Ricardo Silva Batista Vita

**Arquitetura vascular dos sistemas caulinar e radicular em
Commelinaceae**

**Vascular architecture of shoot and root systems in
Commelinaceae**

Tese apresentada ao Instituto
de Biociências da
Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de
Doutor em Botânica, na Área
de Anatomia Vegetal.

Orientadora: Dra. Gladys
Flávia de Albuquerque Melo de
Pinna

São Paulo
2018

RESUMO

O sistema vascular de monocotiledôneas, incluindo Commelinaceae, tem sido estudado desde o sec. 17, sendo uma das maiores dificuldades em estudar esse sistema a grande quantidade de feixes vasculares e a complexidade de suas conexões, especialmente nas espécies que possuem plexo vascular nodal. As variações no sistema vascular não se restringem à relação caule/folha, uma vez que as raízes também podem apresentar certo grau de complexidade. Neste trabalho buscamos entender e apresentar uma arquitetura vascular em Commelinaceae baseado na reconstrução direta de análises tridimensionais dos sistemas caulinar e radicular. Para isto, foram analisadas amostras de caule (20 espécies) e raiz tuberosa (7 espécies) da família Commelinaceae, a partir de representantes das duas tribos de Commelinoideae (Commelineae e Tradescantieae). O rastreamento do sistema vascular no ápice caulinar mostrou que os feixes vasculares caulinares (em fase procambial) começam a ser distinguidos no 4º fitômero, a partir do ápice caulinar. A atividade meristemática do periciclo e o incremento foliar foram os principais fatores de espessamento primário do caule. A partir de análises tridimensionais complementares, como microscopia confocal, microtomografia computadorizada, vetorização gráfica e diafanização *whole mount* foram construídos modelos tridimensionais da arquitetura vascular em Commelinaceae. Nestes modelos foi possível verificar uma categoria de feixes ainda não relatada para Commelinaceae e que os feixes periféricos não são interrompidos ou terminam cegamente na periferia da medula. Três padrões de plexo vascular nodal são propostos, nos quais todos os feixes vasculares se conectam por meio de traqueídes. Para raiz tuberosa, dados morfométricos foram obtidos com auxílio do *software* ImageJ e vetorização gráfica foi utilizada para rastreamento do sistema vascular. Os resultados mostram quatro variações anatômicas do cilindro vascular e a quantificação morfométrica das características responsáveis por estas variações.

ABSTRACT

The vascular system of monocotyledons, including Commelinaceae, has been studied since 17th century, and one of the greatest difficulties in studying these systems is the great number of vascular bundles and the complexity of their connections, especially the species that have vascular nodal plexus. The variations in the vascular system are not restricted to the stem-leaf relation, since the roots can also present some degree of complexity. In this work we seek to understand and present a vascular architecture for Commelinaceae based on the direct reconstruction of 3D analyzes of shoot and root systems. Samples of stem (20 species) and tuberous root (7 species) of the Commelinaceae were analyzed including two tribes of Commelinoideae (Commelineae e Tradescantieae). The tracing of the vascular system in the shoot apex showed that the vascular bundles (in the procambial phase) begin to be distinguished in the 4th phytomer, from the apex. The meristematic activity of the pericycle (in the procambial phase) and the leaf increment were the main factors of primary stem thickening. From complementary 3D analyzes, such as confocal microscopy, computer microtomography, graphic vectorization and whole mount diaphanization, three-dimensional models of the vascular architecture were constructed from Commelinaceae. In these models it was possible to verify a category of bundles not yet reported for Commelinaceae and that the peripheral bundles are not interrupted or end blindly in the periphery of the vascular cylinder. Three patterns of nodal vascular plexus are proposed, in which all vascular bundles are connected by means of tracheids. For tuberous root, morphometric data were obtained by the aid of ImageJ software and graphic vectorization was used to trace the vascular system. The results show four anatomical variations of the vascular cylinder and the morphometric quantification of the characteristics responsible for these variations

Introdução Geral

O sistema vascular caulinar em monocotiledôneas é caracterizado pela ausência do cilindro vascular e câmbio presentes nas eudicotiledôneas, constituindo-se de feixes vasculares distribuídos na região medular (Esau, 1977; Fahn, 1982).

Dependendo da família estes feixes podem formar conexões entre si (ex: Arecaceae) ou com plexos vasculares nodais (Commelinaceae, Poaceae, Dioscoreaceae) (Mohl, 1845; De Bary, 1877; Fisher & French, 1976). As conexões entre dois feixes a nível caulinar são chamadas de pontes (Zimmermann & Tomlinson, 1967; Esau, 1977), enquanto as conexões na região nodal constituem uma rede anastomosada de elementos vasculares denominada de plexo vascular nodal. O sistema caulinar de Commelinaceae é caracterizado pela presença de dois plexos vasculares na região dos nós, sendo um interno e outro externo, fundamentais para a organização da arquitetura vascular deste grupo.

As folhas de monocotiledôneas geralmente apresentam feixes de menor calibre (feixe menor) alternado com feixes de maior calibre (feixe maior) que se conectam ao sistema de feixes axial do caule Esau (1977). Em seção transversal estes feixes podem estar distribuídos em anéis na região dos internós onde os feixes menores geralmente são periféricos e adjacente ao periciclo, enquanto os feixes maiores estão distribuídos no centro da medula (De Bary, 1877; Esau, 1977.), cuja nomenclatura é bastante variada na literatura. Na periferia do cilindro vascular, além dos feixes menores, podem ser encontrados os feixes caulinares (Guillaud, 1878; Haberlandt, 1914; Beck, 2010), enquanto no centro a medula, até o momento, tem sido reportado a presença apenas de feixes maiores (Esau, 1977).

Historicamente, a presença do plexo vascular nodal tem desencorajado muitos autores a investigar a arquitetura vascular dos grupos de monocotiledôneas (Bell, 1980)

e os poucos trabalhos existentes não disponibilizam técnicas muito precisas para demonstrar a complexidade desta anastomose de elementos vasculares.

Em Commelinaceae, o sistema vascular tem sido analisado desde o século 19 sempre descrevendo feixes que se conectam com as folhas e feixes próprios do caule, além de relatarem uma anastomose na região nodal (Lestiboudois, 1840; De Bary, 1877; Holm, 1906; Scott & Priestley, 1925).

Apesar dos esforços destes pesquisadores, o sistema vascular não foi totalmente explicado, mesmo entre autores atuais. Dentre estes trabalhos, pouco foi mencionado sobre a relação entre o plexo vascular e os produtos do eixo caulinar, bem como sua influência na arquitetura vascular. Para ampliar o conhecimento sobre o sistema vascular em Commelinaceae, estendemos as análises para o sistema subterrâneo, com foco na distribuição do sistema vascular em diferentes gêneros com raiz tuberosa.

Neste trabalho buscamos compreender a arquitetura vascular no sistema caulinar e das raízes tuberosas de Commelinaceae, incluindo as relações dos plexos vasculares (externo e interno) com a morfoanatomia caulinar e os diferentes padrões de organização vascular das raízes tuberosas. Para isto foi necessário entender a distribuição e conexões do sistema vascular do caule e raiz tuberosa, através da análise do percurso dos feixes vasculares e da expansão do cilindro vascular das raízes.

Contextualizando os principais temas abordados nesta tese, abaixo introduzimos, de forma resumida, os aspectos relativos à diversidade morfológica dos sistemas caulinar e radicular em Commelinaceae, além da complexidade do sistema vascular em monocotiledôneas. Por fim, apresentamos a estrutura da tese destacando as principais contribuições de cada capítulo.

Aspectos morfológicos e anatômicos dos órgãos vegetativos em Commelinaceae

Os representantes da família Commelinaceae são plantas perenes, incluindo quase todas as espécies de floresta, podendo ocorrer espécies anuais, as quais são geralmente terrestres e mesofíticas, sendo poucas espécies aquáticas. Espécies trepadeiras são geralmente encontradas em florestas (ex: *Palisota* e *Dichorisandra*) (Faden, 1998), entretanto é comum algumas espécies utilizarem outras plantas como suporte para atingir alturas mais elevadas. A maioria das espécies é decumbente, enquanto as eretas esta quase que restritas ao *Dichorisandra* (Tomlinson, 1966).

O sistema subterrâneo, em Commelinaceae, pode apresentar raízes fibrosas e tuberosas. Raiz tuberosa é um órgão modificado de reserva encontrado em plantas vasculares que geralmente acumulam água, carboidrato ou proteína (Stevens, 1911; Bresinsky *et al.*, 2013; Apezato-da-Gloria, 2015). Em uma definição genérica de raízes tuberosas, Gregory (1965) descreve como sendo o alongamento das raízes pela deposição de amido e aumento do peso e volume do tecido característico deste órgão. Em Commelinaceae, as raízes fibrosas (i.e., raiz não-espessada) apresentam maior proporção de córtex em relação ao estelo, conforme demonstrado por Arber (1925), Aundhe & Deokule (2001) e Hofreiter & Tillich (2002). No entanto, em raízes tuberosas esse padrão pode ser mantido ou apresentar expansão do estelo durante o processo de tuberização (Arber, 1925; Hofreiter & Tillich, 2002).

As raízes podem ser apenas fibrosas (finas), ou fibrosas e tuberosas (Faden, 1985) (Fig. 1). As raízes tuberosas podem ser cônicas, fusiformes ou uniformemente espessadas (Fig. 1).

Fig. 1. Sistema subterrâneo de A) *Commelina platyphylla*. Seta preta indicando raiz tuberosa cilíndrica. B) *Dichorisandra leucophthalmus* HOOK. Seta preta indicando raiz tuberosa fusiforme. C) *Dichorisandra radicalis* Nees & Mart.. Seta preta indicando raiz tuberosa fusiforme. Seta vermelha indicando raiz fibrosa. RL=raiz lateral.

Quanto ao sistema caulinar, a presença de rizoma é muito rara, sendo frequente a ocorrência de estolões em espécies de floresta, além de bulbos e cormos reportados em *Cianotis* (Faden, 1985). A filotaxia é alterna espiralada ou dística podendo apresentar duas filotaxias no mesmo indivíduo, separando a fase vegetativa da fase reprodutiva (Faden, 1985). Na maioria das espécies, a fase vegetativa possui filotaxia alterna espiralada no ápice caulinar e alterna dística na fase adulta (Fig. 2). Em outras espécies, a exemplo do gênero *Dichorisandra*, em ambas as fases vegetativa e reprodutiva, a filotaxia é espiralada. Segundo Tomlinson (1966) ocorre o contrário, onde a filotaxia dística é uma condição inicial, que subsequentemente e quase de imediato é omitida e torna-se espiral na fase adulta. Em espécies como *Tradescantia spatacea* e *Callisia fragans* a filotaxia é alterna espiralada.

Fig 2. *Tripogandra diuretica* com filotaxia alterna espiralada no ápice e alterna dística na fase adulta.

Essa filotaxia quando associada a curtos internós produz uma filotaxia semelhante a

rosetas (verticilada). A bainha foliar é fechada podendo ocasionalmente romper com o desenvolvimento de um ramo ou inflorescência. A parte aérea é suculenta e as folhas podem ser membranosas ou carnosas. A suculência das folhas (Fig. 3) pode ser atribuída à epiderme ou à hipoderme, e em algumas

Fig 3. Folha de *Cyanotis somaliensis* com hipoderme aquífera.

espécies compreende mais da metade da espessura foliar (Faden, 1998). A venação é paralelinérvea com nervuras, geralmente, conspícuas e numerosos feixes comissurais. Canais de ráfides estão presentes em todas as espécies, exceto no gênero *Cartonema* (Faden, 1985).

Sistema vascular no eixo caulinar

Feixe vascular: O sistema vascular primário de angiospermas é constituído de feixes vasculares, predominantemente colaterais, que podem variar em tamanho, organização dos elementos vasculares e posição relativa em seção transversal (Esau, 1977).

Os feixes podem ainda ser bicolaterais (floema externo / xilema interno / floema externo) ou concêntricos (anfivasal ou anficrival) (Esau, 1977). O feixe anficrival possui xilema circundado por floema enquanto o anfivasal possui floema circundado por xilema (Esau, 1977). Em monocotiledôneas (Araceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae) os feixes anfivasais ocorrem em posições específicas do eixo caulinar e parecem ser filogeneticamente bastante especializados (Esau, 1977).

Em muitas monocotiledôneas não é possível distinguir o cilindro vascular do córtex (Fahn, 1982; Bresinsky *et al.*, 2013), por outro lado em algumas famílias (i.e., Commelinaceae) o cilindro vascular é bem demarcado pelo periciclo e pela endoderme. Em Commelinaceae, a endoderme em algumas regiões do caule pode apresentar estria de Caspary (Fig. 4A) e amido (Fig. 4B).

Fig 4. Secções transversais do caule de A) *Dichorisandra leucophthalmus*. Seta indicando estria de Caspary. B) *Tradescantia zebrina* colorida digitalmente. Endoderme com amido (amarelo) e feixe vascular (rosa-claro). Destaque da mesma região em menor aumento.

De acordo com Fahn (1982), em Poaceae são reconhecidos dois tipos de arranjo dos feixes vasculares:

- 1) Os feixes vasculares são organizados em dois anéis, onde o anel mais interno é constituído de feixes maiores e o anel mais externo de feixes menores,
- 2) Os feixes vasculares estão espalhados por toda seção transversal do caule, sem uma distinção em anéis.

Um feixe vascular no caule (feixe axial) pode ser contínuo com um feixe foliar (veia) formado um sympodio (Esau, 1977; Beck, 2010). A conexão ou extensão do feixe axial em direção à base da folha é denominada traço foliar (Esau, 1977; Raven, 2005; Beck, 2010; Bresinsky *et al.* 2013). O termo traço foliar tem sido utilizado, pelo menos, desde o sec. 17, sendo um dos registros mais antigos da utilização do termo traço foliar (*Blattspuren*) encontrado em *Die Anatomie der pflanzen* de Malpighi (1675). Segundo

Stevens (1911) os feixes presentes no caule anatomicamente visíveis na folha são chamados traços foliares, assim, o número total de feixes que pertencem a uma folha formam um traço foliar. O conceito de que um traço é constituído de um ou mais feixes, também foi utilizado por De Bary (1877) ao afirmar que “*cada cotilédone tem um traço foliar de dois feixes {a,b}, os quais se tornam unidos em um na porção abaixo do caule hipocotiledonar*” (Fig. 5).

Fig 5. Esquema do curso dos feixes de plântula de *Lupinus lehmanni*. Adaptado de De Bary (1877).

Para a maioria dos autores, monocotiledôneas possui três tipos de feixes: maiores, menores e os caulinares (Guillaud, 1878; De Bary, 1877; Haberlandt 1914; Scott & Priestley, 1925; Esau, 1943; Fahn, 1982; Beck, 2010). Os feixes menores formam traços foliares com maior frequência que os feixes maiores (Fahn, 1982). Cada feixe menor alcança a posição mais central da medula, quando seguidos da base para o ápice, e então mudam de direção bruscamente em direção à periferia (Fahn, 1982). Os feixes maiores se estendem mais ao centro do caule na maioria das monocotiledôneas (Esau, 1977; Fahn, 1982), e todos os feixes (maiores e menores) em parte de seu curso são encontrados na região periférica (Fahn, 1982). Quando os feixes da região central são seguidos da base

para o ápice, rotacionam uniformemente e descrevem uma hélice na direção do espiral filotático (Fahn, 1982).

De acordo com De Bary (1877), os feixes caulinares são feixes considerados próprios do caule, uma vez que estes não são contínuos com os feixes da folha e portanto não formam traços foliares. Segundo Esau (1954, 1977) é possível fazer uma distinção topográfica entre o caule e a folha, bem como entre o tecido vascular de ambos. A autora descreve ainda que, em termos de desenvolvimento, o sistema vascular primário do caule talvez seja independente do sistema vascular das folhas na maior parte. Assim, o termo “tecido vascular caulinar” é apropriado para designar um tecido vascular que não mostra influência direta das folhas, portanto, nesta definição, tanto os traços foliares como tecido vascular caulinar são tecidos do caule.

De acordo com Kumazawa (1946) existem três tipos de feixes vasculares no caule de *Zea mays*: 1) os feixes derivados da nervura central e os laterais mais largos que penetram profundamente no interior do caule e depois se conectam com a periferia nos nós mais baixos; 2) feixes laterais menores, que imediatamente ao entrar no caule, ocupam a posição de feixes periféricos mais externos e 3) representado pelos feixes que são mais reduzidos e que desaparecem gradativamente no córtex próximo ao nível dos nós.

De acordo com alguns autores (Zimmermann, 1972; Esau, 1977), o sistema vascular das monocotiledôneas pode ser dividido em sistema vascular interno, constituído de feixes vasculares maiores e sistema externo, constituído de feixes vasculares menores e caulinares. Para Esau (1977), no sistema interno os traços foliares são conectados com feixes verticais contínuos e no sistema externo são conectados com feixes que terminam cegamente no córtex. Essa diferença é um resultado da diferenciação relativamente tardia dos feixes mais externos (Zimmermann & Tomlinson, 1968; Esau, 1977).

Frequentemente os feixes vasculares em monocotiledôneas são descritos como espalhados aleatoriamente (Esau, 1977; Fahn, 1982; Beck, 2010; Bresinsky *et al.*, 2013), mas também podem estar organizados em anéis (Arber, 1925). Em *Cyperus involucratus* Rottb. (Cyperaceae) foi demonstrado por Korn (2016) que os feixes são claramente ordenados e que o termo atactostelo seria inadequado, pois significa sem ordem. O autor sugere o termo placostelo para monocotiledôneas e cilcostelo para o caule das eudicotiledôneas. Em Commelinaceae os feixes estão organizados em anéis concêntricos no cilindro vascular (Scott and Priestley, 1925), que segundo a classificação de Korn (2016) seria um placostelo.

Plexo vascular: Plexo vascular é uma região de conexão entre o sistema vascular de um órgão ao sistema vascular de outro órgão de identidade diferente como ocorre entre caule e a raiz adventícia (Shane, 2000) (Fig. 6A-B) ou de mesma identidade como ocorre entre a raiz principal e a raiz lateral (Beck, 2010) (Fig. 6C). Em algumas monocotiledôneas pode ocorrer um tipo especial de plexo na região dos nós, chamado “plexo vascular nodal” (Fig 6D-E). Segundo Esau (1977) essas monocotiledôneas possuem uma placa nodal com rede de feixes vasculares. Nesta região acontece uma proliferação de elementos traqueais interligando os feixes vasculares do caule aos traços foliares e feixes caulinares (Fig. 6B), formando uma rede anastomosada de elementos vasculares. Esses elementos traqueais geralmente são traqueídes, predominantes nas conexões laterais entre feixes adjacentes (Haberlandt, 1914), estabelecendo conexões em todas as direções (Brouwer, 1953), dependendo do grupo estudado. É possível encontrar diferentes denominações para este plexo como *anastomosis* (De Bary, 1877), *anastomosés* (Guillaud, 1878), *nodal complex* (Chrysler, 1906), *anastomoses* (Haberlandt, 1914), *nodal complex* (Evans, 1928), *anastomosing strands* (Scott & Priestley, 1925) ou *nodal plexus* (Arber, 1930; Sharman,

1942; Kumazawa, 1946; Shane, 2000). Apesar destes trabalhos mencionarem a existência do plexo vascular nodal, pouca informação foi fornecida sobre sua estrutura.

Nem todas as famílias de monocotiledôneas possuem plexo vascular nodal. Poaceae, Commelinaceae, Costaceae, Dioscoreaceae, Gramineae e Smilacaceae são grupos que possuem um plexo vascular que demarca a região nodal (Sharman, 1942; Fisher, 1973; Fisher & French, 1976). Quando a espécie possui plexo vascular nodal, os feixes se conectam através de uma rede anastomosada de elementos traqueais, enquanto nas espécies que não possuem plexo vascular nodal os feixes simplesmente conectam-se diretamente entre si ou através de pontes. Em Araceae os feixes maiores, ao longo do eixo caulinar, conectam-se por meio de pontes (Zimmermann & Tomlinson, 1967).

Assim como os feixes vasculares são divididos em dois sistemas, o plexo vascular nodal em Commelinaceae também está dividido em duas regiões distintas: plexo vascular nodal externo (PVE) e plexo vascular nodal interno (PVI) (Fig. 6E-F)

Fig 6. A-C. Secções transversais de A) *Dichorisandra radicalis* Nees & Mart. mostrando o sistema vascular da raiz adventícia conectado ao plexo vascular externo (PVE) do caule. B) Destaque em maior aumento da figura (A) mostrando elementos traqueais do PVE adjacentes ao feixe vascular do caule. C) *Palisota barteri* Hook. indicando plexo vascular entre a raiz principal e uma raiz lateral. Ao menos quatro polos de protoxilema estão conectados ao sistema vascular da raiz lateral. D) Secção longitudinal de *Dichorisandra radicalis*. Mostrando elementos traqueais do plexo vascular interno (PVI). E-F. Secções transversais de E) *Tradescantia fluminensis* Vell. e F) *Commelina platyphylla* Klotzsch ex Seub. mostrando PVI e PVE com diferente arranjo dos elementos traqueais.

Estrutura geral da tese

Este trabalho está dividido em três capítulos que abordam o sistema vascular em Commelinaceae. O primeiro capítulo é uma continuidade da dissertação de mestrado com incorporação de novos dados obtidos a partir de técnicas de confocal. Neste capítulo foi abordado a atividade meristemática do caule de três espécies de Commelinaceae com o objetivo de tentar entender como os cordões procambiais se organizam no ápice caulinar, a partir da técnica de vetorização gráfica para rastrear o curso dos feixes. O segundo capítulo é uma continuação do primeiro e aborda o curso dos feixes, o plexo vascular nodal e as conexões com os produtos do eixo caulinar em 16 espécies de Commelinaceae. Para este capítulo foram utilizadas técnicas de análise tridimensional (microscopia confocal, microtomografia computadorizada, vetorização gráfica e diafanização *whole mount*) além de técnicas convencionais em anatomia vegetal (historesina, paraplast, morfometria, etc). No terceiro e último capítulo foram selecionadas sete espécies de Commelinaceae que apresentam raízes tuberosas cilíndricas e fusiformes, focando em aspectos quantitativos e qualitativos dos processos envolvidos no entumescimento, com ênfase na organização do sistema vascular.

Conclusões gerais

O sistema vascular de monocotiledôneas é complexo e suas conexões obscuras. Neste trabalho buscamos ilustrar de forma mais clara a arquitetura vascular em Commelinaceae utilizando algumas das técnicas mais recentes em análises tridimensionais não invasivas, com suporte de técnicas convencionais em anatomia vegetal e vetorização gráfica.

O primeiro capítulo representa o início dos estudos sobre a vascularização em Commelinaceae onde, por meio de vetorização gráfica, a distribuição dos cordões procambiais no ápice caulinar foi proposta, bem como a atividade meristemática e o espessamento primário do caule. A partir destas análises foi possível perceber que grupos diferentes de feixes surgiam em tempos diferentes, assim verificamos que alguns feixes surgem a partir do quarto fitômero sem conexão com as folhas. Registramos ainda que o espessamento primário do caule ocorre uniformemente a partir do meristema apical, não havendo um tecido meristemático com maior ou menor atividade que o outro. O meristema intercalar é contínuo com a zona periférica do meristema apical, mas não está

restrito apenas à periferia, compreendendo toda a extensão transversal da base do internó. Os modelos gráficos mostram, parcialmente, a relação entre o aumento do diâmetro caulinar e o incremento foliar, sendo o principal fator de espessamento caulinar.

O segundo capítulo é o aperfeiçoamento das análises propostas no primeiro capítulo, com um número maior de espécies estudadas. Mais de dois anos de testes e análises foram necessários para ajustar os protocolos utilizados para cada equipamento. Com os resultados em mãos, demos início a fase de adequação dos resultados aos *softwares* e configuração de *hardware* disponíveis. Os dados gerados pelo Micro-CT são pesados e é necessário um computador adaptado para realizar as análises e gerar um modelo 3D. Utilizando microscópio confocal e micro-CT foi possível obter secções transversais mais precisas, que permitiram construir modelos 3D por meio de segmentação automática (sem interferência humana) e segmentação manual ou mista (com interferência humana) corrigindo artefatos gerados pelo contraste das amostras.

Ao comparar os resultados dos modelos 3D com as análises de vetorização, diafanização e secções seriadas, novos dados foram revelados sobre o sistema vascular em Commelinaceae. Uma nova categoria de feixe vascular foi proposta com base no seu curso, distribuição e organização anatômica, os feixes centrais, não mencionados na literatura. Outra questão que também causava desconfiança era a possibilidade de um feixe descontínuo ao longo do internó, citado na literatura como feixe que termina cegamente ou interrompido. A análise combinada das técnicas 3D e as técnicas convencionais em anatomia vegetal permitiram mostrar que estes feixes não são interrompidos, nem terminam em um ponto cego, eles apenas possuem diferenciação tardia, uma vez que sua porção basal está localizada na base do internó, ou seja, no meristema intercalar. Não menos importante, verificou-se que em Commelinaceae o termo anfigasal encontrado na literatura, representa uma curta região de transição na região nodal, resultado da fusão de feixes colaterais. Também não havia sido reportado que dentre os feixes menores, os dois feixes das margens foliares possuem um percurso diferente dos demais.

Conceitos aparentemente simples e bem estabelecidos, mas que devido ao vício de linguagem acadêmica, sua utilização tem se tornado inconsistente entre os botânicos foram resgatados neste trabalho. O termo traço foliar foi o que mais chamou atenção pela forma que seu significado foi desviado do conceito original. Inicialmente um traço foliar podia conter um ou mais feixes, atualmente o traço foliar é utilizado como sinônimo do próprio feixe vascular. O termo simpódio... bem, esse nunca deve ter sido pronunciado

anteriormente, mas atualmente significa apenas uma forma de crescimento ramificado, entretanto um simpódio é também um feixe, aquele que é contínuo entre o caule e a folha. Outro termo desnecessário é o feixe cortical, pois já existe uma denominação para tal: traço foliar. O traço foliar é o segmento do simpódio que atravessa o córtex para se conectar ao segmento deste simpódio que está no caule (feixe axial). Quando este segmento atravessa o córtex transversalmente é chamado de traço foliar, mas quando este traço foliar atravessa o córtex axialmente por mais de um internó, antes de se conectar ao feixe axial do caule, é chamado feixe cortical, ou seja, é o próprio traço foliar. Isto significa que usamos dois termos para a mesma estrutura anatômica, e pior, com sentidos diferentes.

No terceiro capítulo as diferentes morfologias das raízes tuberosas motivaram a análise anatômica, a partir da qual verificamos que a distribuição do sistema vascular está diretamente relacionada ao intumescimento das raízes tuberosas. As análises preliminares mostraram que nas raízes fusiformes há uma expansão e fragmentação do sistema vascular enquanto nas cilíndricas apenas o córtex se expande. Além disso dentre as raízes tuberosas e cilíndricas os padrões de organização variavam entre as espécies, mesmo entre as raízes de mesmo formato. Para comprovar que as diferentes espécies possuem diferentes padrões de organização do cilindro vascular foram necessárias análises qualitativas e quantitativas. Os resultados mostram quatro variações anatômicas do cilindro vascular e a quantificação morfométrica das características responsáveis por estas variações. Os quatro padrões encontrados nas sete espécies analisadas sugerem que outros gêneros podem apresentar variações ou que se enquadrem nos padrões apresentados, servido como caráter taxonômico. A presença de pelos radiculares bifurcados e canais secretores ainda não havia sido reportado na literatura de Commelinaceae, e possui um provável valor taxonômico para o grupo, sendo necessário ampliar as análises para outras espécies. Tão peculiar quanto as novidades anteriores, a invaginação do floema na raiz tuberosa de *Dichorisandra maranthoides* foi uma surpresa, e também não há relato desta característica em nenhuma literatura revisada até o momento.

Com base no que foi observado neste trabalho, concluímos que o estudo do sistema vascular do caule e raiz pode auxiliar no entendimento da influência da arquitetura vascular na morfoanatomia de Commelinaceae, contribuindo assim com informações para elucidar as relações entre o caule e seus produtos.

A partir das metodologias utilizadas neste estudo foi possível analisar qualquer sistema biológico capaz de emitir fluorescência ou com contraste de densidade molecular

suficiente para ser detectado pela emissão de raio-X, gerando posteriormente um modelo 3D do sistema ou estrutura desejado. Além da contribuição para a pesquisa científica, e tão importante quanto, é a transposição didática. Os sistemas, estruturas, órgãos e até marcações moleculares poderão ser visualizados em 3D, seja por meio audiovisual, seja por meio de modelos 3D físicos. Estes modelos podem tornar o ensino de estruturas biológicas menos abstrato e mais interativo, uma vez que também é possível produzir modelos 3D na forma de peças montáveis. Para as instituições com maior dificuldade de acesso à equipamentos de análise tridimensional, também é possível produzir imagens 3D a partir da vetorização gráfica.

Referências Bibliográficas

- Arber, A. (1925). *Monocotyledons: a morphological study*. Cambridge. University Press, Cambridge.
- Arber, A. (1930). Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories. *New Phytologist*, 29(5), 297-315.
- Aundhe, D. J., & Deokule, S. S. (2001). Studies on root morphology of *Chlorophytum Ker-Gawl*. *Journal of Phytological Research*, 14(2), 195-197.
- De Bary A 1877 *Comparative anatomy of the vegetative organs of the phaeogams and ferns*. (Translation by Bower FO, Scott DH, 1884). Oxford: Clarendon Press.
- Beck, C. B. (2010). *An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century*. Cambridge University Press.
- Bell, A. (1980). The vascular pattern of a rhizomatous ginger (*Alpinia speciosa* L. Zingiberaceae). 1. The aerial axis and its development. *Annals of Botany*, 46(2), 203-212.
- Bresinsky, A., Körner, C., Kadereit, J. W., Neuhaus, G., & Sonnewald, U. (2013). *Strasburger's plant sciences: including prokaryotes and fungi* (Vol. 1). Springer.

- Brouwer, R. (1953). The arrangement of the vascular bundles in the nodes of the Dioscoreaceae. *Acta botanica neerlandica*, 2(1), 66-73.
- Chrysler, M. A. (1906). The nodes of grasses. *Botanical Gazette*, 41(1), 1-16.
- Esau, K. (1943). Ontogeny of the vascular bundle in *Zea mays*. *Hilgardia*, 15(3), 325-368.
- _____, K. 1954. Primary vascular differentiation in plants. *Biological Reviews*, 29(1), 46-86.
- _____, K. (1977). *Anatomy of Seed Plants*. 2nd edn. J.
- Evans, A. T. (1928). Vascularization of the node in *Zea mays*. *Botanical Gazette*, 85(1), 97-103.
- Faden, R. B. (1985). Superorder Commeliniflorae. *In: The Families of the Monocotyledons* (pp. 374-460). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Faden, R. B. (1998). Commelinaceae. Pp. 109–128 in K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants. Vol. IV. Flowering plants. Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*.
- Fahn, A. (1982). *Plant Anatomy*. 3rd edn.
- Fisher JB (1973). Control of Growth and Development in the Monocotyledons. *Q Rev Biol*, 48:291-298.
- Fisher, J. B., & French, J. C. (1976). The occurrence of intercalary and uninterrupted meristems in the internodes of tropical monocotyledons. *American Journal of Botany*, 510-525.

- Guillaud, A. J. (1878). Recherches sur l'anatomie comparee et le developpement des tissus de la tige des Monocotyledones. Paris: These. Stem anatomy (usually rhizomes). Polygonatum, 20-9.
- Haberlandt, G. (1914). Physiological plant anatomy. Macmillan and Company, limited.
- Hofreiter, A. & Tillich, H.-J. (2002). Root anatomy of the Commelinaceae (Monocotyledoneae). Feddes Repertorium, 113, 231–255.
- Holm, T. (1906). Commelinaceæ: Morphological and Anatomical Studies of the Vegetative Organs of Some North and Central American Species (Vol. 10). US Government Printing Office.
- Korn, R. W. (2016). Vascular architecture of the monocot *Cyperus involucratus* Rottb.(Cyperaceae). SpringerPlus, 5(1), 4.
- Malpighi, M. (1675). Die Anatomie der Pflanzen.(Ostwald's Klassiker, No. 120. Engelmann, Leipzig.).
- Mohl, H. (1845). Vermischte Schriften botanischen Inhalts.
- Raven PH, RF Evert, SE Eichhorn (2005). Biology of plants. Macmillan.
- Scott, L. I., & Priestley, J. H. (1925). Leaf and stem anatomy of *Tradescantia fluminensis*, Vell. Botanical Journal of the Linnean Society, 47(312), 1-28.
- Shane, M. W., McCully, M. E., & Canny, M. J. (2000). The vascular system of maize stems revisited: implications for water transport and xylem safety. Annals of Botany, 86(2), 245-258.
- Sharman, B. C. (1942). Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Annals of Botany, 6(22), 245-282.

Stevens, W. C. (1911). *Plant Anatomy from the Standpoint of the Development and Functions of the Tissues, and Handbook of Microtechnic*. P. Blakiston's son.

Tomlinson, P. B. (1966). Anatomical data in the classification of Commelinaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 59(380), 371-395.

Zimmermann, M. H., & Tomlinson, P. B. (1967). Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum*, 48(2), 122-142.

Zimmermann, M. H., & Tomlinson, P. B. (1968). Vascular construction and development in the aerial stem of *Prionium* (Juncaceae). *American Journal of Botany*, 55(9), 1100-1109.