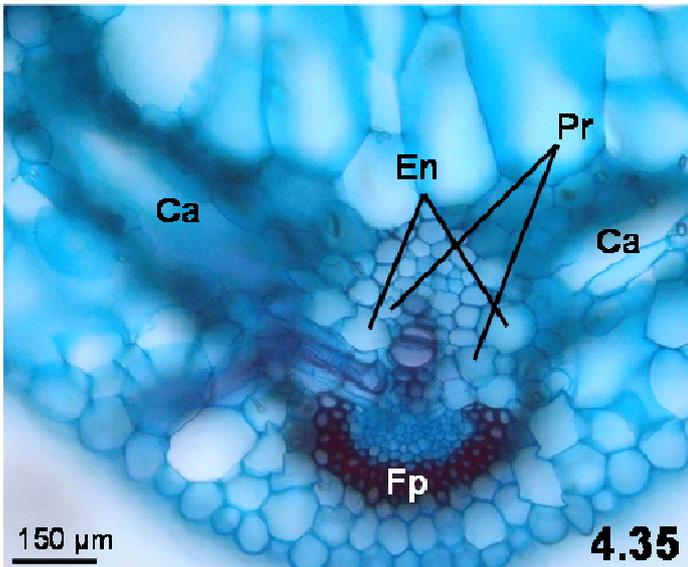
300 μ m

4.33



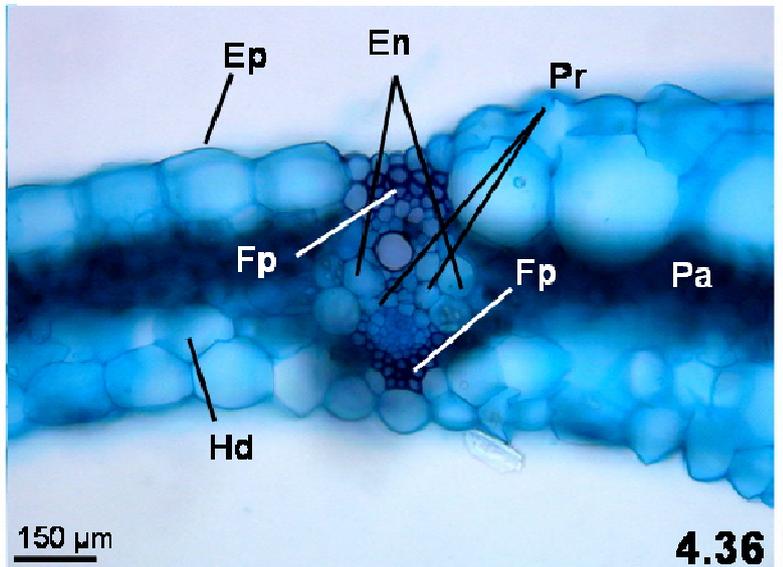
150 μ m

4.34



150 μ m

4.35



150 μ m

4.36

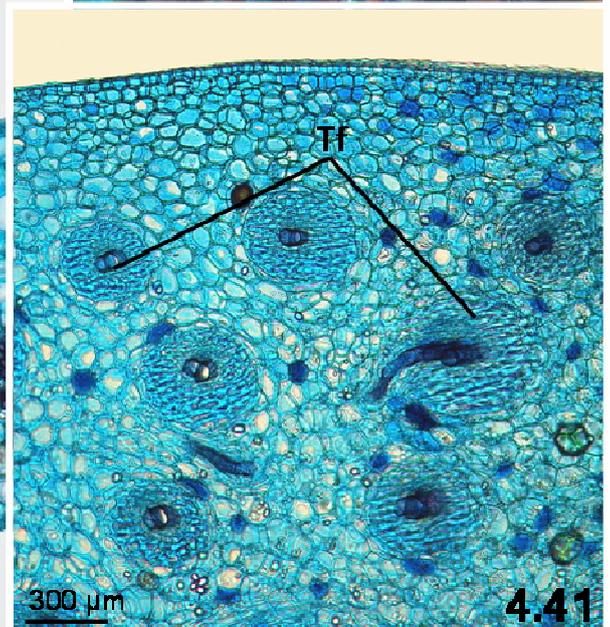
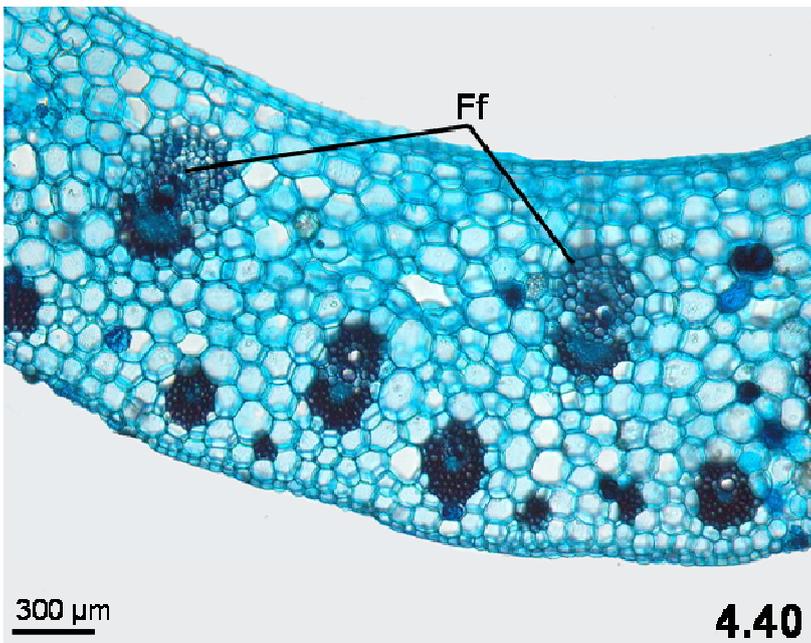
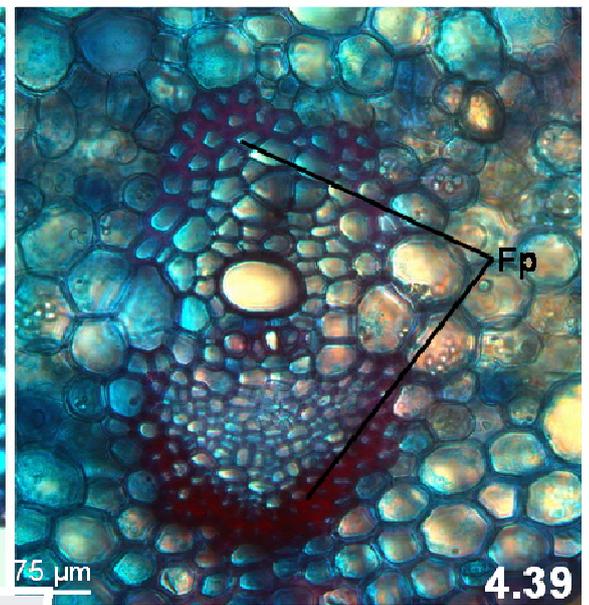
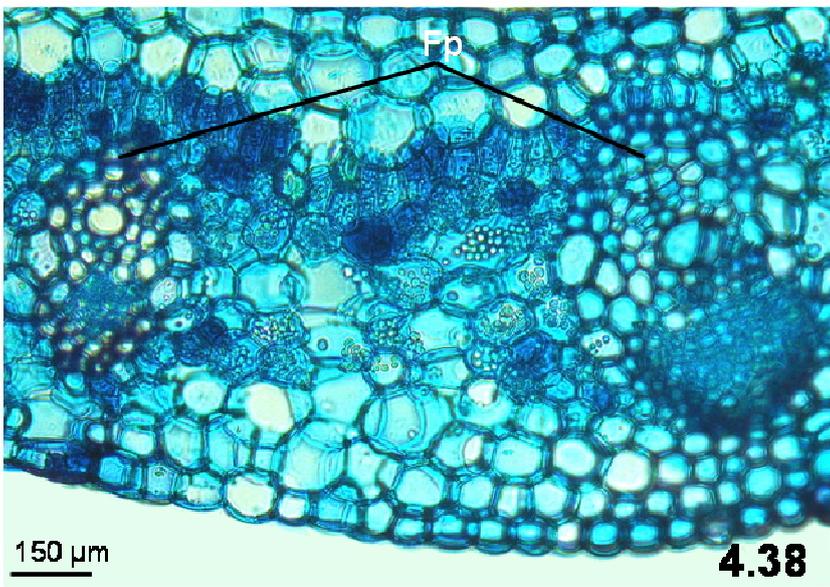
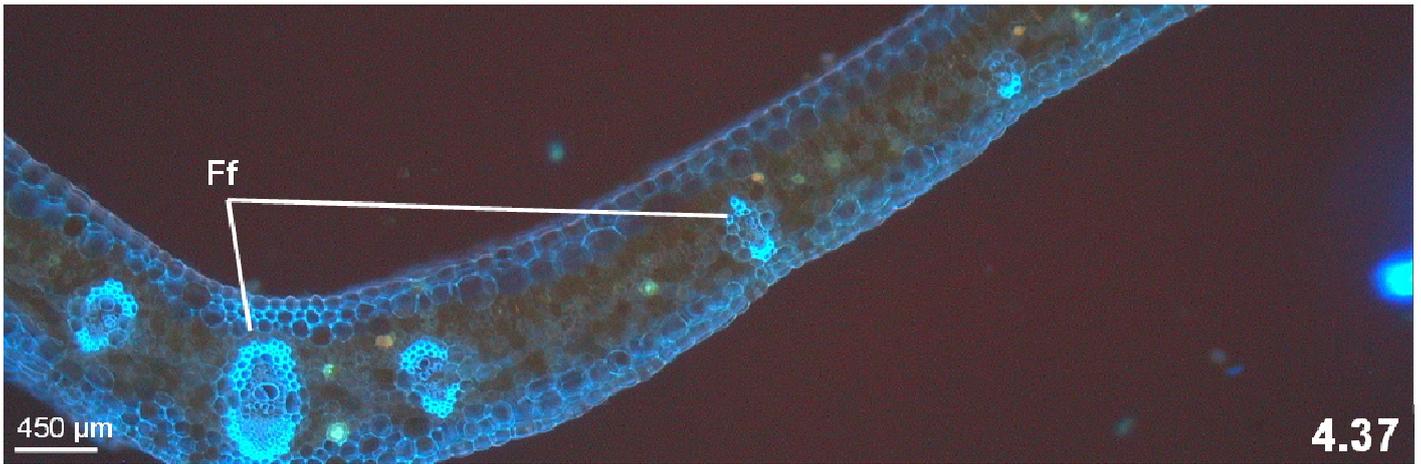
Figuras 4.31 – 4.36. Secções transversais da folha de *Curcuma zedoaria*.

Fig. 4.31 à 4.33. Visão geral da região da nervura central, com detalhes que evidenciam a presença de calotas de fibras de origem pericíclica (**Fp**). **Fig.**

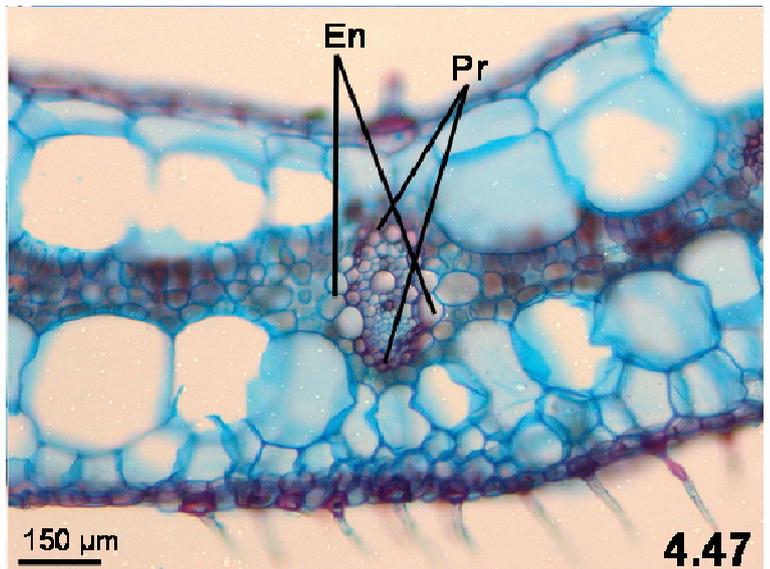
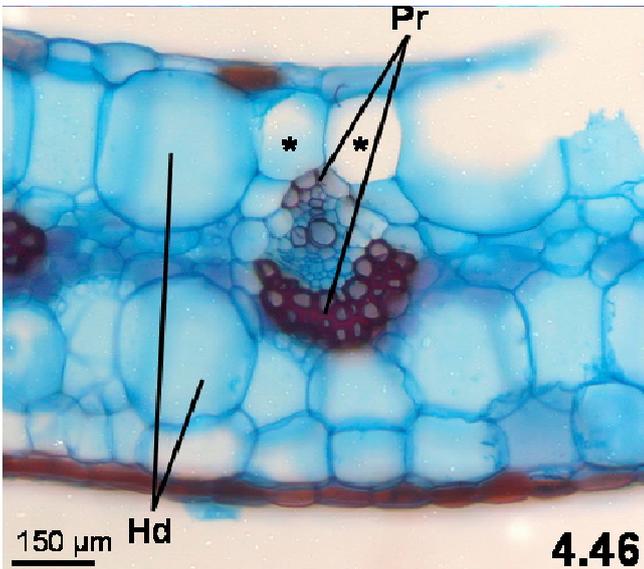
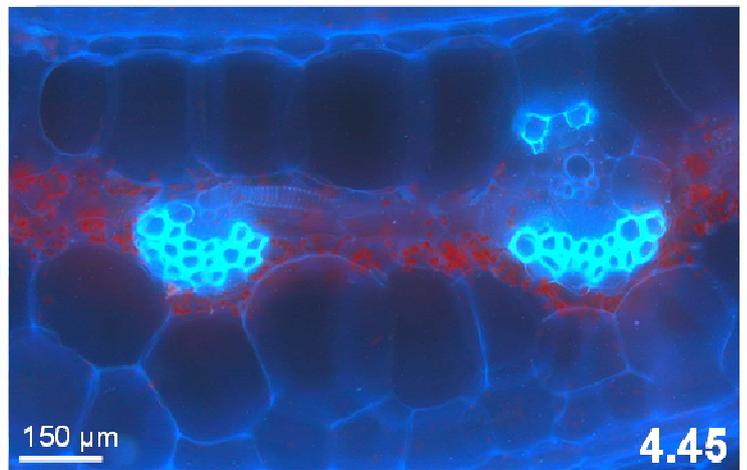
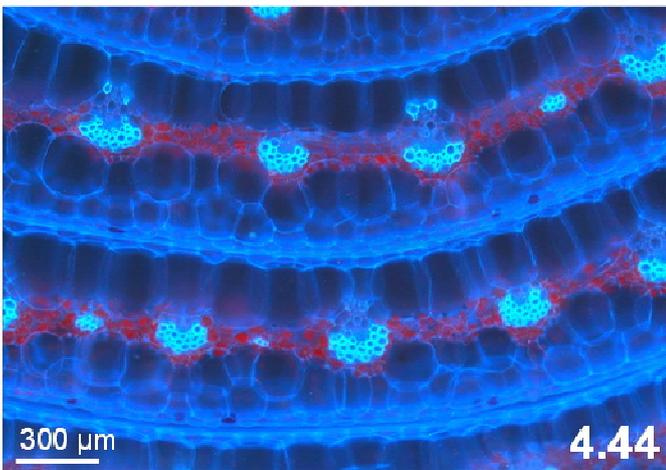
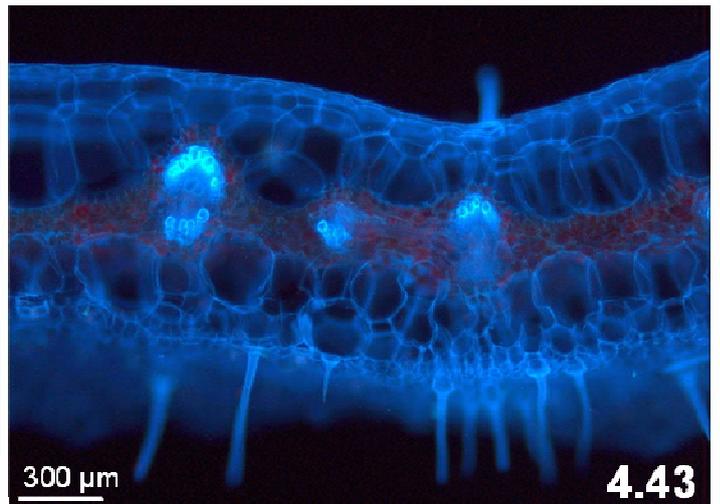
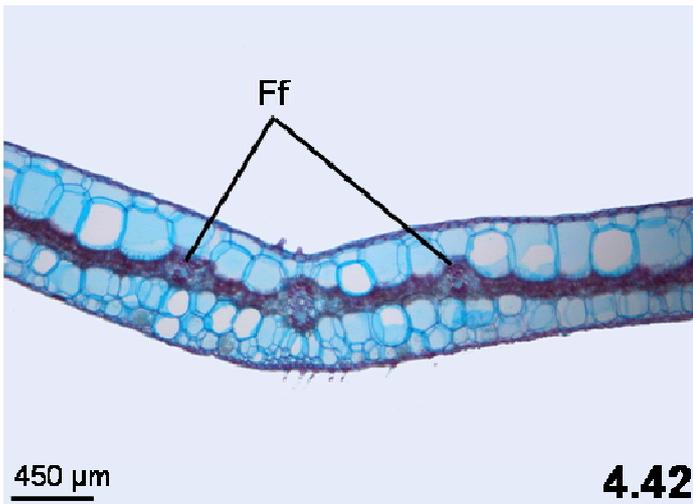
4.34. Unidades vasculares desenvolvidas da lâmina foliar com calotas de fibras evidentes. **Fig. 4.35 e 4.36.** Detalhe de unidade vascular (**Ff**)

desenvolvida da folha, evidenciando endoderme (**En**) e periciclo (**Pr**) parenquimáticos. (Figuras 4.32 e 4.34. Elaboradas em autoflorescência).

Ca: canais de ar, Ep: epiderme, Hd: hipoderme, Mf: metafloema, Mx: metaxilema e Pa: parênquima paliçadico.



Figuras 4.37 – 4.41. Secções transversais da folha de *Alpinia purpurata*. **Fig. 4.37.** Visão geral da região da nervura mediana com uso de técnica de autoflorescência. **Fig. 4.38 e 4.39.** Detalhes das unidades vasculares (**Ff**) desenvolvidas da folha. **Fig. 4.40 e 4.41.** Secções transversais do caule. **Fig. 4.40.** Bainha da folha. **Fig. 4.41.** Traços foliares (**Tf**) presentes no córtex caulinar.



Figuras 4.42 – 4.47. Secções transversais da folha de *Costus spiralis*. **Fig. 4.42.** Visão geral da região da nervura central. **Fig. 4.43.** Secção transversal com uso de autoflorescência em detalhe da nervura mediana. **Fig. 4.44 e 4.45.** Secção transversal com uso de autoflorescência em detalhes das unidades vasculares (**Ff**) em limbo foliar em expansão. **Fig. 4.46 e 4.47.** Detalhe de unidades vasculares (**Ff**), com destaque para a presença de endoderme (**En**) e periciclo (**Pr**), ambos parenquimáticos. Células com asterisco correspondem à extensão da nervura formada por células endodérmicas.

4.5 Discussão

Van Fleet (1942b) acredita que a formação de espessamentos diferenciados nas paredes das células endodérmicas ocorre devido, entre outros fatores, a presença de um complexo de oxidases que, quando ativo, provoca a deposição de suberina, gerando o espessamento. O autor relata ainda que a presença de substâncias antioxidantes podem impedir a deposição da suberina, fazendo com que as células da endoderme mantenham características do estágio primário.

Apesar da função e distribuição no corpo vegetativo da antocianina ainda não ser um assunto muito bem esclarecido, sabe-se que essa substância de cor vermelho alaranjada antioxidante é encontrada em todas as angiospermas. Sabe-se que a lâmina foliar em expansão é rica nesse flavonóide (Lee & Collins, 2001).

Em representantes do clado Malvales, essa substância é comumente encontrada na região denominada pelos autores de bainha do feixe (um outro nome comumente atribuído a endoderme presente nas folhas) (Lee & Collins, 2001). Segundo o que supunha Van Fleet (1942), a presença de antocianina pode inibir a formação de estrias de Caspary e outras alterações decorrentes da suberificação das paredes das células endodérmicas. Mas, como o visto nesse trabalho, na expansão do limbo foliar foi possível encontrar essa deposição nas células endodérmicas que circundam o feixe foliar, tornando possível o reconhecimento da endoderme por essa característica, apesar de não terem sido encontradas outras alterações morfológicas decorrentes de alterações nas paredes celulares desse tecido e amido.

Segundo os dados apresentados no trabalho de Wu et al. (2005), um fator importante que facilitaria a distinção da endoderme seria o desenvolvimento foliar. Segundo esses autores, as folhas mais antigas tenderiam a apresentar uma endoderme mais evidente. Nesse trabalho ficou

evidenciado que folhas jovens, ainda não completamente desenvolvidas tem a capacidade de apresentar endodermes evidentes como sendo a camada mais interna do mesofilo, mas sem uma caracterização morfológica da parede celular, com um destaque maior para a sua caracterização morfo-fisiológica (Van Fleet, 1961).

Apesar dos estágios de desenvolvimento terem sido elaborados por Kroemer (apud Priestley & North, 1922) para raiz, nesse trabalho, assim como Peterson, Griffith, & Huner (1985), optou-se por utilizar os mesmos estágios de desenvolvimento também para folha. Segundo Kroemer (apud Priestley & North, 1922a), as células da endoderme sem qualquer característica morfológica representaria um estágio embrionário. No entanto, para Van Fleet (1961), ela possuiria características físico químicas que a diferenciariam de outras células do mesofilo.

Um exemplo que indica a variedade de composição das células endodérmicas pode ser comprovado com a endoderme que constitui a bainha parenquimática da unidade vascular da folha de *Zea mays* (milho). Embora não apresente qualquer reação para Sudan IV, Berberina e Cloreto de Zinco Iodado, com a coloração Orange G e violeta Cristal, a endoderme com estrias de Caspary ficou perfeitamente evidenciada (Menezes et al. 2003), inclusive, observa-se, perfeitamente as estrias nas nervuras menores, com as membranas plasmáticas ligadas às estrias. Talvez ainda não se tenha encontrado um reagente para evidenciar estrias (ou suberina) nas unidades vasculares de Zingiberaceae e de Costaceae, e de outras famílias.

Quanto ao periciclo, a quantidade de fibras presentes junto as unidades vasculares da folha tem relação com o estágio de desenvolvimento dos mesmos. Em unidades vasculares jovens são encontrados células do periciclo parequimáticas ou em estágio inicial de espessamento. Já em unidades vasculares completamente desenvolvidos, são poucas as células pericíclicas que ainda permanecem no estágio

parenquimático. A maior parte dessas células, após algumas divisões irregulares e espessamento da parede celular, formam fibras pericíclicas. Isso foi observado em todas as espécies desse estudo.

Apesar de outros autores terem elaborados descrições detalhadas sobre o desenvolvimento da folha em espécies de Zingiberaceae e Costaceae (Tomlinson, 1960; Hussin et al., 2000; Albuquerque & Neves, 2004), esses autores não atentaram para a presença dos tecidos endoderme e periciclo como importantes para a formação das folhas e, por isso, não consideram, como o fazem Menezes et al., (2005), a existência desses tecidos.

As calotas de fibras presentes nos feixes foliares, consideradas nesse trabalho como possuindo origem do periciclo, não tiveram sua origem estabelecida por outros autores, como Albuquerque & Neves (2004), que preferiram adotar para esse tecido a denominação genérica de bainha esclerenquimática ou casquete esclerenquimático. Mas há muitos autores (Menezes 1971 e 1975, Beiguelmann 1962, Menezes et al. 2003).

Segundo Menezes et al. (2005) é importante considerar que a endoderme, apesar de poder não apresentar alterações morfológicas nas paredes de suas células, é reconhecida nas folhas como sendo a camada mais interna do mesofilo, corroborando com as colocações de Van Fleet (1961), e o periciclo, como sendo a camada de tecido interna adjacente a endoderme (Menezes et al. 2003). Nesse trabalho foi evidenciado a presença de ambos os tecidos, assim como suas alterações morfológicas e tecidos originados deles.

4.6 Considerações Finais

Apesar de muitos autores não reconhecerem a presença da endoderme e do periciclo como fazendo parte das folhas, nesse estudo ficou evidente a presença desses tecidos nesse órgão. A endoderme foi caracterizada como a camada mais interna do mesofilo e, além disso, no limbo em expansão, foi possível notar nessa camada de tecido a presença de antocianina como sendo um conteúdo celular característico das folhas nessa fase de desenvolvimento. Já o periciclo, camada de tecido adjacente e interna a endoderme, foi caracterizado pela sua localização. Foi possível verificar que, o periciclo originou fibras que, em ambas as fases da folha, formaram calotas.

Sendo assim, ficou caracterizada a presença desses tecidos, assim como, suas alterações morfológicas e atividades, corroborando com Menezes et al. (2008) que demonstram, claramente, que a planta é uma unidade e que todos os tecidos meristemáticos que estão na raiz, estão no caule e estão na folha, inclusive endoderme e periciclo, por unanimidade considerados presentes apenas em raiz.

4.7 Referências Bibliográficas

- AVERY, J. G. S. 1930. Comparative Anatomy and Morphology of Embryos and Seedlings of Maize, Oats, and Wheat. *Botanical Gazette* 89: 1-39.
- ALBUQUERQUE, E. S. B., & L. J. NEVES. 2004. Anatomia foliar de *Alpinia zerumbet* (Pers.) Burt & Smith (Zingiberaceae). *Acta de Botânica Brasileiro* 18: 109-121.
- ALTAMURA, M. M., D. ZAGHI, G. SALVI, G. D. LORENZO, & D. BELLINCAMPI. 1998. Oligogalacturonides stimulate pericycle cell wall thickening and cell divisions leading to stoma formation in tobacco leaf explants. *Planta* 204: 429-436.
- BEIGUELMANN, B. 1962. Fibras do periciclo ramificadas no interior do mesofilo. *Phyton* 18: 127-131.
- BONA, C. 1999. Adaptações morfo-anatômicas dos órgãos vegetativos de *Bacopa salzmanii* (Benth.) Wettst. ex Edwall e *Bacopa monnierioides* (Cham.) Robinson (Scrophulariaceae) em ambiente terrestre e aquático. Tese de doutorado. IB-USP.
- DICKISON, W. G. & A. L. WEITZMAN. 1996. Comparative anatomy of the young stem, node, and leaf of the Bonnetiaceae, including observations on a foliar endodermis. *Amer. J. Bot.* 83: 405-418.
- ESAU, K. 1965. Plant Anatomy. John Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. 1974. Plant Anatomy. Pergamon Press, Oxford.
- GERLACH, D. 1984. Botanische mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- HUSSIN, K. H., C. T. SENG, H. IBRAHIM, W. Q. GEN, L. J. PING, & L. NIAN. 2000. Comparative leaf anatomy of *Alpinia* Roxb. species (Zingiberaceae) from China. *Botanical Journal of Linnean Society* 133: 161-180.
- 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.
- LEE, D. W., & T. M. COLLINS. 2001. Phylogenetic and ontogenetic influences on the distribution of anthocyanins and betacyanins in leaves of tropical plants. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1141-1153.
- LERSTEN, N. R. 1997. Occurrence of endodermis with a Casparian Strip in Stem and Leaf. *Botanical Review* 63: 265-272.
- MAUSETH, J. D. 1988. Plant Anatomy. Benjamin Cummings, California.

- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de Transusão no Gênero *Vellozia* Vand. . *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- _____. 1975. Presença de traqueídes de transfusão e bainha mestomática em Barbacenioidae (Velloziaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 3: 29-60.
- MENEZES, N. L. DE; ELBL, P.; SILVA, C. G. DA; GARCIA, A. A. I.; SASAKI, K. L. M.; FLORES, D. E. F. L.; ALVES, V. F. G. 2008. Pericycle and the endodermis activity on primary thickening in Monocotyledons – Floral scape. Monocots IV – Copenhagen/Dinamarca.
- MENEZES, N. L. D., D. D. C. SILVA, & G. F. MELO-DE-PINNA. 2003. Folha. In B. Apezato-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 Ciências* 77: 259-274.
- 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., & F. M. RADCLIFFE. 1924. A Study of the Endodermis in the Filicineae. *New Phytologist* 23: 161-193.
- SAJO, M. G., & A. C. BIERAS. 2004. Ontogenia foliar de três espécies de *Erythroxyllum* P. Browne (Erythroxyllaceae) de Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 71-78.
- SCHWENDENER, S. 1890. Die mestomscheiden der gramineenblätter. *Preuss. Akad. der Wiss., Phys.-Math* 22: 405-426.
- SILVA, D. D. C. 2000. Anatomia dos órgãos vegetativos em espécies de *Lagenocarpus* Nees. - Cyperaceae de campo rupestre, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- TOMLINSON, P. B.. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons . III - Commelinales, Zingiberales*. Claredon Press, Oxford.
- TRAPP, G. 1933. A study of the foliar endodermis in the Plantaginaceae. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 55: 523-547.
- VAN FLEET, D. S. 1942A. The significance of oxidation in the endodermis. *American Journal of Botany* 29: 747-755.

- VAN FLEET, D. S. 1942b. The Development and Distribution of the Endodermis and an Associated Oxidase System in Monocotyledonous Plants. *American Journal of Botany* 29: 1-15.
- VAN FLEET. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. *Botanical Review* 27: 165-219.
- VIEIRA, R. C., D. M. S. GOMES, R. C. O. ARRUDA, & S. SARAYBA. 2002. Leaf anatomy of three herbaceous species. *Revista Brasileira de Biologia* 62: 907-922.
- WARDEN, W. M. 1935. On the Structure, Development and Distribution of the Endodermis and its Associated Ducts in *Senecio vulgaris*. *New Phytologist* 34: 361-385.
- 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.

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. 5. Raiz. 2009. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

A raiz é um dos órgãos mais conservados entre todos os órgãos vegetativos das plantas vasculares. Esse é o único órgão onde a endoderme e o periciclo são reconhecidos em qualquer livro texto como tecidos que fazem parte de seu corpo primário. Mas, apesar desse reconhecimento, a endoderme não é vista pelos autores, no geral, como sendo importante para a formação do córtex radicular. Este capítulo demonstra a presença da endoderme com atividade meristemática, além de demonstrar suas derivadas (DEMs) no córtex radicular de espécies das famílias Zingiberaceae e Costaceae.

Palavras-chave: Endoderme, Periciclo, DEMs, Zingiberaceae e Costaceae.

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. 5. Root. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2009.

The root is one of the most preserved organs of all vegetative organs of vascular plants. This is the only organ where the tissues endodermis and pericycle are found in any textbook and that are part of primary body of the root. But despite this recognition, the endodermis is not seen by the authors in general, as being important for the formation of the root cortex. This chapter shows the presence of endodermis with meristematic activity, and demonstrate its derivatives (DEMs) in the root cortex of species of families Zingiberaceae and Costaceae.

Keywords: Endodermis, Pericycle, DEMs, Zingiberaceae and Costaceae.

5 Raiz

5.1 Introdução

A raiz é um órgão com características vegetativas extremamente conservadas ao longo da evolução das plantas vasculares. Estruturalmente, geralmente, esse órgão é reconhecido por apresentar uma coifa (estrutura que protege o ápice, região onde são encontrados os meristemas responsáveis por produzir o corpo primário desse órgão). Como meristemas formadores do corpo primário, são reconhecidos o procâmbio (origina o sistema vascular), a protoderme (origina a epiderme) e o meristema fundamental (origina o parênquima que forma o córtex). A endoderme, embora amplamente reconhecida na raiz, no geral, ainda não o é como sendo um tecido meristemático importante para a formação do córtex radicular das plantas vasculares (Williams, 1947; Van Fleet, 1961; Menezes et al., 2005; Lima & Menezes, 2008), mas muitos pesquisadores, desde o início do século XX, já reconhecem a atividade meristemática desse tecido (Priestley & North, 1922).

Apesar do pouco reconhecimento da atividade meristemática da endoderme, esse tecido é amplamente reconhecido como fazendo parte do corpo primário das raízes. E, assim como estabeleceu Kroemer (1903 apud Priestley & North 1922), os estágios de desenvolvimento (detalhados no capítulo 2) são reconhecidos em todas as raízes de plantas vasculares. Lux & Luxová (2003/4), além de reconhecerem estágios de desenvolvimento, como foi feito por Kroemer, chamam a atenção para o fato de que as divisões celulares das células endodérmicas não são sincrônicas. Mas, apesar desses mesmos autores reconhecerem três etapas também reconhecidas por Kroemer, não reconhecem a presença do estágio embrionário, nem a presença de atividade meristemática da endoderme.

A contribuição da endoderme na formação do córtex radicular foi verificada por vários autores. Williams (1947) admitiu que no início do desenvolvimento dos ápices radiculares das plantas vasculares analisadas, o córtex radicular origina-se a partir de um tecido que possui atividade cambial. Esse tecido, constituído de apenas uma camada, circundava o “pleroma” e, posteriormente, originava a endoderme típica. O arranjo das células corticais insinuava essa atividade cambial.

Popham (1955) verificou que camadas adicionais ao parênquima cortical radicular de *Pisum sativum* são resultantes de um meristema longitudinal denominado por ele de camada “proendodermal” situada adjacente ao “pleroma”. Heimsch (1951) também ressaltou que em raízes de cevada o córtex era formado por divisões periclinais da camada mais interna do córtex, essa camada meristemática era a endoderme. Tomlinson (1961), trabalhando com raízes de espécies de *Canna*, notou a disposição radiada das células do córtex e sua ordenação concêntrica, definindo as camadas de células subjacentes próximas ao cilindro vascular como sendo o córtex interno, sem perceber que estavam se originando da camada mais interna.

Os pesquisadores mais recentes usam proendoderme para se referir a uma camada de células de natureza meristemática. Essa camada de tecido realizada divisões periclinais, originando o córtex (Popham, 1955; Seago et al. 1999).

Menezes et al. (2005) chama a atenção para o fato de que, além da presença da inicial endodérmica com atividade meristemática na raiz e, por conseqüência, a formação de parte do córtex radicular a partir desse tecido, existe continuidade entre a endoderme desse órgão com a encontrada no caule. Lima & Menezes (2008) demonstram não só a atividade meristemática da endoderme, como também, as características apresentadas no tecido diferenciado devido ao não sincronismo entre as células da

endoderme, quando cessam a atividade meristemática, fato bem demonstrado por Elbl (2008).

5.2 Objetivos

Ressaltar a presença da endoderme com atividade meristemática nas raízes de espécies das famílias Zingiberaceae e Costaceae, além de demonstrar os estágios de desenvolvimento apresentados pela endoderme nessas raízes.

5.3 Materiais e Métodos

A tabela 5.1 mostra as espécies que fazem parte do trabalho e seus respectivos pontos de coleta.

Tabela 5.1 - Espécies e pontos de coleta

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

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 estudos dos órgãos vegetativos foram realizados a partir de cortes histológicos longitudinais e transversais obtidos à mão-livre, utilizando lâmina de barbear, e através de micrótomo rotativo. 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).

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 o exame da autofluorescência do material.

No caso de *Renalmia 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%.

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).

5.4 Resultados

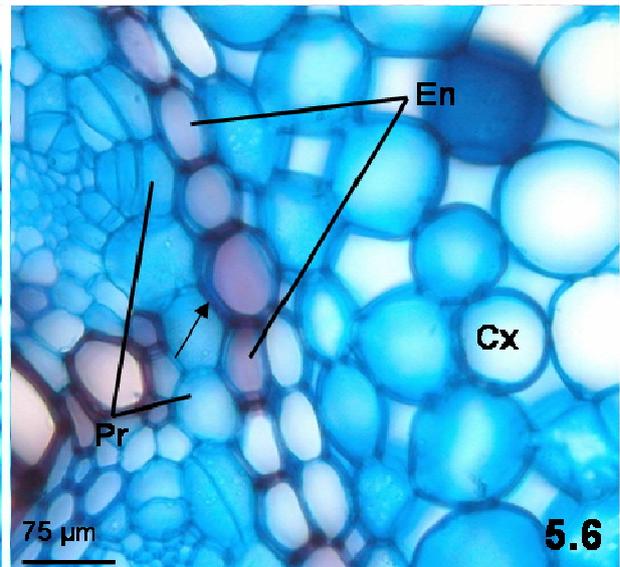
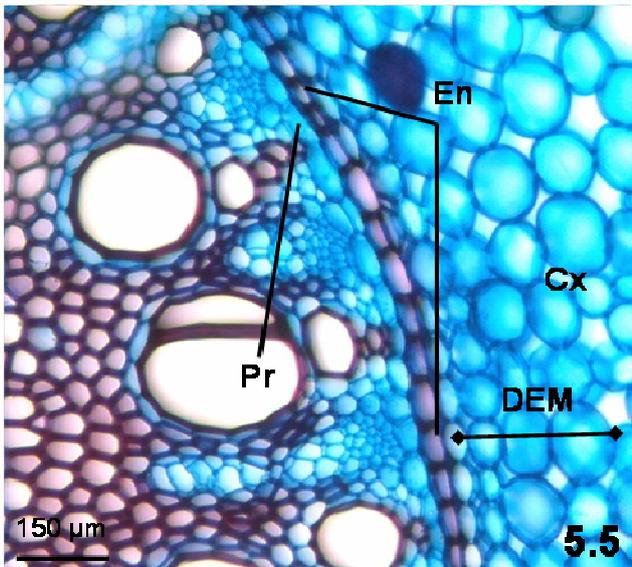
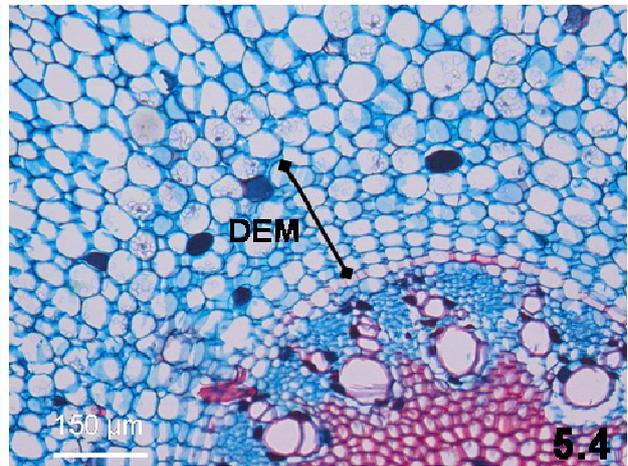
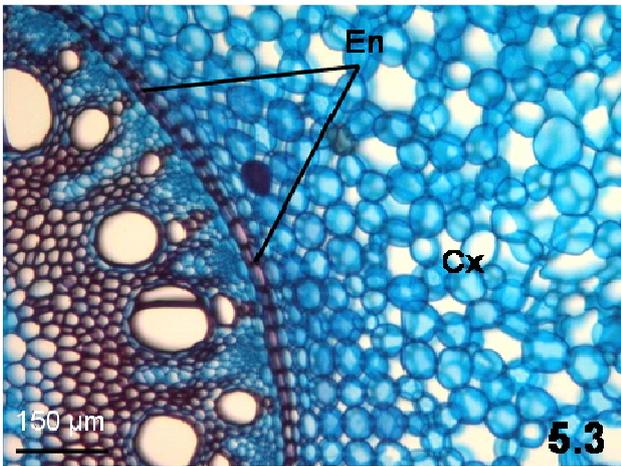
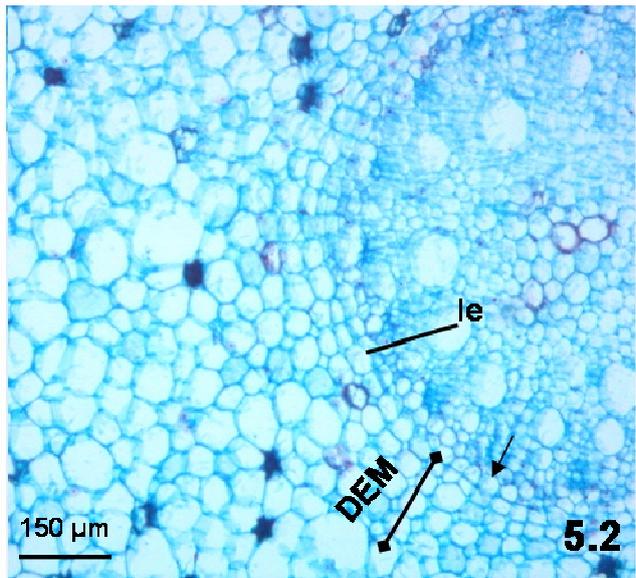
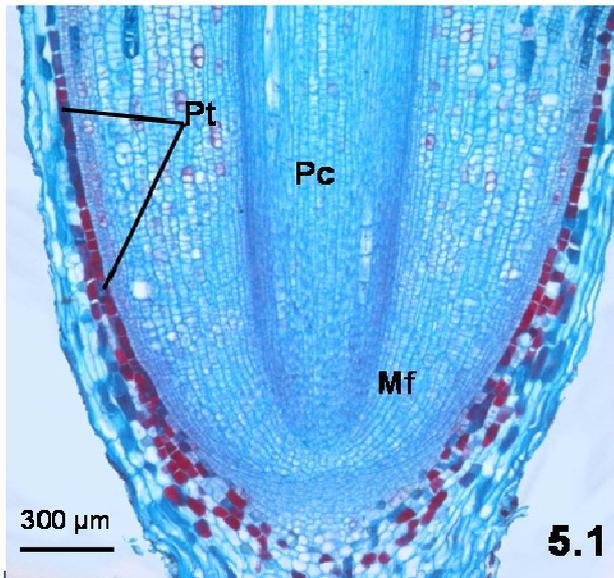
Na raiz de *Hedychium coronarium* observa-se a radiação das células do córtex e, pela diferença no tamanho das células de maneira centrífuga, à partir da inicial endodérmica, que, na Fig. 5.2 ainda não apresenta diferenciação morfológica. A inicial indicada não sofreu mais uma divisão como a inicial ao lado. Mas ainda não se observa qualquer diferença morfológica. Depois de cessar as divisões é que as iniciais endodérmicas sofrem modificações e vão constituir a endoderme. As derivadas da endoderme meristemática apresentam radiação melhor observada próximo da endoderme (Fig. 5.2 – 5.5). Mais distantes, com o crescimento em espessura da raiz, as células da DEM se desorganizam. Conforme se vê na Fig. 5.6, algumas células sofrem mais uma divisão antes de se diferenciarem em endoderme. A seta indica célula que não se dividiu como sua adjacente. O espessamento se dá, principalmente, nas paredes anticlinais das células.

Em *Alpinia zerumbet* (Fig. 5.7 – 5.12), observam-se as mesmas camadas resultantes das iniciais endodérmicas. A endoderme apresenta reforço em U. Na Fig. 5.12, estão indicadas duas situações nas quais ocorrem uma divisão anticlinal na inicial endodérmica antes de se diferenciarem em endoderme. Ainda em *A. zerumbet*, em região bem próxima do ápice, observam-se fases nas quais as iniciais endodérmicas ainda estão em atividade meristemática (Fig. 5.13, 5.14, 5.15 e 5.17) enquanto nas Fig. 5.16 e 5.1, a endoderme já está diferenciada. Nas regiões indicadas por asteriscos, observa-se que a inicial endodérmica sofreu divisão anticlinal, dando duas novas iniciais que iniciaram duas novas fileiras radiadas. Em *Alpinia purpurata* se observam nas Fig. 5.19 e 5.21, na região próxima do ápice que ainda apresentam iniciais endodérmicas em divisão. Em *Curcuma zedoaria* (Fig. 5.20, 5.22 e 5.24) observa-se a mesma

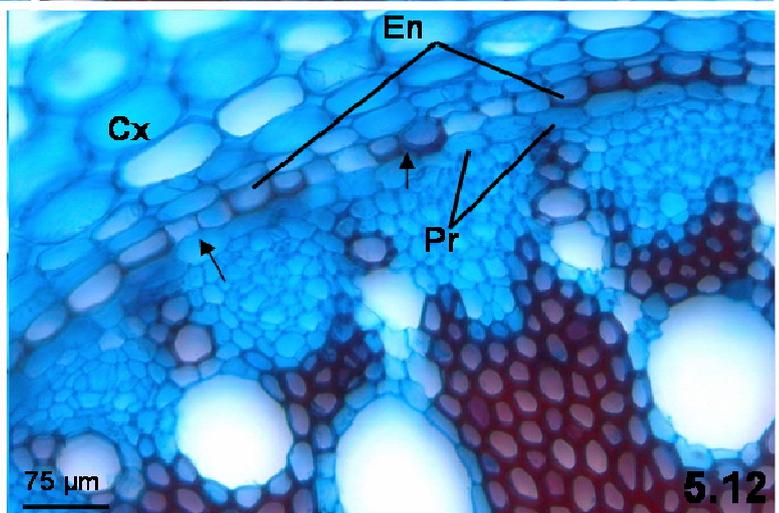
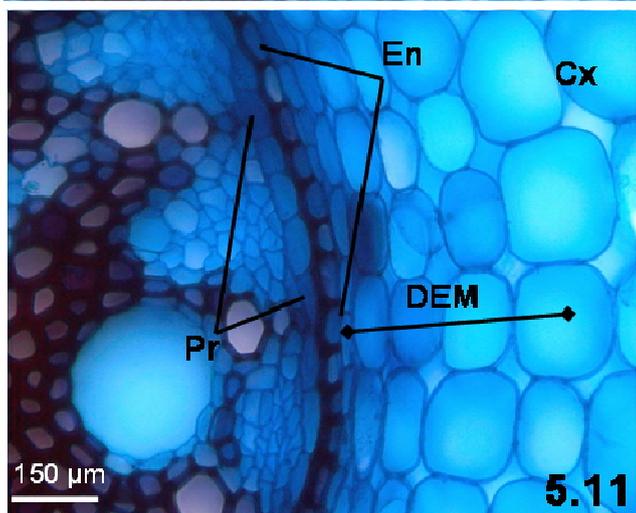
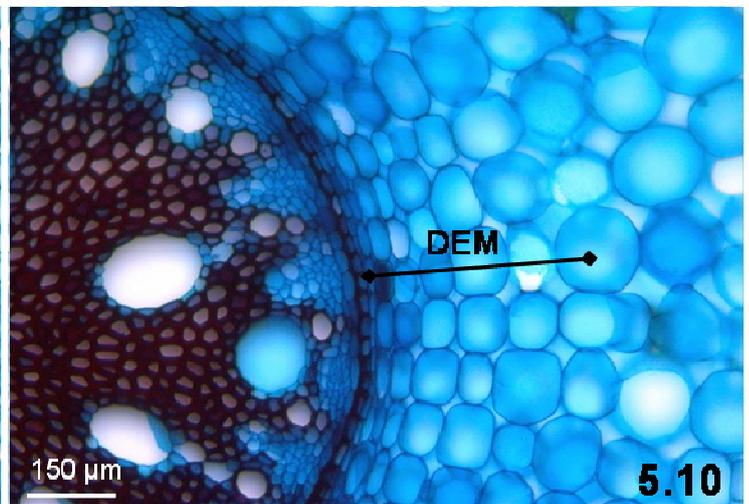
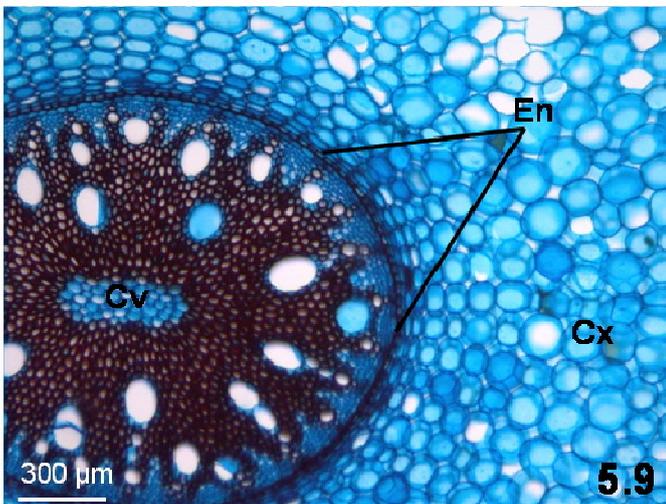
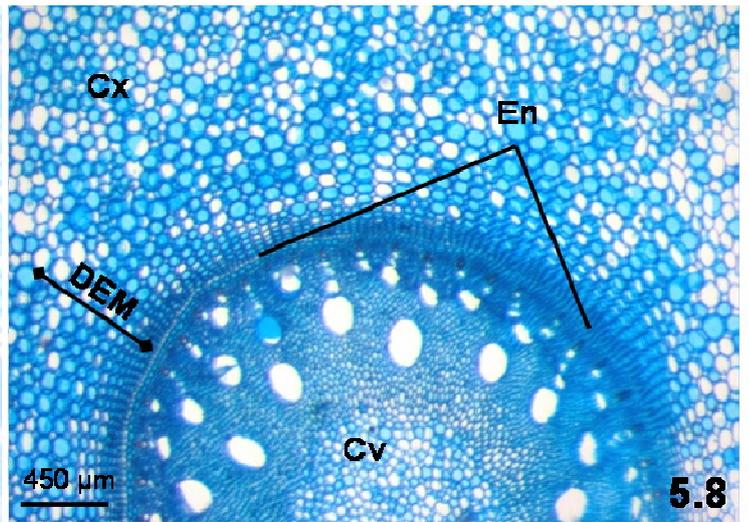
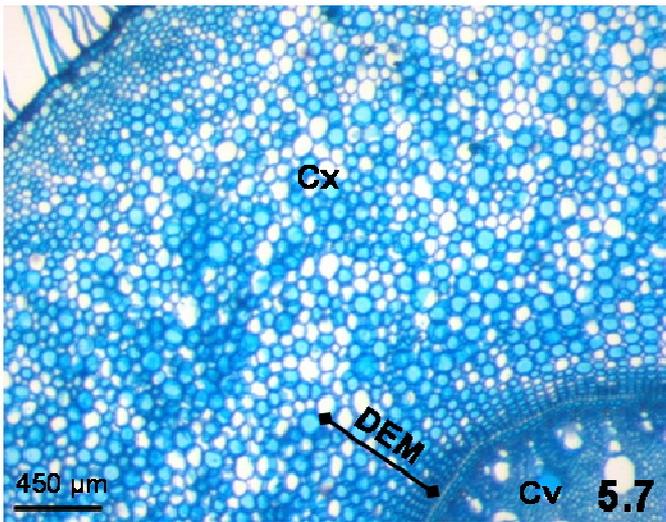
radiação das células do córtex, encontradas, também, em *Afromomum sp* (Fig. 5.25, 5.27 e 5.29) e *Zingiber officinale* (Fig. 5.26, 5.28 e 5.30).

As espécies *Renealmia petasites* (Fig. 5.31, 5.33 e 5.35) e *Costus spiralis* apresentam, além da já mencionada radiação das células do córtex, um córtex externo formado por células espessadas e células parenquimáticas. Externamente vê-se uma camada de células que tanto poderia ser uma hipoderme (como assinalado na Fig. 5.34) ou um velame. Pelo menos na Fig. 5.34, há evidências de que se trata de velame, indicadas pelas setas.

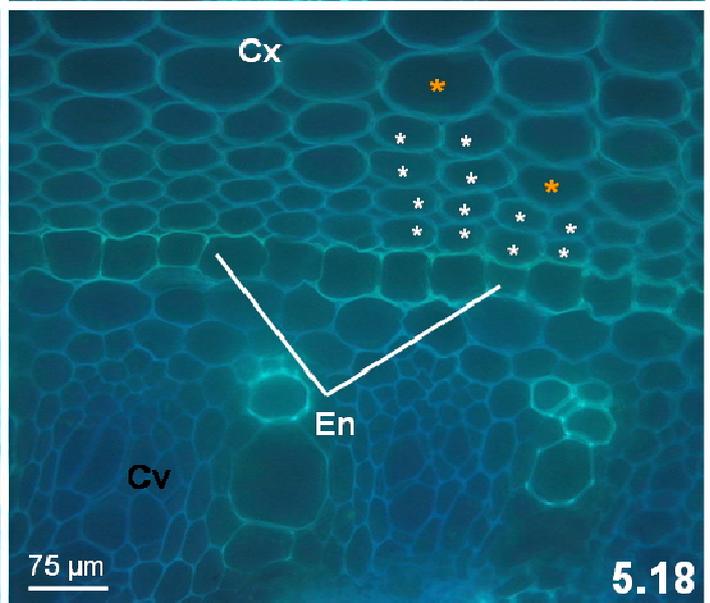
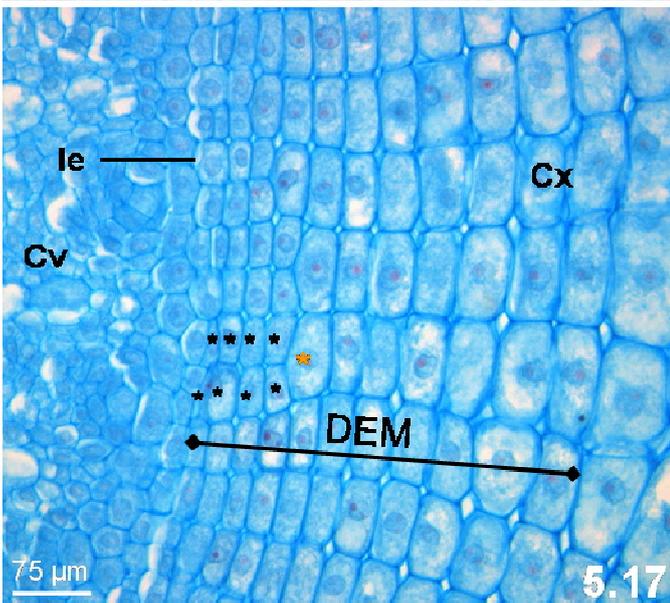
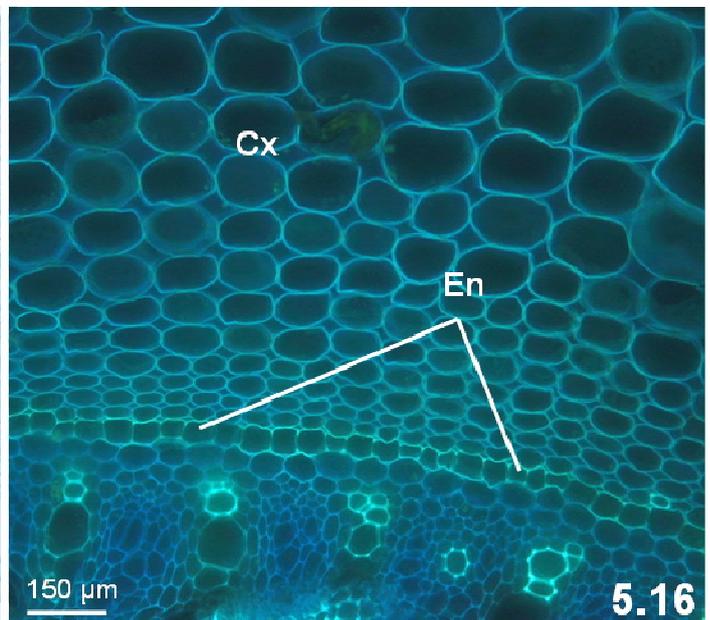
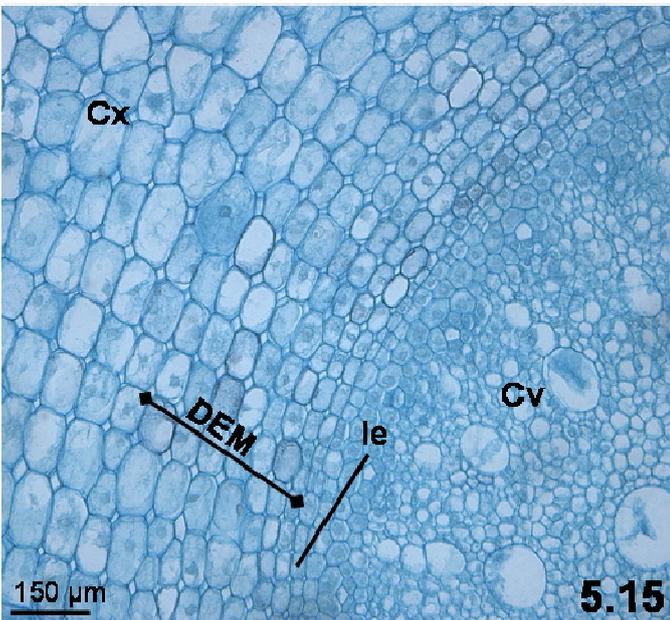
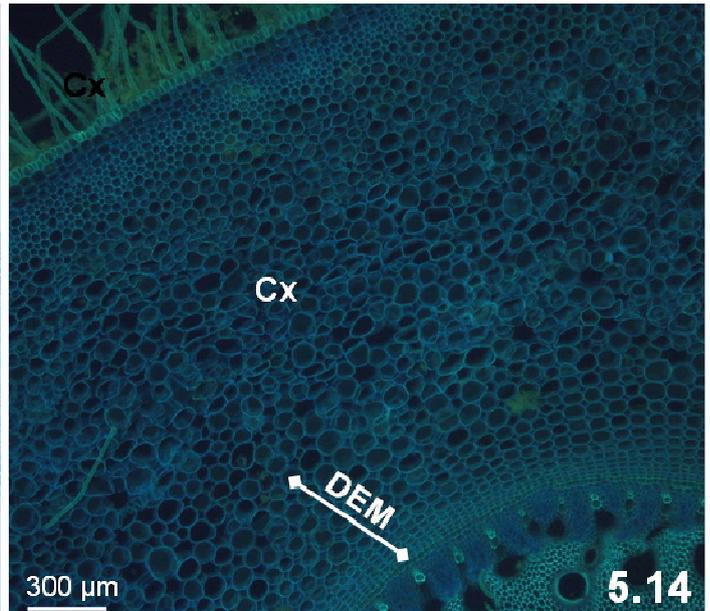
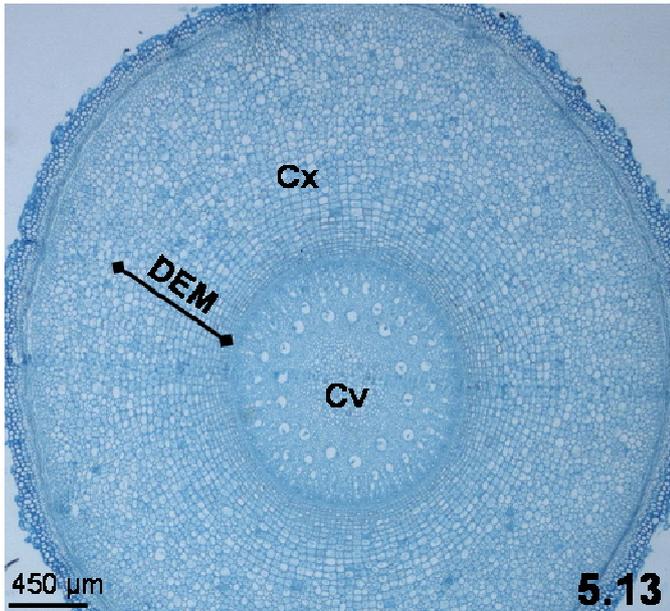
Em todas as espécies foi possível observar a presença de DEM (derivadas da endoderme meristemática) em secções transversais das raízes, evidenciadas pela disposição radiada do córtex interno. Essas fileiras de células radiadas são mais evidentes junto ao ápice radicular de *A. zerumbet* (Fig. 5.7 e 5.8, além de 5.13 à 5.18), *A. purpurata* (Fig. 5.19 e 5.21), *C. zedoria* (Fig. 5.20) e *Z. officinale* (Fig. 5.26, 5.28 e 5.30). Todas as etapas de desenvolvimento da endoderme descritas por Kroemer foram encontradas nas espécies analisadas (sem espessamento junto ao ápice, como nas figuras indicadas acima; com estrias de Caspary, como na Fig. 5.28 e 5.30 de *Z. officinale*; deposição de lamela de suberina, vista na Fig. 5.6 de *Hedychium coronarium* e espessamento em U das células endodérmicas, visto nas figuras de todas as espécies). Nota-se que, apesar de todos os estágios de desenvolvimento estarem presentes, esse desenvolvimento não é sincrônico, como pode ser visto na figura 5.24 de *C. zedoria*, que evidencia a presença em um mesmo nível de células com espessamento em U junto a células endodérmicas com deposição apenas das lamelas de suberina.



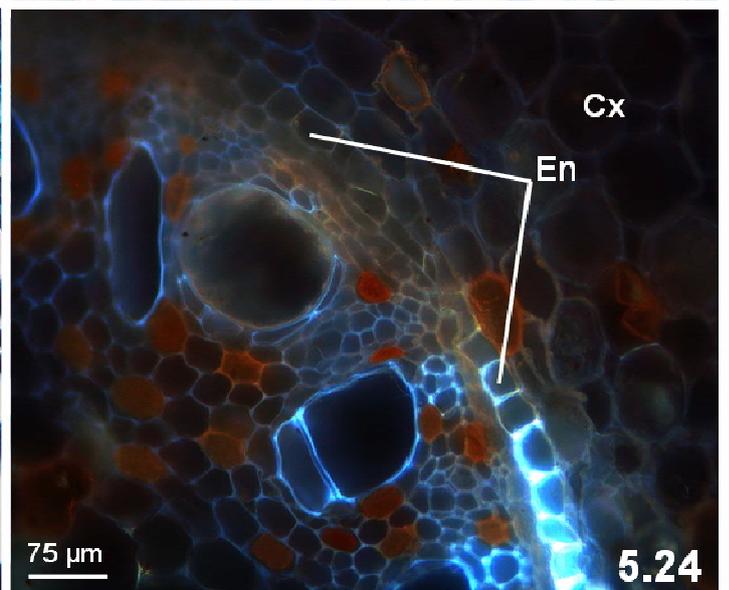
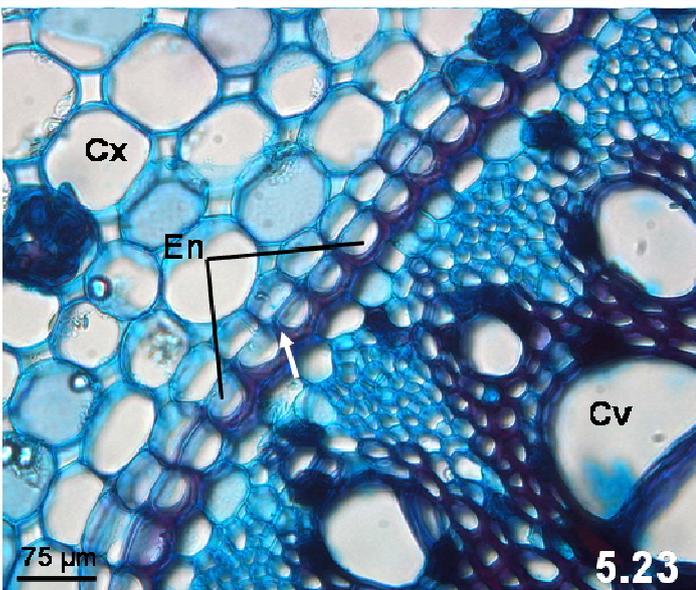
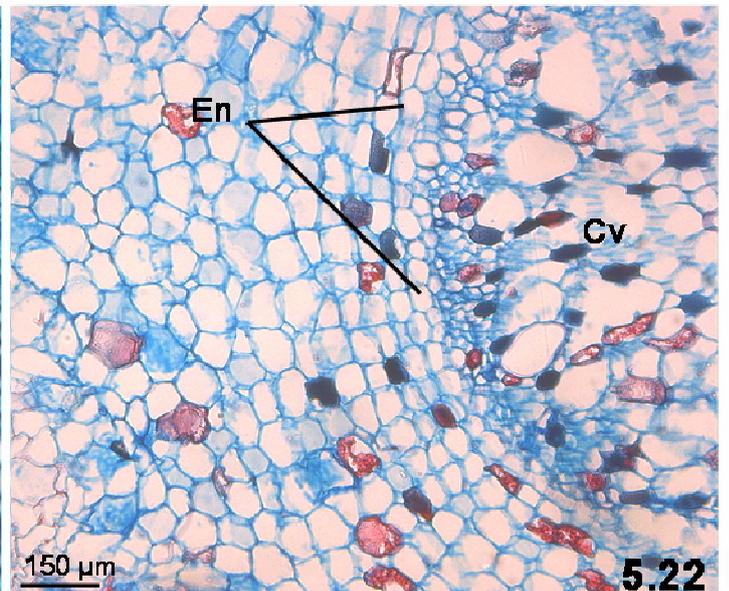
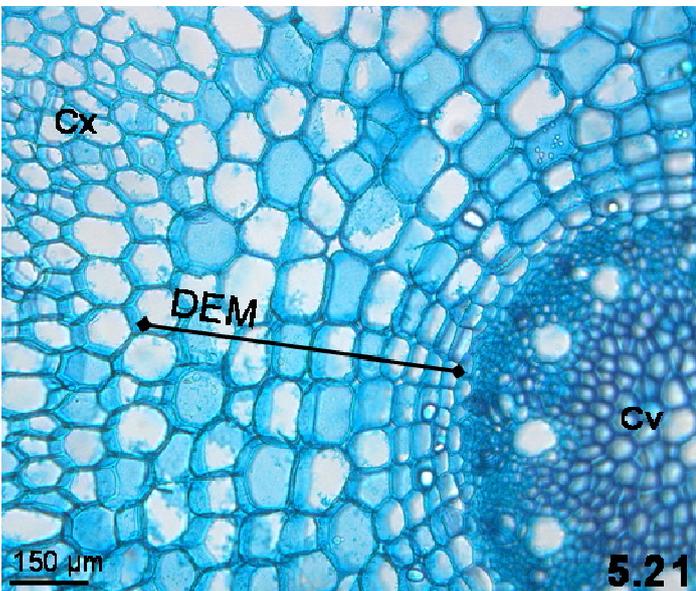
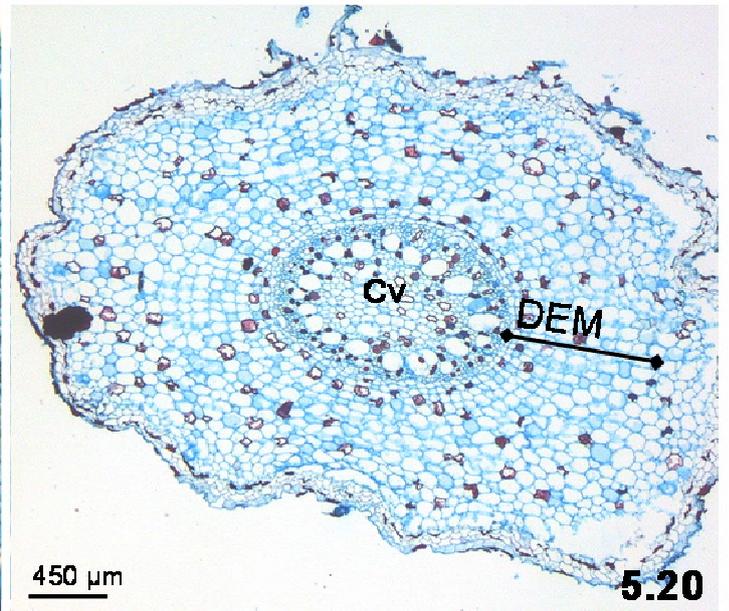
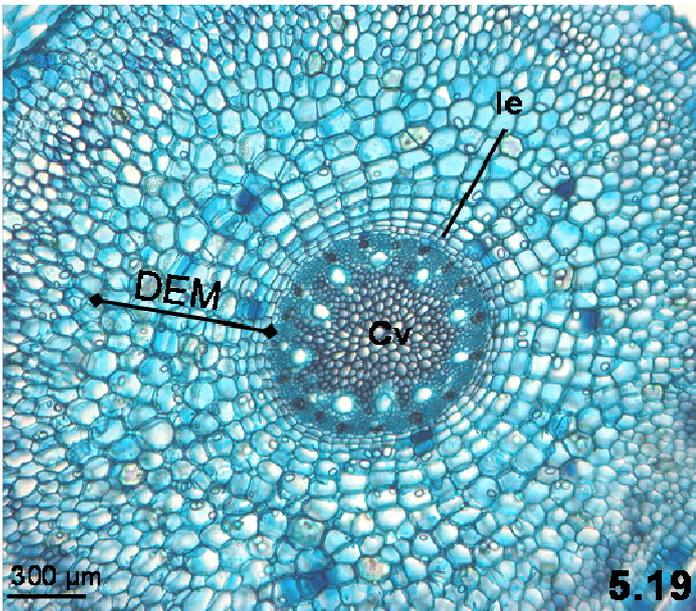
Figuras 5.1 à 5.6. Secções longitudinal (Fig. 5.1) e transversal (Fig. 5.2 à 5.6) de raiz de *Hedychium coronarium* **Fig. 5.1.** Ápice radicular com protoderme (Pt) com substâncias fenólicas; procâmbio (Pc) no cilindro vascular e meristema fundamental (Mf); **Fig. 5.2.** Secções próximas do ápice mostrando a inicial endodérmica (Ie) e suas resultantes, as derivadas da endoderme meristemática (DEM); **Fig. 5.3 à 5.6.** Região com tecidos primários diferenciados mostrando a endoderme (En) com espessamento nas paredes anticlinais e camadas da DEM. Região na seta da **Fig. 5.6.** indica célula endodérmica que não sofreu divisão como as células do lado inferior na figura; também se observam as células da DEM. Cx:córtex radicular; Cv:cilindro vascular e Pr:periciclo.



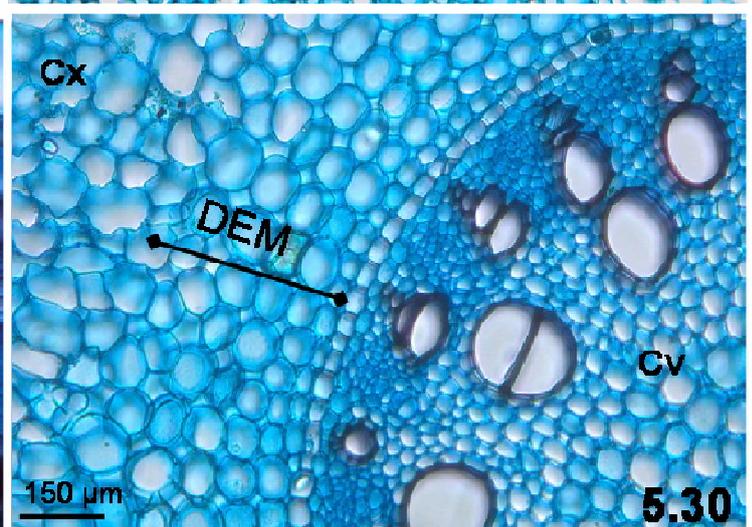
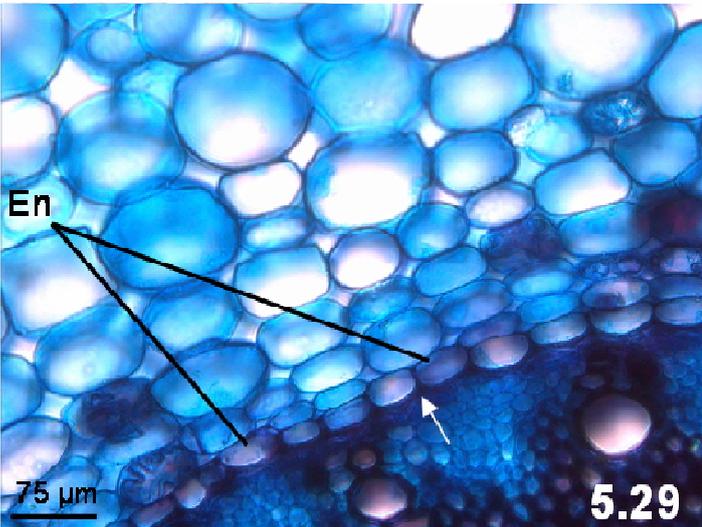
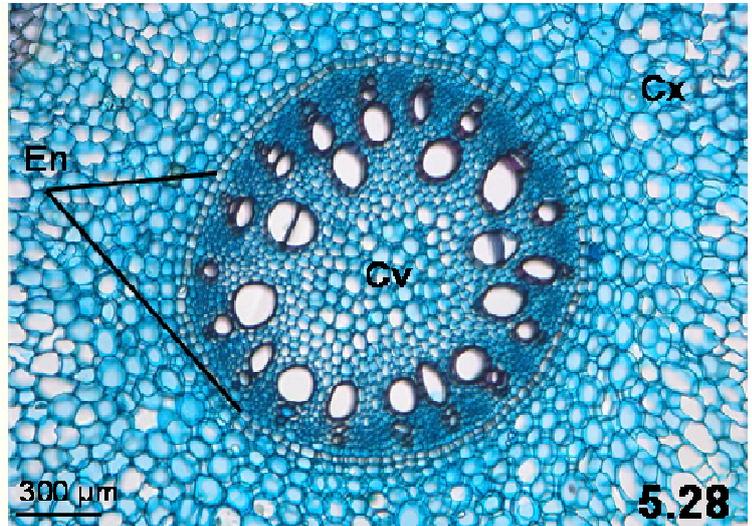
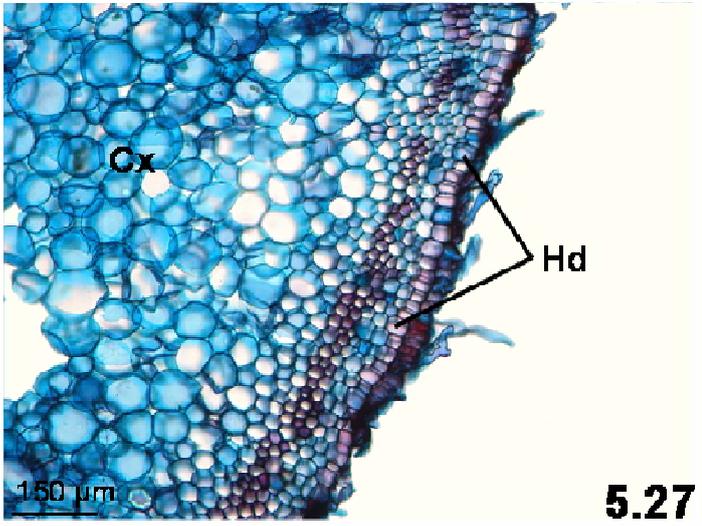
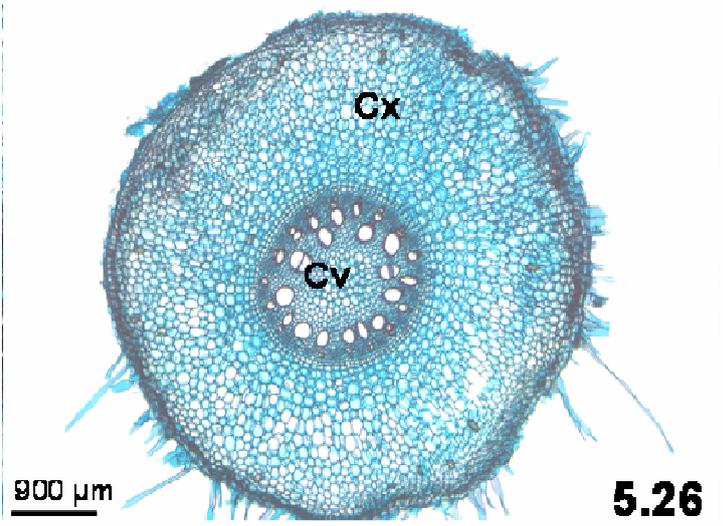
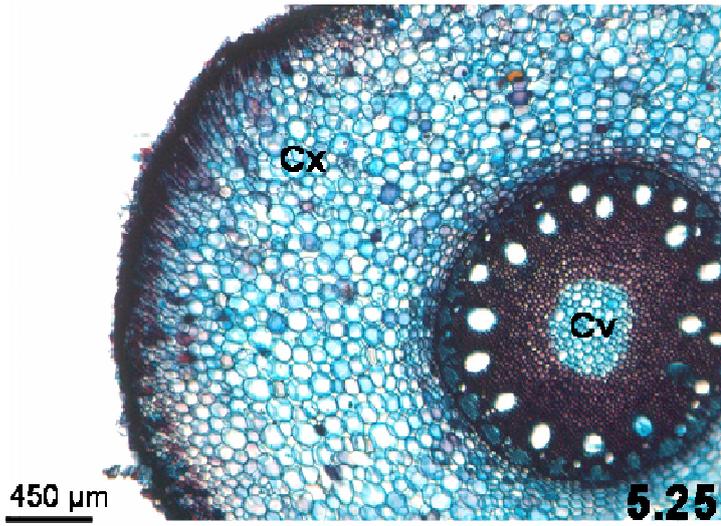
Figuras 5.7 à 5.12. Secções transversais de raiz de *Alpinia zerumbet*. **Fig. 5.7 e 5.8.** Secções próximas ao ápice radicular, evidenciando as derivadas da endoderme meristemática (DEM); **Fig. 5.9 à 5.12.** Região distal da raiz evidenciando a presença das DEMs, na Fig. 5.12 as células da DEM são maiores que as da endoderme. As setas indicam células endodérmicas que sofreram divisão anticlinal após a última divisão periclinal, antes de se diferenciarem em células endodérmicas. Cx:córtex; Cv:cilindro vascular; Pr:periciclo.



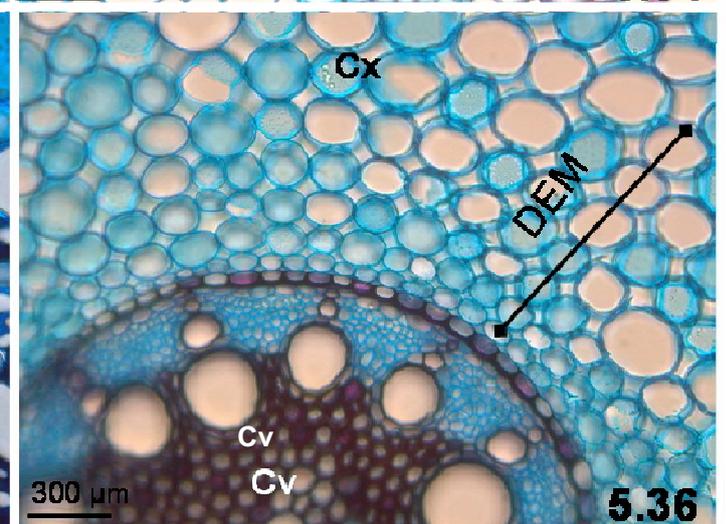
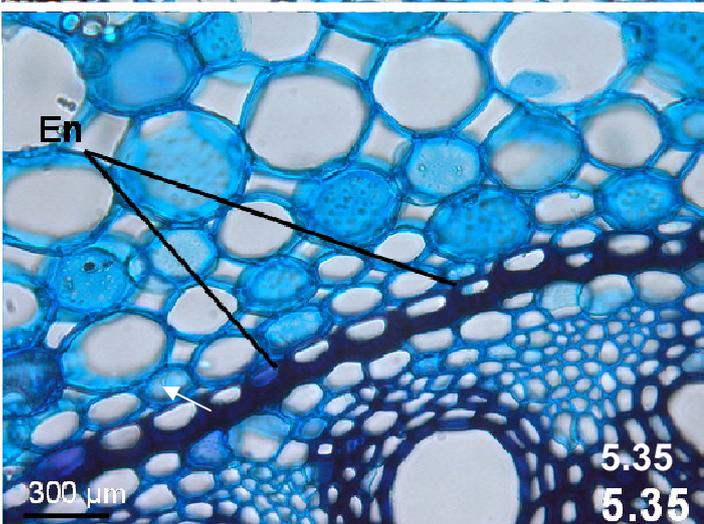
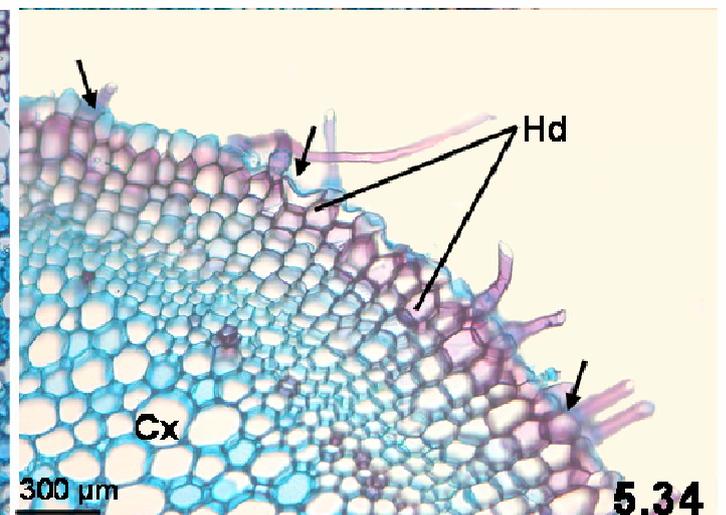
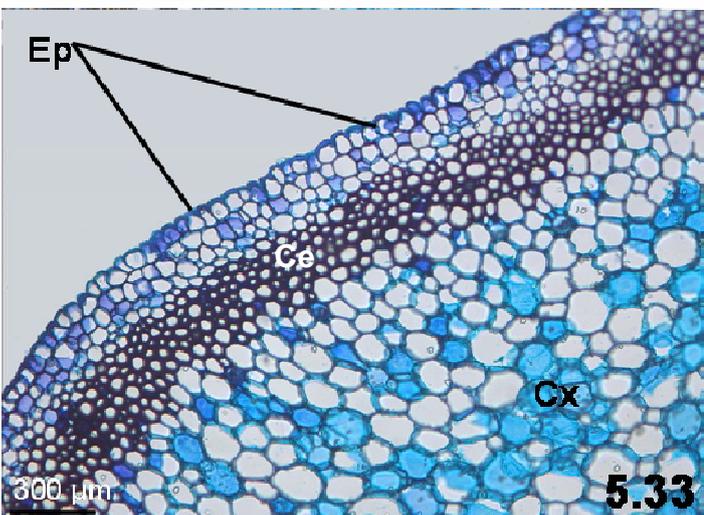
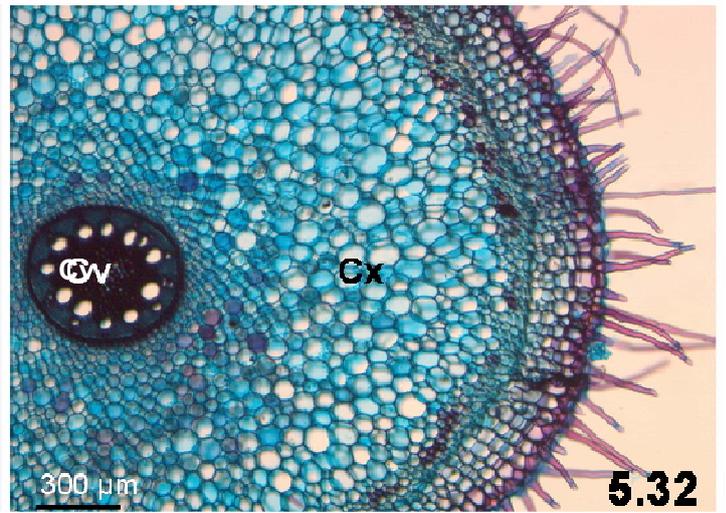
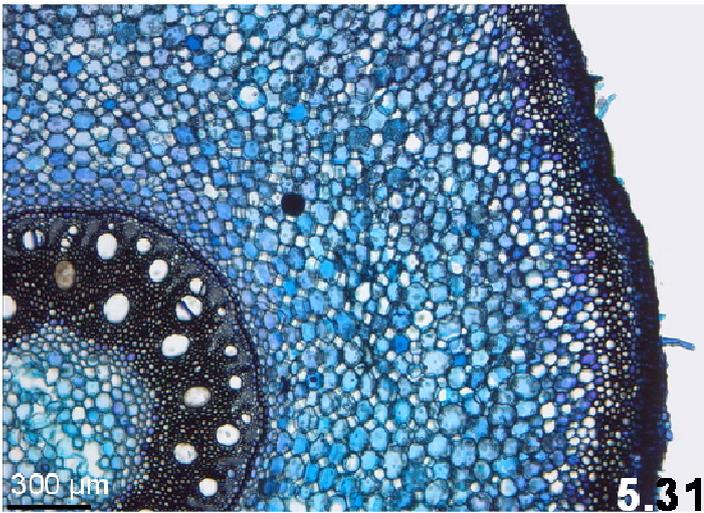
Figuras 5.13 à 5.18. Secções transversais de raiz de *Alpinia zerumbet*. **Fig. 5.13.** Visão geral de secção próxima ao ápice radicular; **Fig. 5.14 à 5.18.** Secções próximas ao ápice radicular, evidenciando as derivadas da endoderme meristemática (DEM); Nas Fig, 5.17 e 5.18, o asterisco laranja indica início da presença de fileira de DEMs formada antes da divisão anticlinal subsequente que formou mais duas fileiras adicionais de DEMs (fileiras adicionais em asteriscos pretos na fig. 5.17 e brancos na figura 5.18); Na Fig. 5.18, vê-se o início da formação das estrias de Caspary na endoderme (En). Cx:córtex; Cv:cilindro vascular.



Figuras 5.19 à 5.24. Secções transversais de raiz de *Alpinia purpurata* e *Curcuma zedoaria*. As **Fig. 5.19, 5.21 e 5.23** são secções de *A. purpurata*. Fig. 5.19 e 5.21. Visão geral de secção próxima ao ápice radicular; **Fig. 5.14 à 5.18.** Secções próximas ao ápice radicular, evidenciando as derivadas da endoderme meristemática (DEM); Na Fig. 5.23, a endoderme (En) espessada em U na região mais distal do ápice, com apenas uma célula de DEM equivalente a endoderme (seta branca); **Fig. 5.20, 5.22 e 5.24.** Secções transversais de *Curcuma zedoaria*; **Fig. 5.20 e 5.22.** Presença de córtex radiado; Na **Fig. 5.24**, com uso de técnica de autofluorescência, vê-se a que o desenvolvimento diferenciado da morfologia das paredes das células da endoderme (En). Cx:córtex; Cv:cilindro vascular.



Figuras 5.25 à 5.30. Secções transversais de raiz de *Afromomum sp* e *Zingiber officinale*. As **Fig. 5.25, 5.27 e 5.29** são secções de *Afromomum sp*. **Fig. 5.25.** Visão geral de secção distal ao ápice radicular; **Fig. 5.27.** Presença de hipoderme (Hd) uniserriada; **Fig. 5.29.** Endoderme (En) espessada em U (a seta indica divisão anticlinal após última divisão periclinal; **Fig. 5.26, 5.28 e 5.30.** São secções de *Zingiber officinale* próximas ao ápice radicular, evidenciando as derivadas da endoderme meristemática (DEM). Cx:córtex; Cv:cilindro vascular.



Figuras 5.31 à 5.37. Secções transversais de raiz de *Renealmia petasites* (Fig. 5.31, 5.33 e 5.35) e *Costus spiralis* (Fig. 5.32, 5.34 e 5.36). **Fig. 5.31.** Visão geral de secção distal ao ápice radicular; **Fig. 5.33.** Presença de camada esclerenquimática (Ce) no córtex externo; **Fig. 5.35.** Endoderme (En) espessada em U (a seta indica divisão anticlinal após última divisão periclinal); **Fig. 5.32.** *Costus spiralis*. Visão geral de secção distal ao ápice radicular; **Fig. 5.33.** Presença de hipoderme (Hd); **Fig. 5.36.** Endoderme (En) espessada em U (a seta indica divisão anticlinal após última divisão periclinal), além de se poder visualizar as DEM (derivadas da endoderme meristemática). Cx:córtex; Cv:cilindro vascular.

5.5 Discussão

Verificou-se que todas as espécies estudadas apresentam radiação das células do córtex ocupando quase todo o cilindro, devido sua origem a partir de uma endoderme com atividade meristemática conforme demonstrado por Williams (1947), Van Fleet (1961), Hurst (1956 apud Van Fleet 1961), Menezes et al. (2005) e Lima & Menezes (2008).

Foi possível verificar nas espécies estudadas que as células derivadas mais próximas da endoderme mantêm radiação perfeita mas, as derivadas mais distantes, devido o crescimento das próprias células, perdem a radiação.

Outro aspecto, também destacado por Lima & Menezes (2008) é que as iniciais endodérmicas, quando estimuladas pelo aumento do tamanho das células do córtex intermediário, podem apresentar, além de divisões periclinais que levam à formação do córtex radiado, divisões anticlinais que levam à formação de duas células iniciais endodérmicas que passam a ter somente divisões periclinais, até serem novamente estimuladas a apresentar divisão anticlinal.

Ainda outra observação realizada por Lima & Menezes (2008) diz respeito ao momento em que as iniciais deixam de se dividir e passam a sofrer diferenciação, transformando-se na endoderme. Percebe-se que quando se dá a mudança, algumas células ainda apresentam uma divisão periclinal, formando nova derivada, que não aparece em todas as células da endoderme, semelhante ao visto em *Scleria* (Cyperaceae) por Lima & Menezes (2008) e em Comellinaceae por Elbl (2008).

Chama-se a atenção para a presença de um tecido, na região da base da raiz, formado por apenas uma camada de células do córtex interno ao redor da endoderme apresentando espessamento em U. Isso difere do tipo

de espessamento encontrado por Menezes et al. (2005) para o córtex da raiz de *Cyperus papyrus*, formado por várias camadas de células espessadas.

Em regiões mais próximas ao ápice, ou intermediárias, a medula apresenta-se apenas com parede primária e não esclerenquimatosa, como o dito por Kauff et al. (2000) para a ordem Asparagales. Mas nas regiões basais, todo o parênquima medular fica lignificado.

Estudos recentes realizados por Benfey (1999), divulgados no trabalho de nome sugestivo “Is the shoot a root with a view?” demonstram que genes encontrados na formação das raízes, também possuem funções similares no caule, tornando evidente o argumento defendido pelas autoras Menezes et al. (2005) de que os tecidos, como endoderme e periciclo, são encontrados contínuos nos órgãos vegetativos.

Finalmente, chama-se a atenção para o tecido de revestimento encontrado nas espécies *Renealmia petasites* e *Costus spiralis*. Aparentemente, trata-se de um velame, especialmente, em *Costus* lembra muito o velame visto em *Dyckia* (Pita & Menezes, 1996) e em Commelinaceae (Elbl, 2008), além de em Cyperaceae e Velloziaceae (Porembski & Barthlott, 1995). Somente poderá ser esclarecido através de secções longitudinais do delicado ápice dessas raízes, ainda sob a coifa, para ver se as camadas se originaram da protoderme ou não.

5.6 Considerações Finais

Neste capítulo, foi possível observar que, apesar do enfoque deste estudo ter sido sobre as famílias Zingiberaceae e Costaceae, a presença da endoderme com atividade meristemática é um evento generalizado entre as plantas vasculares. Essa endoderme é capaz de produzir nessas famílias parte do córtex radicular e, essa atividade meristemática é visível devido ao fato do córtex ser radiado junto ao cilindro central. O tamanho das células radiadas junto ao periciclo, tecido interno e adjacente a endoderme, é menor do que o tamanho das células corticais que fazem parte das fileiras radiadas mas que estão mais próximas da endoderme.

Muitos autores, desde o início do século XX, já notaram a presença dessa radiação do córtex radicular (Priestley & North, 1922; Williams, 1947, Hurst 1956 apud Van Fleet, 1961). Menezes et al. (2005) denominou essas células do córtex radiado de derivadas da endoderme meristemática (DEM) e ressaltou a importância da atividade meristemática da endoderme na formação do corpo primário da raiz.

5.7 Referências Bibliográficas

- BENFEY, P. N. 1999. Is the shoot a root with a view? *Current Opinion in Plant Biology* 2: 39-43.
- 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.
- ELBL, P. M. 2008. Estudos em Commelinaceae: espessamento primário em caule, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- GERLACH, D. 1984. Botanische mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- HEIMSCH, C. 1951. Development of vascular tissues in barley roots. *American Journal of Botany* 38: 523-537.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- KAUFF, F., P. J. RUDALL, & J. G. CONRAN. 2000. Systematic root anatomy of Asparagales and other monocotyledons. *Plant Systematic Evolution* 223: 139-154.
- KRAUSS, J. E., & M. ARDUIN. 1997. Manual Básico de métodos em Anatomia Vegetal. EDUR, Rio de Janeiro.
- LIMA, V. F. G. A. P., & N. L. D. MENEZES. 2008. Endodermis with meristematic activity in roots of species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 26: 1-6.
- LUX, A., & M. LUXOVÁ. 2003/4. Growth and differentiation of root endodermis in *Primula acaulis* Jacq. *Biologia Plantarum* 47: 91-97.
- 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.
- PITA, P. B., & N. L. MENEZES. 1996. Considerações anatômicas em raízes de *Dickia heloisae* L. B. Smith (Bromeliaceae), com especial referência ao velame 48º Congresso Nacional de Botânica, Nova Friburgo/RJ: 260-260.
- POPHAM, R. A. 1955. Levels of Tissue Differentiation in Primary Roots of *Pisum sativum*. *American Journal of Botany* 42: 529-540.
- Porembski, S., & W. Barthlott. 1995. On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. *Nordic Journal of Botany* 15: 625-629.

- PRIESTLEY, J. H., & E. E. NORTH. 1922a. Physiological studies in plant anatomy III. The structure of the endodermis in relation to its function. *New Phytologist* 21: 8-139.
- SEAGO, J. 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.
- TOMLINSON, P. B. 1961. Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *Botanical Journal of Linnean Society* 58: 55-78.
- VANFLEET, D. S. 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.