Karen Lucia Mayumi Sasaki

**Estudos morfoanatômicos em órgãos vegetativos de *Cordyline*
fruticosa (L.) Chevalier, *C. australis* (G. Forst.) Endl. e *C.*
spectabilis Kunth & Bouché.**

São Paulo

2015

Karen Lucia Mayumi Sasaki

**Estudos Morfoanatômicos em Órgãos Vegetativos de *Cordyline*
fruticosa (L.) Chevalier, *C. australis* (G. Forst.) Endl. e *C.*
spectabilis Kunth & Bouché.**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas, na Área de Botânica.

Orientador: Prof. Dra. Nanuza Luiza de Menezes

São Paulo

2015

Sasaki, Karen Lucia Mayumi

Estudos Morfoanatômicos em Órgãos Vegetativos de *Cordyline fruticosa* (L.) Chevalier, *C. australis* (G. Forst.) Endl. e *C. spectabilis* Kunth & Bouché.

101 pp.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. *Cordyline* 2. Rizóforo 3. Periciclo 4. MES

I. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a). Nanuza Luiza de Menezes

Orientador(a)

AGRADECIMENTOS:

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo apoio financeiro concedido.

Agradeço à minha orientadora Nanuza Luiza de Menezes sem a qual essa pesquisa nem teria começado. Agradeço pela oportunidade na vida acadêmica, pelos seus ensinamentos e pelo suporte. Agradeço também pelas histórias de vida, pelas histórias de vida engraçadas, pelas histórias engraçadas, e principalmente pelos doces deliciosos que muitas vezes salvaram um estômago que estava vazio, mas que não havia tempo para ser preenchido.

Agradeço à professora Hilda Longhi-Wagner e ao professor Vinícius Castro de Souza pelo envio de fotos, frutos e sementes de *Cordyline australis* e *C. spectabilis*, essenciais para que o presente estudo pudesse ser realizado.

Agradeço ao Homelhan de Lima Barbosa pelo seu trabalho no plantio e cuidado das plantas utilizadas no presente estudo.

Agradeço ao laboratório de Anatomia Vegetal do IB-USP e seus responsáveis pelo local em que maior parte do trabalho foi realizado. Agradeço sobretudo às técnicas Gisele Rodrigues de Oliveira Costa e Tássia Cristina dos Santos, essenciais para o bom funcionamento do laboratório e das pesquisas realizadas nele. Agradeço também ao Vítor Barão que me ensinou como manusear a câmera fotográfica disponível no laboratório.

Agradeço ao laboratório de Genética Humana do IB-USP por permitir o uso do Microtomógrafo e à técnica Simone Ferreira pelo auxílio com a preparação do material, por operar o equipamento e por me ensinar a utilizar os programas a ele associados. Também agradeço ao professor Diego Demarco por sugerir o uso desse equipamento e à Luíza Teixeira Costa por ter me cedido parte do seu tempo reservado no Microtomógrafo, cujo horário estava lotado.

Agradeço ao laboratório de Biologia Celular de Plantas do IB-USP por permitir o uso do fotomicroscópio e à técnica Amanda Ferreira Macedo por me ensinar a utilizá-lo.

Agradeço ao laboratório de Sistemática Vegetal do IB-USP por permitir o uso do fotomicroscópio e à Juliana Hanna Leite el Ottra por me ensinar a utilizá-lo.

Agradeço ao laboratório de Microscopia Eletrônica do IB-USP por permitir o uso do Microscópio Eletrônico de Varredura e ao técnico Irwandro Roberto Pires por me ensinar a processar o material para utilizar o equipamento e por operá-lo.

Agradeço aos funcionários da Secretaria do Departamento de Botânica, sobretudo ao Norberto Palacios e à Cristina França, que não trabalha mais lá, e aos funcionários da Sessão de Pós-Graduação pelo auxílio com os assuntos burocráticos.

Agradeço ao professor José Rubens Pirani, do Laboratório de Sistemática Vegetal do IB-USP, pela bibliografia emprestada e pelos esclarecimentos sobre a sistemática de *Cordyline*.

Agradeço à Mariana Wagner e ao Simon Joseph Mayo pela grande ajuda com o inglês.

Agradeço à todos os professores do departamento de Anatomia Vegetal do IB-USP por diversas dúvidas esclarecidas. Agradeço sobretudo ao professor Diego Demarco e à professora Gladys Flávia de Albuquerque Melo-de-Pinna pelas dicas e auxílio em técnicas nos procedimentos de laboratório, esclarecimento de dúvidas, inclusive burocráticas, dicas e ajuda em diversos assuntos e bibliografia emprestada.

Agradeço à Cristiane Gonçalves da Silva, que foi a primeira pessoa que me instruiu nas técnicas da anatomia vegetal, sem as quais não seria possível desenvolver qualquer pesquisa, à Paula Maria Elbl e à Graziela Cury, por diversas dúvidas esclarecidas, discussões anatômicas, bibliografia sugerida e fornecida e dicas e ajuda em diversos assuntos.

Agradeço ao Rafael Cruz e à Juliana Hanna Leite el Ottra pelo auxílio nos meandros burocráticos da pós-graduação e à Marli Botânico pelo esclarecimento de dúvidas e bibliografia fornecida.

Agradeço à todos os alunos que frequentaram o laboratório de Anatomia Vegetal durante esse período que estive ali, porque de alguma forma, todos deram sua contribuição para que esse trabalho fosse realizado.

Agradeço aos membros da banca de qualificação Gladys Flávia de Albuquerque Melo-de-Pinna, Graziela Cury e Diego Demarco pelas importantes sugestões que deram à minha pesquisa.

Agradeço à Graziela Cury pela ajuda em questões pessoais relacionadas ao bom desempenho durante a realização desse trabalho.

Agradeço à minha família pela minha formação intelectual, sobretudo à minha irmã pelo suporte técnico e apoio nas situações de emergência.

Agradeço ao Rodrigo Kenji Nakagawa, que me acompanhou e me deu suporte em todas as etapas do mestrado. Agradeço as discussões acadêmicas nos momentos de falta de inspiração, sem as quais essa dissertação não teria sido concluída. Agradeço a sua presença, apoio e companhia nos momentos em que as complicações surgiram. Esse trabalho não teria sido realizado sem sua ajuda.

ÍNDICE

Resumo	vii
Abstract	viii
Introdução	1
Objetivos	15
Materiais e Métodos	16
Resultados	20
Discussão	34
Referências Bibliográficas	50
Legendas referentes às ilustrações	
Ilustrações	
Anexos	

RESUMO

As plantas do gênero *Cordyline* possuem estruturas caulinares peculiares geralmente chamadas de rizoma. Um autor do início do século XX sugeriu que havia uma relação entre esse órgão de *Cordyline* e o órgão formador de raiz de *Selaginella*. O termo rizóforo foi originalmente cunhado para *Selaginella* e significa “órgão portador de raízes” e também passou a ser aplicado aos órgãos caulinares subterrâneos de *Vernonia*, *Dioscorea* e *Smilax* e ao que tradicionalmente era chamado de raiz aérea em *Rhizophora mangle*. Recentemente admitiu-se que as estruturas de *Cordyline fruticosa* são rizóforos, mas nenhum estudo de desenvolvimento foi apresentado a fim de confirmar tal hipótese. Rizóforo é um caule com geotropismo positivo não originário da plúmula do embrião, presente em plantas com sistema caulinar bipolar de ramificação, isto é, a planta possui ramos aéreos, as quais tem geotropismo negativo e formam folhas, e ramos basais, os quais tem geotropismo positivo e formam raízes. Em *Cordyline*, os rizóforos se desenvolvem a partir de gemas laterais e possuem crescimento secundário do mesmo modo que o eixo aéreo. O espessamento do caule de *Cordyline* já foi amplamente analisado em sua porção aérea, mas trabalhos a respeito da porção caulinar subterrânea são mais escassos. Esse espessamento é resultado direto e indireto da atuação do periciclo. No corpo primário, o periciclo produz tecido vascular adicional aumentando o diâmetro do caule concomitante com a atividade meristemática da endoderme. O periciclo ainda é o responsável pela formação do MES, o qual proporciona o espessamento secundário e atua de maneira semelhante na porção aérea e no rizóforo, com pequena variação. A vascularização das raízes adventícias conectam-se à vascularização do caule pelo periciclo durante o crescimento primário e pelo MES durante o crescimento secundário. As características morfológicas e anatômicas do rizóforo estão diretamente relacionadas com uma maior produção de raízes, assim, sua principal função é o aumento da rizosfera. Outras funções importantes dessa estrutura é o acúmulo de reservas e a reprodução vegetativa. O presente estudo averiguou a natureza dos órgãos subterrâneos de *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*, através de estudos anatômicos e observações do desenvolvimento ontogenético.

ABSTRACT

Plants of the genus *Cordyline* possess distinctive caulinar structures usually known as rhizomes. An author from the early twentieth century suggested that there was a relationship between this organ in *Cordyline* and the root-generating organ in *Selaginella*. The term rhizophore – meaning "root-bearing organ" – was coined originally for *Selaginella* and was later applied to the subterranean stem organs of *Vernonia*, *Dioscorea* and *Smilax* and to the structures traditionally known as aerial roots in *Rhizophora mangle*. Recently, these structures in *Cordyline* have been categorized as rhizophores, but this hypothesis has not previously been confirmed by any published developmental study. A rhizophore is a stem with positive geotropism which does not arise from the plumule of the embryo, and is present in plants with a stem system having bipolar branching, i.e. with aerial branches, which have negative geotropism and form leaves, and basal branches, which have positive geotropism and form roots. The rhizophores of *Cordyline* develop from lateral buds and have secondary growth of the same type as in the aerial axis. The stem thickening of *Cordyline* has already been extensively studied in its aerial parts, but there are few such studies regarding the subterranean part of the stem. This thickening is the direct and indirect result of the activity of the pericycle. In the primary body, the pericycle produces additional vascular tissue, which increases the diameter of the stem concomitant with the meristematic activity of the endodermis. The pericycle is also responsible for the generation of the STM, which provides the secondary thickening and functions in a similar way in the aerial stem and the rhizophore, with little variation. The adventitious roots vascular tissue are connected to the vascular system of the stem by the pericycle during primary growth and by the STM during secondary growth. The morphological and anatomical features of the rhizophore are directly related to an increased production of roots, and thus its main function is the rhizosphere expansion. Beside that, the rhizophore is important as a storage organ and vegetative reproduction. The present study investigated the structure of the subterranean organs of *Cordyline fruticosa*, *C. australis* and *C. spectabilis* by anatomical techniques and observations of their ontogenetic development.

INTRODUÇÃO

Cordyline é um gênero de monocotiledônea cuja classificação, em geral, é envolta em muitas controvérsias. Inicialmente classificado como Liliaceae (Bentham & Hooker 1883), já foi proposto como integrante de diversas famílias. Entre os pesquisadores que não utilizaram metodologia cladística nas suas classificações, foi por muito tempo considerado como membro da família Agavaceae (Cronquist 1981) e já foi classificado como Dracaenaceae por Takhtajan (1997). Entre os pesquisadores os quais utilizam metodologia cladística, *Cordyline* já foi considerada como táxon da família Asteliaceae (Dahlgren *et al.* 1985), Lomandraceae (Chase *et al.* 1996) e Laxmanniaceae (Judd *et al.* 2008). Atualmente o gênero pertence a Asparagaceae (Stevens 2008) que, segundo Angiosperm Phylogeny Group III (2009), inclui Laxmanniaceae e Agavaceae como subfamílias.

Cordyline conta com aproximadamente 20 espécies válidas e está amplamente distribuída por todo o hemisfério Sul entre a Austrália, Nova Zelândia, sudoeste da Ásia e do Pacífico, se estendendo para a Índia, para o arquipélago Mascarenhas e para a América do Sul, onde se encontra apenas uma espécie, *C. spectabilis* Kunth & Bouché (= *C. dracaenoides* Kunth), no Brasil (Dahlgren *et al.* 1985, Conran & Christophel 1998, Pirani & Cordeiro 2002 e Hinkle 2004 e 2007). Sua maior diversidade concentra-se na Austrália e na Nova Zelândia (Conran & Christophel 1998 e Hinkle 2004 e 2007). Algumas características do gênero são caule aéreo ereto, lenhoso, com ramificação simpodial, filotaxia espiralada com folhas dispostas em roseta e inflorescência terminal (Tomlinson & Zimmermann 1969, Lorenzi & Souza 2001 e Souza & Lorenzi 2005).

Originária em ilhas do oeste do Pacífico (Hinkle 2007), *Cordyline fruticosa* (L.) Chevalier (= *Cordyline terminalis* (L.) Kunth) é um arbusto amplamente utilizado no paisagismo urbano brasileiro (Lorenzi & Souza 2001). Essa espécie possui inúmeras variedades, cujas folhas apresentam uma grande variação de cores além do vermelho (Lorenzi & Souza 2001 e Hinkle 2004). Apresenta sistema subterrâneo que acumula reserva na forma de amido (Fisher 1975) e serviu como alimento para a população nativa da Polinésia (Barrau 1965 e Hinkle 2007). Conhecida popularmente como “ti plant” (Hinkle 2004 e 2007) ou dracena-vermelha no Brasil (Lorenzi & Souza 2001), é a espécie de *Cordyline* mais amplamente distribuída e estudada não só do ponto de vista químico-farmacêutico (Griffin & Maunwongyathi 1969) mas também envolvendo diversas áreas de pesquisas, como sua fisiologia e anatomia.

Conhecida como “cabbage tree”, *Cordyline australis* (G. Forst.) Endl., árvore símbolo da Nova Zelândia, é nativa e característica da paisagem do país (Andersen *et al.* 2001). Bem adaptada aos ambientes da Nova Zelândia, desde suas sementes até suas folhas têm aplicações na economia local e, assim como *C. fruticosa*, apresenta sistema subterrâneo utilizado como alimento pela população maori, natural da região (Harris & Mann 1994 e Hinkle 2007). Foi muito estudada pelos pesquisadores do país abordando diversos aspectos como, por exemplo, sua importância etnobotânica e sua relação com outras espécies presentes nas ilhas que compõem o país. É amplamente cultivada como planta ornamental em regiões temperadas da Nova Zelândia e do mundo (Andersen *et al.* 2001), sendo que no Brasil, é empregada no paisagismo em geral devido às suas características ornamentais (Lorenzi *et al.* 2003).

Cordyline spectabilis é a única espécie do grupo nativa do Brasil, ocorrendo na parte sul do país (Dahlgren *et al.* 1985, Pirani & Cordeiro 2002, Souza *et al.* 2009, Souza & Lorenzi 2005 e Pirani 2010). Entretanto não há muitos textos científicos a respeito de

C. spectabilis, havendo apenas rápidas referências e alguns poucos trabalhos realizados com essa espécie são relacionados às aplicações farmacológicas e à ecologia. Segundo Calixto *et al.* (1990 *apud* Harris & Mann 1994) *C. spectabilis* é utilizada na medicina tradicional do Brasil. Popularmente conhecida como guaraíva (Souza & Lorenzi 2005), não é comum ser relacionada ao paisagismo e arborização urbana da mesma forma que as outras espécies do gênero (Souza *et al.* 2009). Apesar disso, pode ser encontrada com frequência quando se observam jardins e parques brasileiros.

Devido a presença de espessamento secundário através de um “câmbio” especializado, *Cordyline* se distingue de outras monocotiledôneas (Tomlinson & Esler 1973) e foi utilizada como modelo em estudos anatômicos sobre espessamento dentro desse grupo por Cheadle (1937), Tomlinson & Zimmermann (1969), Fisher (1975), Tomlinson & Esler (1973), Stevenson & Fisher (1980), DeMason & Wilson (1985) e Cattai & Menezes (2010).

Contudo as espécies do gênero *Cordyline* não diferem de outras monocotiledôneas somente pelo seu desenvolvimento na porção localizada acima do solo, com hábito arborescente e crescimento secundário verdadeiro, mas elas também podem estabelecer um sistema subterrâneo distinto, com numerosas raízes se formando a partir de uma estrutura conspícua e incomum (Tomlinson & Fisher 1971 e Czernin & Phillips 2005) chamada de rizoma por muitos autores. Algumas das espécies de *Cordyline*, como *C. fruticosa*, podem ainda formar um padrão complexo de ramificação dimórfica, no qual esses rizomas com geotropismo positivo podem se desenvolver de gemas semelhantes às gemas que originam um caule aéreo ereto (Fisher & Tomlinson 1972, Fisher 1972 e 1973 e Fisher *et al.* 1974).

Levantamento histórico sobre o rizóforo

Nas espécies de *Cordyline* se destacam as estruturas caulinares chamadas de rizomas (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972, 1973 e 1975, Fisher & Tomlinson 1972, Tomlinson & Esler 1973, Fisher *et al.* 1974, Beever 1986, Harris & Mann 1994, Beever *et al.* 1996, Hinkle 2004 e 2007 e Czernin & Phillips 2005), as quais possuem geotropismo positivo e se formam a partir das gemas presentes nas axilas das folhas. Uma dessas gemas presentes na axila de uma das folhas mais basais desenvolve o chamado rizoma da plântula, cuja formação muda abruptamente o padrão de crescimento da plântula, causando um deslocamento do seu eixo original devido ao rápido desenvolvimento do novo órgão (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972, Fisher & Tomlinson 1972, e Tomlinson & Esler 1973). Por apresentar crescimento perpendicular e direcionado para o solo, outros termos utilizados por Fisher (1972 e 1973), Fisher & Tomlinson (1972), Fisher (1975) e Harris & Mann (1994) para essa estrutura foram “rizoma descendente”, “rizoma verticalmente descendente”, “rizoma com geotropismo positivo” e “rizoma vertical”.

Fisher (1972) e Fisher & Tomlinson (1972), utilizaram *Cordyline fruticosa* como modelo para elaborar um diagrama de ramificação dos órgãos chamados de rizomas e dos ramos aéreos. De acordo com o estudo de Tomlinson & Fisher (1971), a produção de mais de um rizoma e a ramificação dos mesmos parecia ocorrer mais em algumas espécies de *Cordyline*, enquanto que em outras espécies, formava-se apenas a estrutura denominada rizoma da plântula.

Entretanto, Menezes (2007) afirma que esta estrutura de *Cordyline fruticosa* é um rizóforo (que significa “portador de raiz”). A primeira publicação que trata de rizóforos em angiospermas no Brasil foi o de Menezes (1975), em espécies de *Vernonia*

(Asteraceae) da Serra do Cipó. Posteriormente Menezes *et al.* (1979) e Sajo & Menezes (1986a e b) demonstraram que essas plantas possuíam sistema caulinar descrito como duplo visto que, além do caule aéreo, ocorria um órgão caulinar subterrâneo com numerosas raízes e ramificações espessadas e que possuía crescimento geotrópico positivo, perpendicular à superfície do solo. Menezes *et al.* (1979) denominou esse sistema caulinar de **rizóforo**, por analogia ao órgão formador de raízes de *Selaginella*. Conforme Sajo & Menezes (1986b) e Hayashi & Appezzato-da-Glória (2005), os primeiros rizóforos de *Vernonia* se originavam a partir de gemas no nó cotiledonar.

Um tipo de rizóforo diferente do rizóforo de *Vernonia* foi encontrado em *Dioscorea kunthiana* por Rocha & Menezes (1997). A partir do nó cotiledonar, cresce um eixo caulinar delgado verticalmente para dentro do solo, que de espaço em espaço, forma estruturas tuberificadas das quais partem todas as raízes da planta. Esse eixo alcançava cerca de um metro de profundidade no solo e era sempre finalizado por uma estrutura espessada, achatada dorsiventralmente com nítidos nós e entrenós. Nesse estudo, as autoras verificaram que o órgão tem papel evidente na condução de água e nutrientes das raízes à parte aérea da planta.

Goebel (1905) afirmou que as espécies de *Dioscorea* estudadas apresentavam um órgão que pode ser resultado de raízes ou caule, apresentando características de ambos. Em *Selaginella*, o autor denominou essa estrutura de “Wurzelträger”, que pode ser traduzido como “portador de raízes”, e é semelhante ao que é conhecido como tubérculo de *Dioscorea*. Nägelli & Leitgeb (1868 *apud* Ogura 1972) haviam chamado essa estrutura intermediária entre caule e raiz presente em *Selaginella*, de rizóforo. De acordo com Goebel (1905) e Martin & Ortiz (1963), o órgão tuberificado de *Dioscorea* é intermediário entre raiz e caule, mas mais próximo a um caule. Para Goebel (1905) a estrutura anatômica desses órgãos permitem concebe-los como caules sem folhas os

quais, devido à ausência dessas, assumiram a forma de raízes assim como seu modo de crescimento, além da capacidade de acumularem reserva. Ademais, com exceção da raiz primária, a formação de raízes em *Dioscorea* é limitada principalmente a esses órgãos. Goebel (1905) menciona ainda outras espécies de angiospermas que poderiam possuir a mesma estrutura, entre elas *Cordyline terminalis* e *C. australis*.

O trabalho de Ogura (1938) é de difícil compreensão porque está em japonês arcaico. Contudo é possível notar pelas figuras apresentadas que há uma discussão sobre o rizóforo de *Selaginella* e a estrutura subterrânea de *Dioscorea*. Também constam imagens de fósseis de Lepidodendrales do Carbonífero e outras traqueófitas basais além das Sellaginellales. Observando outros trabalhos realizados por pesquisadores japoneses com *Dioscorea*, pode-se perceber que o termo rizóforo novamente foi empregado no lugar de tubérculo ou rizoma (Tomoda *et al.* 1981 com *Dioscorea batatas*, Hori & Oshima 1986 com *D. japonica*, Sato 1997 com *D. opposita*, *D. japonica*, *D. esculenta*, *D. alata* e *D. cirrhosa* e Okamoto *et al.* 2000 com *D. opposita*).

Em *Dioscorea anomala* e *D. debilis*, Cardoso (2001) constatou que os órgãos subterrâneos espessados eram rizóforos e que sua origem se daria pelo desenvolvimento do próprio hipocótilo. Em *D. spiculiflora*, Martin & Ortiz (1963), da mesma maneira, descreveram a origem da estrutura tuberificada a partir do hipocótilo. Sharma (1976 e 1980) afirmou que o “tubercle” de *D. floribunda* e *D. deltoidea* tem origem mista uma vez que é formado pelo hipocótilo e pelos entrenós basais do eixo plumular.

No gênero *Smilax* foi relatada a presença de rizóforos em *Smilax quinquenervia* por Andreatta & Menezes (1999), em *S. polyantha* por Martins & Appezzato-da-Glória (2006) e Martins *et al.* (2011), em *S. brasiliensis*, *S. campestris*, *S. cissoides*, *S. goyazana*, *S. oblongifolia* e *S. rufescens* por Martins *et al.* (2010) e em *S. subsessiliflora* por Guimarães

et al. (2010). Nessas publicações foram distinguidos dois sistemas caulinares: o primeiro é aéreo, com geotropismo negativo e originado da plúmula, e o segundo é subterrâneo, com geotropismo positivo ou paralelo ao solo, mas de origem diversa da plúmula do embrião.

Em *Smilax quinquenervia* o rizóforo surge a partir de uma gema presente no nó cotiledonar (Andreato & Menezes 1999). Apesar de Martins & Appezzato-da-Glória (2006) não identificarem a origem do rizóforo, Martins *et al.* (2011) mostram que a gema cotiledonar não participa da formação do caule subterrâneo de *S. polyantha*. O rizóforo, nessa espécie, tem origem das gemas axilares basais dos ramos aéreos, mais especificamente, da gema axilar do primeiro catafilo do eixo plumular. Segundo as autoras, existe apenas uma área meristemática correspondente a uma gema cotiledonar rudimentar. Nas espécies de *Smilax* estudadas por Martins *et al.* (2010), o rizóforo se desenvolve a partir de gemas axilares espessadas presentes na base de cada novo ramo do sistema simpodial subterrâneo.

Eggers (1877 *apud* Gill & Tomlinson 1971) e Pitot (1958 *apud* Gill & Tomlinson 1971) questionaram se as tradicionalmente chamadas “raízes aéreas” de *Rhizophora mangle*, eram realmente raízes ou não, mas para Gill & Tomlinson (1971) a natureza dessas estruturas era radicular. Contudo, Menezes (2006) concluiu que as chamadas “raízes aéreas” possuíam características anatômicas especificamente caulinares e afirmou tratarem-se de um caule com geotropismo positivo, o rizóforo. Esse, por sua vez, forma grande quantidade de raízes quando entra em contato com o solo alagado.

De maneira similar à Gill & Tomlinson (1977) que enumeram as diferenças entre o que era denominado raízes aéreas e as raízes subterrâneas, Menezes (2006) analisou as peculiaridades dos ramos com geotropismo positivo, e constatou inúmeras exceções no

caso da estrutura ser considerada uma raiz. Entre os aspectos analisados pelos três pesquisadores, estão o fato dessa estrutura possuir protoxilema endarco, enquanto que as raízes subterrâneas possuem protoxilema exarco e a ocorrência de feixes, contrastando com as raízes, as quais possuem cordões de xilema e floema independentes não formando feixes vasculares. Gill & Tomlinson (1977) notaram ainda que tricoesclereídes em H estavam presentes no caule e nas chamadas raízes aéreas e ausentes nas raízes subterrâneas, o que para Menezes (2006) era outra evidencia de que essas “raízes aéreas” se assemelhavam mais ao caule do que às raízes de *Rhizophora mangle*. Além disso, esses órgãos possuíam método de ramificação simpodial semelhante ao do caule, enquanto que o sistema de ramificação das raízes é monopodial. Adicionalmente, Gill & Tomlinson (1971 e 1977) compararam figuras da “raiz aérea” e da raiz subterrânea e observaram que suas “coifas” eram diferentes. Para Menezes (2006), essas estruturas de *Rhizophora mangle* apresentam apenas duas características de raiz: a ausência de folhas e consequentemente, de nós.

Nesse mesmo trabalho, a autora denominou o primeiro rizóforo da planta de rizóforo primário, o qual é o próprio hipocótilo. Os demais rizóforos foram chamados de rizóforos secundários porque se desenvolvem posteriormente a partir de gemas adventícias do eixo caulinar aéreo. No ápice das raízes de *Rhizophora mangle* há uma coifa produzida pelo caliptrogênio (Gill & Tomlinson 1971) enquanto que a ponta dos rizóforos é protegida por uma periderme originada de um felogênio (Menezes 2006). Abaixo dessa periderme, os tecidos vasculares são formados a partir de cordões procambiais presentes no ápice promovendo o crescimento do rizóforo, chamado de crescimento por expansão apical, sem gema terminal, por Menezes (2007).

Barlow & Kurczyńska (2007) estudaram os “chi-chi” de *Ginkgo biloba*, os quais são estruturas espessadas que crescem a partir do caule aéreo em direção ao solo e

produzem novos ramos e raízes. Existem dois tipos de “chi-chi” em árvores de *Ginkgo biloba*, um basal que se forma no nível do solo, e outro aéreo encontrado nos ramos e no tronco (Del Tredici 1992 *apud* Barlow & Kurczyńska 2007). Barlow & Kurczyńska (2007) fazem uma associação semelhante a que Goebel (1905) havia feito, também em Ginkgophyta, e que Menezes *et al.* (1979) fez em *Vernonia*, na qual a produção de raízes por essas estruturas sugerem que elas poderiam ser rizóforos, uma vez que o termo rizóforo é empregado para um órgão que não é uma raiz, mas produz raízes em *Selaginella*.

Appezzato-da-Glória (2003) e Menezes (2007), reuniram as informações sobre rizóforos obtidas nos estudos realizados até então. As plantas que os possuem dispõem de um sistema bipolar de ramificação com uma porção caulinar aérea, com geotropismo negativo originada da plúmula do embrião, e uma estrutura caulinar subterrânea, com geotropismo positivo e com origens distintas, como a partir de uma gema presente no nó cotiledonar, como ocorre em *Vernonia* (Sajo & Menezes 1986b e Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005), *Dioscorea kunthiana* (Rocha & Menezes 1997) e *Smilax quinquenervia* (Andreata & Menezes 1999); gemas presentes nas axilas das folhas, como em *Smilax poliantha* (Martins *et al.* 2011) ou através do espessamento do hipocótilo, como é o caso de *D. anomala* e *D. debilis* (Cardoso 2001) e do rizóforo primário de *Rhizophora mangle* (Menezes 2006). Quando o rizóforo se forma pelo espessamento do hipocótilo, a raiz primária não continua seu desenvolvimento e todas as raízes adventícias têm origem no rizóforo, sendo assim toda a água e nutrientes só entram na planta através desse órgão (Appezzato-da-Glória 2003 e Menezes 2007).

Em sua revisão sobre a morfologia dos sistemas subterrâneos brasileiros, Appezzato-da-Glória (2003) também aponta a diferença entre rizóforo e rizoma, pois era comum trabalhos chamarem de rizoma o que na realidade seria um rizóforo. Por exemplo,

no caso de *Smilax*, os trabalhos de Andreata & Menezes (1999), Martins & Appezzato-da-Glória (2006) e Martins *et al.* (2010 e 2011) mencionam que diversos autores chamaram o órgão subterrâneo de rizoma, quando seriam rizóforos. Fisher & Tomlinson (1972) e Beever (1986) utilizam o termo “rizoma” para as estruturas singulares de *Cordyline* por convenção e falta de uma terminologia mais adequada. Fisher & Tomlinson (1972) afirmam ainda que é semanticamente estranho chamar de “rizoma”, uma estrutura tipicamente subterrânea, a estrutura aérea presente em *Cordyline fruticosa*.

De acordo com Burkill (1960), uma estrutura seria um rizoma se tivesse natureza caulinar, horizontalidade e espessamento, características adotadas por Sharma (1976) para considerar o órgão subterrâneo de *Dioscorea deltoidea* como rizoma. Ainda segundo Sharma (1976), a partir da plúmula cresce o caule aéreo durante o desenvolvimento de *D. deltoidea*. No entanto, uma planta que possui rizoma não poderia apresentar um outro órgão caulinar aéreo (Rocha & Menezes 1997), ou seja, se ela possuir rizoma, acima da terra formará somente folhas e flores ou escapos florais (Rizzini & Heringer 1966). Além disso, o rizoma possui origem da plúmula e forma um sistema monopolar de ramificação caulinar (Appezzato-da-Glória 2003). Como espécies de *Vernonia*, *Smilax*, *Dioscorea* e *Rhizophora* possuem um caule aéreo originário da plúmula do embrião, seu órgão subterrâneo não poderia ser um rizoma (Appezzato-da-Glória 2003 e Menezes 2007).

Já em *Dioscorea*, o mais comum é serem chamados de tubérculos conforme referências de Rocha & Menezes (1997), Cardoso (2001) e Menezes (2007). Esse termo estaria incorreto uma vez que ele é empregado para o órgão subterrâneo de natureza caulinar cuja principal função é o armazenamento de reservas e apenas quando destacado da planta mãe formaria raízes, tornando-se um órgão de propagação vegetativa (Rocha & Menezes 1997 e Menezes 2007). Goebel (1905) havia dividido os órgãos vegetativos encontrados em *Dioscorea* em dois principais grupos: um grupo de espécies que

apresentariam rizomas (e não teriam crescimento secundário) e outro grupo, que apresentaria tubérculos (e teriam muito crescimento secundário). Sharma (1976), ao rever alguns trabalhos com espécies de *Dioscorea*, verificou que existe uma confusão com os termos utilizados para classificar os órgãos subterrâneos de *Dioscorea*, a qual possui uma variedade de órgãos de armazenamento subterrâneos, amplamente classificados como tubérculo e rizoma, mas sem nenhuma definição morfológica.

Espessamento em monocotiledôneas

Trabalhos com *Cordyline* como os de Stevenson & Fisher (1980) e DeMason & Wilson (1985) estudaram o espessamento de seu caule e apontaram o “meristema de espessamento primário” (= MEP, do inglês, PTM = *Primary Thickening Meristem*) e o “meristema de espessamento secundário” (= MES, do inglês, STM = *Secondary Thickening Meristem*) como principais responsáveis por esse aumento de diâmetro.

Conforme o trabalho de revisão de Rudall (1991), o MEP ocorre em todas as monocotiledôneas. Esse tecido seria responsável por um espessamento primário extensivo e característico dessas plantas, em especial aquelas cujo sistema caulinar é espesso e compacto (rizomas, cormos e bulbos) e principalmente nas espécies com disposição foliar em forma de roseta (DeMason 1980 e 1983). Por outro lado plantas arborescentes com crescimento secundário proveniente de um MES são uma minoria dentro das monocotiledôneas (Tomlinson & Zimmermann 1969 e Diggle & DeMason 1983a e b), estando limitado a poucos gêneros de Asparagales (Rudall 1991 e 1995).

Diversos autores que atribuem ao MEP e ao MES o espessamento em monocotiledôneas concordam que esses meristemas localizam-se no limite entre o córtex e o cilindro vascular (Rudall 1991) e, mais especificamente, que são meristemas laterais

localizados na região pericíclica do caule (Barkley 1924, Rudall 1984, 1989, 1991 e 1995). O MEP e o MES são compostos de células achatadas tangencialmente arranjadas em fileiras anticlinais contínuas, sendo que as divisões periclinais dentro desses meristemas produzem derivadas as quais também permanecem organizadas em fileiras (Diggle & DeMason 1983a e b e DeMason & Diggle 1984). Em direção à região central do caule, o MEP e o MES produzem feixes vasculares inseridos em tecido parenquimático (Tomlinson & Zimmermann 1969, Diggle & DeMason 1983a e b e Rudall 1984 e 1995). Dessa forma, quando possui atividade bidirecional, o MEP produz tecido parenquimático cortical centrifugamente e tecido parenquimático e feixes vasculares centripetamente (DeMason 1979a e b, DeMason 1983, Diggle & DeMason 1983a e b, Rudall 1989 e 1991 e Rodrigues & Estelita 2002 e 2009). Do mesmo modo, o MES forma tecido parenquimático cortical secundário para o exterior e tecido vascular para o interior do caule: o tecido cortical secundário, geralmente produzido em menor extensão, substitui o córtex primário, e o tecido vascular secundário é constituído de feixes vasculares imersos em parênquima, cujas células permanecem dispostas em fileiras radiadas (Schoute 1902 *apud* Tomlinson & Zimmermann 1969, Chamberlain 1921, Cheadle 1937, Tomlinson & Zimmermann 1969, Fisher 1973, Lu & Chiang 1976, Esau 1977, Diggle & DeMason 1983a e b, Martins & Appezzato-da-Glória 2006 e Cattai & Menezes 2010).

Tomlinson & Zimmermann (1969), Zimmermann & Tomlinson (1970), Lu & Chiang (1976), DeMason (1983) e Diggle & DeMason (1983a e b) notaram que no geral os feixes vasculares primários são colaterais e que os secundários são anfigasais. DeMason & Wilson (1985) e Cattai & Menezes (2010) distinguiram ainda que os feixes colaterais correspondem aos traços foliares e os feixes concêntricos anfigasais aos feixes caulinares. Contudo enquanto que normalmente ocorre apenas um tipo de feixe

secundário, o feixe caulinar concêntrico anfigasal (Tomlinson & Zimmermann 1969, Zimmermann & Tomlinson 1969 e 1970, Lu & Chiang 1976, DeMason 1983 e Diggle & DeMason 1983a e b, Alves & Menezes 2009 e Cattai & Menezes 2010), existem dois tipos de feixes primários: traços foliares, os quais são colaterais, com protoxilema, metaxilema, protofloema e metafloema; e feixes caulinares, com apenas metaxilema e metafloema (Menezes 1971, Alves & Menezes 2009 e Cattai & Menezes 2010).

Segundo Krauss (1948) o sistema vascular do caule consiste dos traços foliares e suas ramificações, do cilindro vascular localizado entre o córtex e o estelo e da vascularização que se liga às raízes, dessa maneira, a rede vascular serve como um intermediário entre os traços foliares e a vascularização da raiz. Quanto mais folhas e raízes adventícias são produzidas, essa última com a participação do MEP e do MES (Skutch 1932, Cheadle 1937, DeMason 1979a e b, Stevenson 1980, Diggle & DeMason 1983a e b, DeMason & Diggle 1984, Rudall 1984, 1989 e 1991, Gifford & Bayer 1995, Sajo & Rudall 1999, Rodrigues & Estelita 2002 e 2009), mais feixes vasculares primários e secundários são formados, conseqüentemente, o corpo primário e secundário do eixo se expande (Diggle & DeMason 1983a). Conforme Krauss (1948), Rudall (1991) e Sajo & Rudall (1999) o MEP atua ainda na formação de conexões entre a vascularização da raiz e do caule e entre a vascularização do caule e da folha. De acordo com Diggle & DeMason (1983a e b), o MEP é associado à produção de feixes axiais e traços foliares na região mais próxima ao ápice, e mais abaixo no caule, o MES produz feixes vasculares secundários e raízes adventícias.

Devido à semelhança no modo de atuação Helm (1936 *apud* Stevenson 1980), Diggle & DeMason (1983a e b), DeMason & Diggle (1984), Rudall (1984), DeMason & Wilson (1985) e Martin & Ortiz (1963) concluíram que o MEP e o MES são dois extremos do desenvolvimento de um meristema de espessamento único e contínuo,

podendo ser interpretados como fases diferentes na atividade do mesmo meristema, em que o MES seria uma extensão e especialização do MEP. De acordo com Cheadle (1937), Diggle & DeMason (1983a e b), DeMason & Diggle (1984) e DeMason & Wilson (1985) o MEP e o MES estão ontogeneticamente relacionados e funcionam como uma entidade única da área de inserção foliar até a área de formação de raízes. Estão associados com a produção de um único sistema vascular contínuo de tecidos primário e secundário das folhas às raízes em desenvolvimento.

Outra proposta para explicar o espessamento em espécies de *Cordyline* foi a apresentada por Cattai & Menezes (2010). Segundo as autoras os principais responsáveis pelo espessamento caulinar são o periciclo, responsável pelo crescimento primário, e o MES.

Ao invés do MEP, meristema único, o espessamento primário do caule de monocotiledôneas é atribuído ao periciclo ou ao periciclo associado à endoderme (Scatena & Menezes 1995, Menezes *et al.* 2005, Alves & Menezes 2009, Cattai & Menezes 2010 e Menezes *et al.* 2012). Para Menezes *et al.* (2005), Alves & Menezes (2009), Cattai & Menezes (2010) e Menezes *et al.* (2012) o periciclo em fase meristemática, tem função centrípeta e produz o tecido vascular, e a endoderme, também com atividade meristemática, tem função centrífuga e forma parte ou todo o córtex em raiz, caule e folha.

Sendo assim, o periciclo produz tecido parenquimático vascular e feixes caulinares primários e também é o local de origem das raízes adventícias (Scatena & Menezes 1995, Alonso & Moraes-Dallaqua 2004, Menezes *et al.* 2005, Alves & Menezes 2009, Cattai & Menezes 2010 e Menezes *et al.* 2012). Rudall (1984) considera que as raízes adventícias são produzidas a partir do MEP, mas esclarece que esse tecido está situado em uma região pericíclica.

O periciclo, que tem origem no procambio (Menezes *et al.* 2005, Alves & Menezes 2009 e Menezes *et al.* 2012), é responsável ainda por formar o MES, dessa forma, uma vez que são as células desse tecido primário que originam o meristema secundário, o periciclo e o MES possuem relação ontogenética (Cattai & Menezes 2010 e Menezes *et al.* 2012). Segundo Cattai & Menezes (2010) no mesmo nível em que existe a formação de novos feixes primários no periciclo, também aparecem divisões nas células do mesmo tecido, que levam à formação de MES em *Cordyline fruticosa*.

OBJETIVOS

O presente trabalho se propõe a estudar *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*, e tem como objetivos:

- 1) Averiguar anatomicamente a natureza do sistema subterrâneo de *Cordyline fruticosa* e *C. australis*, assim como determinar a estrutura responsável pela sua origem.
- 2) Confirmar que *Cordyline spectabilis* possui de fato sistema subterrâneo da mesma forma que *C. fruticosa* e *C. australis*, e em caso positivo, averiguar sua natureza e origem.
- 3) Analisar o espessamento primário e secundário no caule aéreo e subterrâneo de *C. fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*, verificando se há correspondência entre a parte aérea e a parte subterrânea.
- 4) Estudar a anatomia de *Cordyline spectabilis*, atentando para suas peculiaridades, uma vez que é a única espécie brasileira do gênero e não apresenta estudos a esse respeito.

MATERIAL & MÉTODOS

Obtenção de frutos e germinação das sementes

Frutos maduros de *Cordyline fruticosa* foram obtidos de indivíduos adultos presentes nos jardins do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Frutos maduros de *Cordyline spectabilis* foram enviados pelo professor Vinícius Castro de Souza coletados de indivíduos presentes nas proximidades da Rodovia dos Bandeirantes (SP348). Frutos maduros de *C. australis* foram coletados e enviados de Nova Petrópolis (RS) pela professora Hilda Longhi-Wagner. As sementes foram retiradas desses frutos e plantadas inicialmente em vermiculita e depois passadas para terra orgânica. As sementes foram germinadas em estufa do IB-USP.

Coleta do material e fixação

Devido à maior acessibilidade de *Cordyline fruticosa*, esta foi usada como modelo inicial para o plantio, cultivo e coleta dos estágios de desenvolvimento das outras duas espécies.

Indivíduos de *Cordyline fruticosa* foram coletados a cada duas folhas desenvolvidas completamente, e a partir do estágio em que se observou o início da formação do rizóforo, os indivíduos foram coletados a cada nova folha desenvolvida, de acordo com a tabela em anexo (Anexo 1). As coletas duraram sete meses e foram coletados indivíduos com até 20 folhas.

A partir do observado com *C. fruticosa* e do relatado por Tomlinson & Fisher (1971), nas coletas de *C. australis* e *C. spectabilis* não se utilizou o mesmo padrão de coleta, já que a idade e o tamanho do indivíduo o qual começava a formar o rizóforo variavam. Em vista disso, a coleta foi realizada principalmente através do reconhecimento visual dos estágios desejados (com espessamento secundário, intumescimento da base, intumescimento da base acentuado, indício de formação do rizóforo, rizóforo em início de desenvolvimento e rizóforo desenvolvido). Apesar da variação, o intumescimento da base desejado se dava quando as plântulas de *C. australis* e *C. spectabilis* estavam com pelo menos 10 e 7 folhas desenvolvidas, respectivamente, e a parte aérea atingia por volta de 0,5cm. Já para o último estágio, foram coletados indivíduos cujos rizóforos estavam com pelo menos 1cm. (Representação esquemática dos estágios utilizados no Anexo 2).

Amostras dos órgãos vegetativos de plantas adultas de *C. fruticosa*, assim como os indivíduos de *C. fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis* obtidos do plantio das sementes foram fixados em FAA 70% (Johansen, 1940) por 24 horas, seguindo-se a deposição do material em etanol 70%.

Processamento do material para confecção de lâminas histológicas

O material de *C. fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis* fixado foi estudado a partir de cortes histológicos transversais e longitudinais obtidos à mão, por intermédio de lâmina de barbear, e obtidos em micrótomo rotativo. Para obtenção dos cortes em micrótomo rotativo, o material fixado foi incluído em parafina segundo metodologia descrita em Kraus & Arduin (1997). Para a inclusão em parafina, o material foi previamente desidratado em série butanólica terciária (Johansen, 1940). Após a inclusão,

o material foi seccionado transversalmente a 10µm de espessura e longitudinalmente entre 10 e 20µm de espessura.

Os cortes à mão livre e os cortes seriados em parafina foram corados com azul de astra e safranina (Bukatsch 1972 *apud* Kraus & Arduin 1997). Os cortes à mão livre semi-permanentes foram montados em lâminas histológicas com glicerina 50%. A montagem das lâminas histológicas permanentes foi feita com Bálsamo do Canadá.

Análise do material e registro dos resultados

Aspectos gerais de indivíduos das três espécies foram analisados a olho nu e para observação de detalhes morfológicos foi utilizado estereomicroscópio Leica MZ8. As análises anatômicas foram feitas ao microscópio óptico (Carl Zeiss Standart). Para registro dos caracteres morfológicos foi utilizado a câmera digital Sony Cyber-shot DSC-H20 (equipamento de uso pessoal) e câmera Nikon D-70 (equipamento presente no laboratório de Anatomia Vegetal do IB-USP). Para registro dos resultados anatômicos, fotomicrografias foram realizadas com microscópio óptico Leica DMLB acoplado à câmara digital Leica DFC 320 (equipamento presente no laboratório de Anatomia Vegetal do IB-USP), microscópio Leica DM 4000B acoplado à câmara digital Leica DFC 425 (equipamento presente no laboratório de Sistemática Vegetal do IB-USP) e microscópio Axio Imager M2 (Zeiss) acoplado à câmara digital Axio Cam MR3 (Zeiss) (equipamento presente no laboratório de Biologia Celular de Plantas do IB-USP). A captura das imagens foi realizada com o auxílio dos programas IM50, LAS V3.7 e Axio Vision Rel. 4.8 (Zeiss).

MEV e micro-CT

A fim de analisar e obter imagens mais detalhadas de estruturas morfológicas reduzidas, foram utilizados também a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) e o micro-Computed Tomography (micro-CT).

Para a utilização do MEV, o material foi reduzido até o tamanho do suporte, desidratado, submetido a ponto crítico e metalizado em ouro. O equipamento utilizado foi o Microscópio Eletrônico de Varredura DSM940 – Zeiss (equipamento presente no Laboratório de Microscopia Eletrônica do IB-USP), e o programa utilizado para obtenção das imagens foi o Scandium.

O equipamento de micro-CT utilizado foi o SkyScan 1176 *In vivo* Microtomograph (equipamento presente no laboratório de Genética Humana do IB-USP). A reconstrução das imagens foi realizada através do programa NRecon e para análise das imagens obtidas foi utilizado o programa CTvox.

RESULTADOS

Aspectos morfológicos na formação dos rizóforos

As estruturas caulinares subterrâneas de *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*, assim como as estruturas aéreas de *C. fruticosa* são rizóforos.

Indivíduos adultos de *Cordyline fruticosa* (Fig. 1A), *C. australis* (Fig. 1B) e *C. spectabilis* (Fig. 1C) apresentam caule aéreo ereto, lenhoso, sistema de ramificação simpodial e inflorescência terminal. Nas três espécies estudadas, um intumescimento da base (Fig. 2A a C - setas) antecede a formação de um ramo com geotropismo positivo, o rizóforo, o qual surge pelo desenvolvimento de uma gema presente na axila da folha de um dos nós mais basais do eixo principal. Conforme a planta jovem cresce os entrenós mais basais da porção aérea apresentam-se mais estreitos e os mais novos apresentam-se mais alongados. Essa característica, somada ao espessamento da base, dificulta a distinção da gema (Fig. 3A) que se tornará apical no rizóforo de *C. fruticosa* (Fig. 3B a D). Não se visualiza a gema na base intumescida de *C. australis* (Fig. 4A), mas em um indivíduo um pouco mais desenvolvido, observa-se essa base levemente mais espessada para um dos lados (Fig. 4B), o qual futuramente estaria o rizóforo. Nota-se a formação do rizóforo na figura 4C (seta), em detalhe na figura 4D.

Em *C. spectabilis* observa-se a base intumescida com a gema que formará o rizóforo (Fig. 5A) não muito distinta, mesmo em MEV (Fig. 5B). A figura 5C (seta) mostra o rizóforo começando a se desenvolver e seu ápice está indicado pela cabeça de seta. O rizóforo bem desenvolvido é visto na figura 5D. A figura 5E também mostra a região basal de um indivíduo da mesma espécie, entretanto, enquanto em um dos lados

um rizóforo (Ri) está se desenvolvendo com geotropismo positivo, no lado oposto, um ramo aéreo (Rm) está crescendo com geotropismo negativo.

Em um indivíduo de *C. fruticosa*, adulto e de maior porte (Fig. 6A), foram encontrados rizóforos aéreos, cujos ápices se ramificam em novos rizóforos (Fig. 6B) ou, mesmo com geotropismo positivo, formam folhas (Fig. 6C). Na figura 6D visualiza-se um rizóforo aéreo com um ramo aéreo lateral o qual possui geotropismo negativo. Na figura 6E, detalhe da região destacada na figura 6D, observam-se gemas que tanto podem corresponder a ramos aéreos como a rizóforos os quais terão folhas desenvolvidas em seu ápice. Em *C. fruticosa* (Fig. 7A e B) um rizóforo subterrâneo, está se ramificando próximo ao ápice gerando novos rizóforos (setas). Em *C. spectabilis* foi encontrado um indivíduo (Fig. 7C e D) com rizóforo subterrâneo (Ri) dando origem a ramos aéreos (setas) que, mesmo se originando abaixo do nível do solo, dirigiam-se para fora da terra, e outro indivíduo (Fig. 7E) cujo mesmo rizóforo se ramificou em um novo rizóforo (seta preta) e depois formou um ramo aéreo (seta vermelha). Diferentes indivíduos de *C. australis* nos quais os ápices foram perdidos (Fig. 7F e G - setas) mostram um ramo aéreo formado lateralmente na base substituindo o caule original perdido (Fig. 7F), e o rizóforo continuando a se desenvolver mesmo sem a presença da porção caulinar aérea (Fig. 7G).

Na figura 8A e B nota-se que, por ser resultante de uma gema lateral, a formação do rizóforo desloca o eixo original da planta. Na figura 8A o indivíduo de *C. fruticosa* ainda não desenvolveu o rizóforo e seu eixo original vai do hipocótilo ao ápice aéreo e cresce normalmente. A figura 8B mostra que o eixo original da plântula (Ep) de *C. spectabilis* começa a ser desviado para o lado devido ao desenvolvimento do rizóforo.

Aspectos anatômicos de *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*

As figuras referentes aos cortes anatômicos do presente estudo estão organizadas da seguinte forma: 1) por espécie, 2) por estruturas caulinares aéreas, do ápice em direção à base, e rizóforo, também do ápice em direção à base, 3) por secções longitudinais seguidas de transversais.

O rizóforo começa a se formar posteriormente ao sistema aéreo a partir de uma gema lateral. Forma-se, então, uma região de transição na qual coexistem dois cilindros vasculares: o cilindro vascular do eixo plumular, que já existia, e o cilindro vascular do rizóforo, que passa a se desenvolver com geotropismo positivo. Por esse motivo, a estrutura caular original, a qual vai do ápice da porção aérea até o hipocótilo é chamado no presente estudo de eixo central (Ec).

Cordyline fruticosa

Nas estruturas caulinares aéreas, tanto no rizóforo aéreo (Figs. 6C e 13A), como no caule aéreo (Figs. 9A e 12A), formam-se folhas, enquanto que no rizóforo subterrâneo (Fig. 17B e C) suas folhas são reduzidas a catafilos.

No caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 10 folhas (Fig. 9A) visualiza-se em secção longitudinal, seu aspecto geral em que se nota grande quantidade de feixes vasculares (Fig. 9B). Entre esses feixes estão os traços foliares que vão das folhas em direção ao centro do cilindro vascular, associados ao crescimento primário do caule, sendo que o espessamento secundário já está ocorrendo devido à atuação do MES. O periciclo se origina a partir do procâmbio na região apical (Fig. 9C) e é responsável pela formação de raízes adventícias nas regiões dos nós (Fig. 9D).

No eixo aéreo, visualiza-se as gemas com traços evidentes associados a seus catafilos (Fig. 10A). O MES produz células parenquimáticas em quantidade menor para o exterior, formando o córtex secundário, e em maior quantidade para o interior do cilindro vascular (Fig. 10B). Essas células ficam organizadas em fileiras conferindo a aparência estratificada (radiada em secção transversal) à região com espessamento secundário (Fig. 10C). No hipocótilo ocorre endoderme espessada e raízes adventícias foram formadas a partir do periciclo (Fig. 10D).

A figura 11A mostra em secção transversal que o espessamento da endoderme no hipocótilo é em U e o periciclo e as células do parênquima vascular estão lignificados. A raiz da figura 11B, possui endoderme ainda não espessada, com estrias de Caspary visíveis, e o periciclo e as células do parênquima vascular estão começando a se lignificar. Também se observa em secção transversal uma raiz adventícia formada a partir do periciclo no hipocótilo (Fig. 11C), e uma raiz lateral originada do periciclo de uma raiz que está espessada (Fig. 11D). Nota-se ainda na figura 11C, a continuidade entre a endoderme da raiz e a endoderme do hipocótilo, ambos espessados.

A figura 12A apresenta um caule aéreo muito jovem de *C. fruticosa*, ainda sem espessamento secundário. Na região apical do caule aéreo, é possível visualizar o periciclo começando a se dividir, produzindo novos feixes vasculares (Fig. 12B e C) e com atividade meristemática (Fig. 12D e E). No caule aéreo nota-se, no mesmo nível, formação de raízes adventícias a partir da região pericíclica e traços foliares (Fig. 12F). A figura 12G mostra feixes caulinares produzidos pelo periciclo concêntricos anfibasais, os quais se distinguem de traços foliares pela ausência do protoxilema (observa-se traços foliares com protoxilema na figura 44F, em secção transversal).

No rizóforo aéreo de *C. fruticosa* (Fig. 13A) também há grande quantidade de gemas (Fig. 13B), traços foliares são evidentes e as folhas podem se desenvolver (Fig. 13C). A figura 13D mostra uma gema presente no rizóforo aéreo em detalhe, com traços evidentes associados a seus catafilos, e a figura 13E mostra uma gema presente próxima ao ápice. As características do espessamento do rizóforo aéreo podem ser vistas na figura 14A a D. Em secções longitudinais da região apical do rizóforo aéreo, o periciclo começa a se dividir e produz novos feixes vasculares (Fig. 14A e B). Posteriormente, as células do periciclo se dividem e formam o MES, o qual passa a ser o responsável pelo crescimento em espessura da estrutura caular (Fig. 14C e D). As figuras 14E e F mostram um primórdio de raiz adventícia formado a partir do periciclo presente no nó do rizóforo aéreo.

Em secções transversais do rizóforo aéreo observa-se que o ápice constitui-se, inicialmente, dos cordões de procâmbio referentes à vascularização das folhas em início de desenvolvimento (Fig. 15A e B). O periciclo origina-se a partir do procâmbio na região periférica do ápice (Fig. 15C e D). Uma vez formado, o periciclo começa a se dividir e produz novos feixes vasculares e células do parênquima vascular (Fig. 15E e F). O MES se forma a partir do periciclo (Fig. 16A a C) e passa a produzir células parenquimáticas e feixes caulinares secundários (Fig. 16D e E). Na figura 16F nota-se uma raiz adventícia de origem do periciclo mesmo já havendo atividade do MES no rizóforo aéreo.

Secções longitudinais do rizóforo em início de desenvolvimento mostram uma raiz adventícia em formação, com derivadas da endoderme em atividade meristemática (DEM), próxima ao ápice protegido por catafilos (Fig. 17A e B). O rizóforo subterrâneo (Fig. 17C a E) apresenta grande quantidade de raízes adventícias e nos nós (setas) os catafilos e gemas (cabeças de seta) vistos são reduzidos e menos conspícuos que das

estruturas caulinares aéreas. Nota-se ainda o novo eixo da planta, formado pelo caule aéreo e pelo rizóforo, com um desvio lateral (Fig. 17E).

As figuras 18A a E mostram o espessamento secundário no rizóforo o qual se inicia próximo ao ápice. Como no rizóforo aéreo, no rizóforo subterrâneo de *C. fruticosa* divisões que ocorrem em células do periciclo originam o MES (Fig. 18A e B). Esse por sua vez forma feixes concêntricos anáclasis secundários, semelhantes aos produzidos pelo periciclo, e células parenquimáticas que se tornam contínuas com as células parenquimáticas que o MES produz para o exterior do cilindro vascular (Fig. 18C). Devido à forma como são produzidas e à sua posição entre os feixes caulinares, essas células parenquimáticas assumem uma configuração radiada, a qual pode ser melhor observada na figura 18D que mostra ainda uma raiz adventícia originária do periciclo, apesar do MES já estar em plena atividade (Fig. 18E). As gemas presentes no rizóforo subterrâneo (Fig. 18F) são muito menos desenvolvidas quando comparadas às gemas presentes no rizóforo aéreo.

Na figura 19A está destacado a porção do rizóforo subterrâneo de *C. fruticosa* logo abaixo da região de transição. Secções transversais dessa região destacada mostram o rizóforo (Ri) e o eixo central (Ec) ainda morfologicamente individualizados (Fig. 19B) e o eixo central unido ao rizóforo pelo córtex (Fig. 19C). Os feixes caulinares primários produzidos pelo periciclo (Fp) e os feixes caulinares secundários produzidos pelo MES (Fs) ficam dispostos de maneira semelhante a anéis sucessivos (Fig. 19D).

A figura 20A destaca a porção mediana da região de transição na qual a figura 20B a D mostra o cilindro vascular do eixo central e o cilindro vascular do rizóforo se se interpondo, ambos formando raízes adventícias independentemente. Na figura 21A, a

porção marcada corresponde à posição mais próxima ao caule aéreo da região de transição. É possível detectar os cilindros vasculares do rizóforo e do eixo central pois as células do parênquima vascular, que ficam dispostas radialmente em ambos os órgãos, estão lignificadas no eixo central (Fig. 21B e C). A figura 21D mostra o local em que não é mais possível fazer a distinção dos diferentes cilindros vasculares. Na figura 21E observa-se melhor o MES do rizóforo originando novos feixes caulinares secundários enquanto que os feixes produzidos anteriormente estão lignificados. Também nota-se nessa figura as células parenquimáticas geradas pelo MES com disposição radiada contínua do córtex secundário ao centro do cilindro vascular. A figura 21F mostra em detalhe a aparência do feixe caulinar secundário formado por floema central envolto em xilema, caracterizando um feixe concêntrico anfivasal. O cilindro vascular do eixo central estava lignificado porque em estágios mais avançados do desenvolvimento do caule aéreo, as células do parênquima vascular se lignificam (Fig. 21G).

Cordyline australis

Em *Cordyline australis*, o eixo caulinar aéreo apresenta folhas normais (Fig. 22A) enquanto que no rizóforo as folhas são reduzidas a catafilos (Figs. 27A, 29A, 30A, 31A e 32A).

No caule aéreo de um indivíduo com 10 folhas de *Cordyline australis* (Fig. 22A) traços foliares vão das folhas ao cilindro vascular do eixo central (Fig. 22B), misturando-se com os feixes caulinares. Nas secções longitudinais, nota-se que esses traços foliares ficam destacados no caule em estrutura primária (Fig. 22C), em que o periciclo é formado a partir do procâmbio e é o responsável pelo espessamento dessa

região, enquanto que na porção basal, já com crescimento secundário pelo MES, as raízes adventícias ficam mais evidentes (Fig. 22D). Uma das raízes na porção basal é primária (Ra1) e se encontra lignificada, e a outra, ainda não lignificada, é secundária (Ra2).

Em secções transversais, no ápice, inicialmente é possível visualizar e distinguir somente cordões de procâmbio correspondentes à vascularização das folhas (Fig. 23A). Na figura 23B observam-se cordões de procâmbio se deslocando. Na figura 23C a periferia do cilindro vascular é delimitada e o periciclo está formado. Ao se estabelecer, o periciclo começa a produzir feixes caulinares primários (Fig. 23D). A região central é formada por feixes de origem procambial (traços foliares - Tf e feixes caulinares - Fpc). Em uma região um pouco mais desenvolvida o MES originado do periciclo é formado (Fig. 24A), em detalhe na figura 24B na qual o meristema está recém-formado. Em locais em que já houve maior atividade do MES (Fig. 24C) nota-se a organização radiada das células parenquimáticas.

Embora o rizóforo possa ser visto morfológicamente apenas em estágios posteriores, já foi possível verificar anatomicamente o indício da formação dessa estrutura em indivíduos de *C. australis* com 10 folhas (Fig. 25A). O cilindro vascular do caule aéreo e o cilindro vascular do rizóforo se interpõem (Fig. 25B a C), no entanto, é possível distinguir o cilindro vascular pertencente ao eixo central (Ec) do cilindro vascular do rizóforo (Ri) na figura 25D a F. O cilindro vascular do eixo central se destaca na interposição com o cilindro vascular do rizóforo por se apresentar mais denso (Fig. 26A a D). Nessa região ocorrem raízes pertencentes ao eixo central (Rc) e raízes pertencentes ao rizóforo (Rr). Na figura 26E e F o cilindro vascular do eixo central já está individualizado do cilindro vascular do rizóforo.

Observa-se a configuração geral do rizóforo de *C. australis* (Fig. 27A) com crescimento primário e secundário na figura 27B, em secção longitudinal. O rizóforo é caracterizado pela presença de raízes adventícias desenvolvidas. Na figura 27B nota-se ainda um conjunto de feixes correspondentes aos traços foliares que vão dos catafilos presentes no rizóforo até sua região basal. A região de transição é formada por entrenós muito curtos e suas gemas e traços foliares são os encontrados nas estruturas aéreas, por esse motivo essa área possui muitas gemas, as quais se encontram próximas umas das outras (Fig. 27C e D). Ao contrário da região de transição, no rizóforo os catafilos e traços foliares tendem a ser mais reduzidos assim como as gemas (Fig. 27E).

A presença das gemas e traços na região de transição deixam seu cilindro vascular (Fig. 28A) com uma aparência mais densa e menos organizada quando comparado ao cilindro vascular do rizóforo (Fig. 28B), de aspecto mais uniforme devido à disposição estratificada da grande quantidade de células parenquimáticas produzidas e dos feixes organizados em fileiras contínuas. Quando se observa a configuração geral do cilindro vascular do rizóforo em secção transversal, essas fileiras formam anéis (visualiza-se esses anéis em secções transversais na figura 31). No rizóforo o crescimento secundário se inicia próximo ao ápice (Fig. 28C e D), pois o periciclo está se dividindo e já se observa o início da formação do MES. O rizóforo produz diversas raízes adventícias, como por exemplo a observada na figura 28E, em um local em que o MES está atuando. Em detalhe na figura 28F nota-se a endoderme da raiz com estria de Caspary.

A figura 29A mostra o rizóforo de um indivíduo de *C. australis* com mais de 20 folhas cuja porção apical está destacada. Nas secções transversais dessa região, os cordões de procâmbio presentes no ápice estão de acordo com a vascularização dos catafilos (Fig. 29B e C). Em seguida, o limite do cilindro vascular é formado na região

periférica com a presença do periciclo (Fig. 29D). A figura 29E mostra o local no qual o periciclo é formado e começa a produzir feixes caulinares.

Em secções transversais da região marcada na figura 30A, o periciclo em plena atividade (Fig. 30B) produz feixes caulinares em direção ao centro do cilindro vascular, e a endoderme em fase meristemática, produz uma pequena quantidade de derivadas para o exterior (Fig. 30C). Na figura 30D notam-se duas raízes adventícias com origem no periciclo. Enquanto o periciclo está produzindo novos feixes caulinares concêntricos anfivasais, os feixes produzidos anteriormente vão se lignificando em direção ao centro do cilindro vascular (Fig. 30E). Esses feixes ficam dispostos como anéis. Quando o MES se origina a partir do periciclo, assume a produção de novos feixes caulinares (Fig. 30F). A figura 30G mostra uma gema presente no rizóforo a qual emite um número muito reduzido de traços foliares de seus catafilos para o interior do cilindro vascular do rizóforo. Da mesma forma que os feixes caulinares produzidos pelo periciclo, os feixes produzidos pelo MES se lignificam em direção ao centro do cilindro vascular e mantém a organização em anel (Fig. 30H e I). Nota-se ainda na figura 30I a grande quantidade de células parenquimáticas produzidas pelo MES formando séries contínuas do córtex secundário ao interior do cilindro vascular e com aparência radiada. Nas regiões do rizóforo com pleno espessamento secundário (Fig. 31A), a disposição em anéis sucessivos dos feixes fica mais evidente (Fig. 31B e C) assim como a grande quantidade de raízes conectadas a esses anéis (Fig. 31D). As duas raízes mais internas na figura 31A se conectam a feixes vasculares produzidos pelo periciclo.

Na região de transição entre o eixo aéreo e o rizóforo de *C. australis* (Fig. 32A) ocorre grande quantidade de raízes e interposição entre os cilindros vasculares do eixo central e do rizóforo (Fig. 32B), em detalhe na figura 32C. Na figura 32D e E os cilindros vasculares estão mais interpostos e nota-se que nessa região somam-se gemas,

traços foliares, feixes caulinares e raízes pertencentes ao caule aéreo e ao rizóforo. Na figura 32F não é mais possível perceber a presença de dois cilindros vasculares distintos.

A figura 33A a E apresenta raízes presentes na região de transição e no rizóforo em diferentes níveis, podendo ser primárias, conectadas a feixes caulinares primários produzidos pelo periciclo, ou secundárias, com a vascularização ligada ao caule através de feixes secundários produzidos pelo MES.

Cordyline spectabilis

Apesar das plantas de *Cordyline spectabilis* apresentarem rizóforos mais abundantes e mais ramificados que o único rizóforo presente em cada planta de *C. australis*, nos indivíduos de *C. spectabilis* disponíveis, não foram encontrados rizóforos aéreos, como os observados em *C. fruticosa*. Assim como em *C. fruticosa* e *C. australis*, o caule aéreo apresentava folhas normais (Fig. 34A) enquanto que nos rizóforos as folhas eram reduzidas a catafilos (Fig. 40A e B).

Em um indivíduo de *C. spectabilis* com 8 folhas (Fig. 34A), é possível visualizar o aspecto geral do caule aéreo em estrutura primária e secundária na figura 34B, em secção longitudinal. Na região apical (Fig. 34C) o periciclo é formado a partir do procâmbio e produz feixes caulinares primários, em detalhe na figura 34D. Na figura 34E existe uma descontinuidade entre as fileiras de células formadas pelas divisões nas células pericíclicas e a camada de células externa adjacente, a qual corresponde à endoderme (Fig. 34E). Na figura 35A a E visualizam-se raízes adventícias de origem primária e secundária em diversas regiões do eixo principal. Observa-se que a raiz adventícia originada no periciclo (Fig. 35A) na região apical, permanece não espessada,

como um primórdio. Na figura 35B, as derivadas da endoderme meristématica da raiz com origem no periciclo estão contínuas com as derivadas formadas pela endoderme do caule. Diferente do que ocorre com as raízes situadas nas porções mais aéreas, as quais não se desenvolvem, as raízes localizadas na base do caule aéreo e no hipocótilo, se desenvolvem e espessam (Fig. 35C a E).

Em secções transversais, o ápice é composto pelos cordões de procâmbio relacionados à vascularização das folhas do eixo aéreo (Fig. 36A e B). Na figura 36C nota-se cordões de procâmbio que irão produzir feixes caulinares. O periciclo se forma a partir do procâmbio, delimitando o cilindro vascular (Fig. 36D), e produz feixes caulinares primários (Fig. 36E e F). Nas figuras 36D a F observam-se os feixes caulinares procambiais (no centro) e pericíclicos (mais periféricos). O periciclo também é responsável por originar o MES (Fig. 37A). O MES produz feixes caulinares concêntricos anáfasais secundários semelhantes aos feixes produzidos pelo periciclo (Fig. 37B). Na figura 37C o MES já está formado mas a raiz adventícia ainda se conecta ao caule pelos feixes produzidos pelo periciclo. A figura 37D mostra o aspecto do cilindro vascular do caule aéreo com crescimento secundário antes da formação do rizóforo.

Na figura 38A percebe-se um afastamento dos anéis mais externos (seta) causado por uma atividade diferencial do MES. Na figura 38B e C observam-se dois cilindros vasculares distintos mas ainda interpostos. Esses cilindros vasculares se individualizam e o eixo central torna-se morfológicamente separado do rizóforo (Fig. 38D), situação mais nítida na figura 38E. Nesse estágio, o rizóforo ainda não está visível a olho nu, entretanto através de secções anatômicas em indivíduos de *C. spectabilis* com 8 folhas expandidas foi possível observar o início da formação do órgão subterrâneo, com uma nítida gema apical (Fig. 39A a D).

Um indivíduo de *C. spectabilis* com 15 folhas formou dois rizóforos em sua base (Fig. 40A), os quais foram separados e examinados (Fig. 40B). A figura 40C mostra o aspecto geral do rizóforo em secção longitudinal. A figura 40D e E mostra secções longitudinais desse órgão caracterizado pelas raízes e com a presença de uma gema pouco evidente. O rizóforo em estrutura primária possui diversas raízes adventícias com origem no periciclo. Secções transversais do rizóforo (Fig. 41A) permitem detalhar seu crescimento a partir do ápice o qual é inicialmente constituído apenas pelos cordões de procâmbio correspondentes aos catafilos (Fig. 41B e C). Assim como no caule aéreo, cordões de procâmbio que vão formar feixes caulinares se individualizam e o periciclo delimita o cilindro vascular (Fig. 41D e E). O periciclo por sua vez forma feixes caulinares (Fig. 41F) em detalhe na figura 41G e H.

A figura 42A destaca o rizóforo utilizado. Após um breve período de atuação do periciclo durante o espessamento primário (Fig. 42B), suas células já se dividem para formar o MES ao mesmo tempo que feixes caulinares primários continuam a ser produzidos (Fig. 42C), em detalhe na figura 42D. Quando o MES está formado passa a produzir células parenquimáticas e feixes caulinares secundários (Fig. 42E e F), em detalhe na figura 42G e H.

Os dois rizóforos na figura 43A formaram-se consecutivamente. A figura 43B corresponde a um nível em que os dois rizóforos estão separados. A figura 43C corresponde à área marcada na figura 43A em que os dois rizóforos tornam-se morfológicamente unidos, mas seus cilindros vasculares ainda estão individualizados entre si. Os cilindros vasculares desses dois rizóforos e do eixo central se interpõem (Fig. 43D) de maneira que na figura 43E não é mais possível perceber os cilindros vasculares das três estruturas. A figura 44A mostra em detalhe a interposição dos cilindros vasculares dos dois rizóforos e do eixo central. A vascularização de uma raiz

adventícia ligada ao cilindro vascular do eixo central permite distinguir os três cilindros vasculares em secção longitudinal (Fig. 44B). À medida que se aproxima da porção aérea (Fig. 44C), essa distinção torna-se cada vez mais difícil. Essa dificuldade também pode ser percebida em secção longitudinal, em que apenas a presença da raiz adventícia pertencente ao eixo central separa os dois rizóforos (fig. 44D). Traços foliares estão presentes no centro da região de transição, em uma porção na qual não se distinguem mais os cilindros vasculares dos rizóforos e do eixo central (Fig. 44E). A figura 44F mostra um detalhe dessa posição central com traços foliares e feixes caulinares.

DISCUSSÃO

De acordo com os dados obtidos constatou-se que as estruturas com geotropismo positivo estudadas em *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis*, são rizóforos como sugerido por Menezes (2007). Por isso, deste ponto em diante, quando for feita referencia a esse órgão será utilizada essa terminologia, mesmo em casos de outros trabalhos realizados com essas três espécies que usaram outras denominações.

Origem do rizóforo

Foi observado no presente estudo que o eixo subterrâneo com geotropismo positivo de *Cordyline* se desenvolve a partir de gemas presentes na axila das folhas do eixo caulinar aéreo (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972 e 1973, Fisher & Tomlinson 1972, Tomlinson & Esler 1973 e Fisher *et al.* 1974). Esse órgão surge a partir de uma gema de um dos nós mais basais da planta, é sempre subterrâneo e foi descrito como “rizoma da plântula” por Tomlinson & Fisher (1971), Fisher (1972) e Tomlinson & Esler (1973). O intumescimento ocasionado pela produção de tecido secundário que precede a formação do rizóforo, dificulta a distinção da gema a qual o origina, no entanto, é possível determinar que esse não se forma antes do segundo nó do eixo plumular como acontece em *Smilax polyantha*, em que o primeiro rizóforo se forma a partir da gema presente no primeiro catafilo do eixo plumular (Martins *et al.* 2011). Mesmo assim, qualquer uma das gemas presentes na região basal formada pelos entrenós curtos têm capacidade de desenvolver um rizóforo que igualmente será subterrâneo. O crescimento do primeiro rizóforo desloca o eixo original da plântula lateralmente e a porção localizada abaixo do nó no qual o rizóforo é iniciado persiste

somente como um apêndice pseudolateral em indivíduos jovens e eventualmente é perdido (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972, Fisher & Tomlinson 1972 e Tomlinson & Esler 1973). A idade das plantas em que o rizóforo surge varia e pode influenciar no tamanho desse apêndice (Tomlinson & Fisher 1971). Com a produção desse rizóforo forma-se então um novo eixo na planta que envolve a porção aérea do eixo central original e o rizóforo. Uma vez que o rizóforo tem origem em uma gema lateral, o novo eixo inicialmente tem um desvio lateral.

Provavelmente todas as gemas presentes nos indivíduos de *Cordyline fruticosa*, *C. australis* e *C. spectabilis* possuem a capacidade de produzir novas estruturas caulinares na forma de novos rizóforos ou de ramos aéreos, já que em *C. fruticosa*, todas as gemas axilares, tanto dos ramos aéreos quanto dos rizóforos, tem potencial morfogenético parecido e, quando livres da dominância apical, podem originar rizóforos, com geotropismo positivo e folhas pouco desenvolvidas, ou ramos aéreos, com geotropismo negativo e folhas normais (Fisher 1972, 1973, Fisher & Tomlinson 1972 e Fisher *et al.* 1974). Contudo, nas plantas de *C. australis* obtidas a partir da germinação das sementes, havia um único rizóforo subterrâneo. Tomlinson & Fisher (1971) e Beever (1986) também notaram a ausência de rizóforos aéreos e ramificações do rizóforo subterrâneo na mesma espécie.

De acordo com Tomlinson & Fisher (1971), a ramificação da parte subterrânea de espécies de *Cordyline* envolve a ramificação do próprio “rizoma”, e parece ser mais comum em algumas espécies, como *C. fruticosa* e *C. pumilio*, do que em outras, como *C. australis* e *C. banksii*. Apesar de não terem sido visualizados ramificações a partir do rizóforo subterrâneo, *C. australis* possui tal capacidade, como visto por Czernin & Phillips (2005), que desenterraram indivíduos mais velhos dessa espécie, cujos rizóforos subterrâneos se ramificavam em novos rizóforos. Conforme esses pesquisadores, os

rizóforos subterrâneos de *C. australis* começavam a ramificar em plantas com idade a partir de 4 a 5 anos e plantas com 25 anos possuíam múltiplos rizóforos ramificados. Todavia, os indivíduos dessa espécie analisados no presente estudo possuíam no máximo 13 meses, por isso ainda não haviam formado ramificações em seus rizóforos subterrâneos.

Da mesma forma, não ocorria rizóforos aéreos nas jovens plantas estudadas, mas Cockayne (1908 *apud* Beever 1986) observou rizóforos aéreos em um indivíduo de *C. australis* quando a planta estava morrendo. Segundo Tomlinson & Fisher (1971), Fisher (1972 e 1973), Fisher & Tomlinson (1972), Fisher *et al.* (1974) e Beever (1986) as gemas são fortemente inibidas pela dominância do eixo principal. Quando a planta floresce, o eixo terminal se torna uma inflorescência e a inibição cessa. Em *C. kaspar* e *C. australis*, as plantas jovens não são ramificadas, mas indivíduos mais velhos de *C. kaspar*, os quais apresentam rizóforos aéreos, mostram uma tendência maior para ramificar na base do que *C. australis*, devido principalmente ao florescimento precoce (Beever 1986). Beever (1986) e Tomlinson & Fisher (1971) relataram que *C. fruticosa* e *C. kaspar* tendem a se ramificar na base, fazendo com que as plantas adultas adquiram um aspecto arbustivo, e *C. australis* tende a formar um tronco único. A partir de observações como as de Beever (1986) e Tomlinsons & Fisher (1971) e de mais estudos com as espécies de *Cordyline* seria possível indicar uma relação entre a formação de ramificações na base e a de rizóforos aéreos.

Aparentemente a produção de rizóforos aéreos ocorre naturalmente somente em indivíduos com idade muito mais avançada ou relacionados a algum fator estressante, pois mesmo em *C. fruticosa*, na qual a formação dos rizóforos aéreos é mais característica, não era comum a presença dessas estruturas em indivíduos com diferentes idades observados em diversas localidades da Cidade Universitária da USP. A planta de

C. fruticosa que estava com múltiplos rizóforos aéreos, possuía idade mais avançada que as outras plantas presentes nos jardins do IB.

De maneira semelhante à descrita por Fisher & Tomlinson (1972), mesmo não havendo nenhuma raiz desenvolvida, os rizóforos aéreos de *Cordyline fruticosa* mostram diversos primórdios de raiz. Apesar de não ter sido encontrado nenhum rizóforo aéreo alcançando o solo, esses primórdios irão se desenvolver somente quando isso ocorrer, assim como acontece com os rizóforos aéreos de *Rhizophora mangle* (Menezes 2006) e com os “chi-chi” formados dos ramos e tronco de *Ginkgo biloba* (Barlow & Kurczyńska 2007). As mesmas gemas axilares formam os ramos aéreos e os rizóforos, mas somente o ápice do rizóforo pode se converter diretamente em ramo aéreo, situação vista em *C. fruticosa* que chamou a atenção de Fisher (1972 e 1973), Fisher & Tomlinson (1972) e Fisher *et al.* (1974). Essas características sugerem que a função primária do rizóforo é a produção de raiz, no entanto, como foi visto, suas gemas são capazes de produzir ramo aéreo e seu ápice é capaz de se converter em estrutura aérea com folhas, mostrando que se trata de um órgão plástico capaz se adaptar a diferentes necessidades da planta.

Similarmente à Goebel (1905), Martin & Ortiz (1963), Tomlinson & Fisher (1971), Fisher & Tomlinson (1972), Fisher (1973 e 1975), Tomlinson & Esler (1973), Fisher *et al.* (1974), Sharma (1976 e 1980), Menezes *et al.* (1979), Sajo & Menezes (1986a), Rocha & Menezes (1997), Andreato & Menezes (1999), Cardoso (2001), Melo-de-Pinna & Menezes (2002), Appezzato-da-Glória (2003), Machado *et al.* (2004), Hayashi & Appezzato-da-Glória (2005), Menezes (2006 e 2007), Martins & Appezzato-da-Glória (2006), Barlow & Kurczyńska (2007), Martins *et al.* (2010 e 2011) e Guimarães *et al.* (2010) observou-se que um espessamento não só antecede a formação da estrutura caulinar subterrânea, como participa de sua formação, ou seja, um tecido meristemático

relacionado ao espessamento caulinar da planta é muito importante para o desenvolvimento desse órgão.

Em alguns casos, o rizóforo se desenvolve apenas pelo espessamento e ramificação do hipocótilo, sem que haja uma gema apical. É o caso de *D. anomala* e *D. debilis*, em que Cardoso (2001) verificou que os órgãos espessados não possuem um meristema apical e seus desenvolvimentos são devido a um crescimento por expansão com meristema de espessamento secundário na extremidade. Em *Rhizophora mangle*, os rizóforos secundários crescem como uma extensão do ápice no qual tecidos vasculares são formados dos cordões procambiais (Menezes 2006). O “chi-chi” de *Ginkgo biloba*, apesar de crescer pela extremidade, também não tem um meristema apical (Barlow & Kurczyńska 2007). Barlow & Kurczyńska (2007) propõem que os “chi-chi” são formados pelo aumento da atividade de determinados locais do cambio, o qual passa a produzir mais xilema secundário para dentro. Para Sharma (1980), como não é um meristema apical verdadeiro, o ápice do órgão tuberificado de *Dioscorea floribunda* tem um domo meristemático coberto por um manto de córtex secundário.

Em situação parecida, nos casos em que o rizóforo ou o “tubérculo” se forma pelo hipocótilo (ou hipocótilo mais os entrenós basais do eixo aéreo), como os de *Dioscorea anomala*, *D. debilis*, *D. floribunda* e *D. deltoidea*, é necessário que ocorra espessamento da região para que essas estruturas se formem (Martin & Ortiz 1963, Sharma 1976 e 1980 e Cardoso 2001). E mesmo nos rizóforos oriundos de uma gema e que possuem um meristema apical, como *Vernonia*, *Smallanthus sonchifolius*, *Smilax* e *Cordyline* o espessamento é característico dessas estruturas (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972, 1973 e 1975, Fisher & Tomlinson 1972, Tomlinson & Esler 1973, Fisher *et al.* 1974, Menezes *et al.* 1979, Beever 1986, Sajo & Menezes 1986a, Andreatta & Menezes 1999,

Machado *et al.* 2004, Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005, Martins & Appezzato-da-Glória 2006, Martins *et al.* 2010 e 2011).

Origem e desenvolvimento inicial do rizóforo

Para melhor compreensão da seguinte descrição, foi anexado um esquema correspondente às fases indicadas (Anexo 3).

Em *Cordyline*, como visto, o intumescimento da base que antecede o início do desenvolvimento do rizóforo, ocorre devido ao fato do eixo aéreo já estar em crescimento secundário e haver uma maior quantidade desse tecido no local. Em determinado momento, ainda nessa fase, um sinal hormonal faz a atividade do MES se alterar, passando a produzir mais tecido parenquimático do que estava sendo produzido até então (Fisher 1975) (fase 1). Concomitantemente, o mesmo sinal hormonal determina a gema que originará o rizóforo (Fisher 1972 e 1975), embora ainda não seja possível identificá-la. Na fase seguinte (fase 2), o intumescimento da base torna-se mais pronunciado e nota-se um segundo cilindro vascular envolvendo o cilindro vascular do caule aéreo. Esse segundo cilindro vascular é formado pela gema lateral que se tornará o ápice do rizóforo. A base do caule aéreo fica mais espessada para o lado dessa gema lateral, conforme ela se desenvolve (fase 3). Nos eventos seguintes, é possível visualizar essa gema como o ápice de uma estrutura que se desenvolve com geotropismo positivo, o rizóforo (fases 4). Esse, por sua vez, começa a formar tecido secundário próximo ao ápice e torna-se gradativamente mais espessado durante seu desenvolvimento (fase 5), de maneira que na região em que o rizóforo se liga ao eixo aéreo esse órgão se conecta ao eixo central através de tecidos secundários (Tomlinson & Fisher 1971 e Fisher & Tomlinson 1972). A porção do caule aéreo que estava abaixo da região em que o rizóforo se originou (seta

dupla verde), em alguns casos, ainda é distinguível enquanto o rizóforo está em início de desenvolvimento, entretanto, conforme o rizóforo se desenvolve, essa porção tende a ser eliminada (Tomlinson & Fisher 1971 e Fisher & Tomlinson 1972). Quando isso ocorre, é possível encontrar somente o cilindro vascular do eixo central com elementos de vaso obstruídos.

Anatomia do rizóforo

Nas três espécies estudadas, o crescimento secundário verdadeiro de monocotiledôneas, através do Meristema de Espessamento Secundário (MES), começa cedo tanto na porção aérea como no rizóforo.

Em estrutura primária, o procâmbio origina o periciclo. Esse, por sua vez, sofre divisões em suas células produzindo inicialmente feixes caulinares imersos em células parenquimáticas, caracterizando o espessamento primário. Posteriormente, as divisões nas células pericíclicas formam o MES, o qual produz células corticais secundárias, para o exterior do cilindro vascular, e feixes caulinares secundários imersos em tecido parenquimático de aspecto radiado, para o interior do cilindro vascular, determinando o espessamento secundário.

Os traços foliares não são produzidos por nenhum tecido meristemático lateral, sendo provenientes diretamente da vascularização das folhas e dos catafilos das gemas. Esses traços são feixes colaterais, com metaxilema, metafloema, protoxilema e protofloema e os feixes caulinares são concêntricos anfibasais, compostos por floema envolvido em xilema. Embora diversas raízes adventícias estejam relacionadas ao periciclo, o MES parece ter uma conexão maior com a formação de um número mais elevado de raízes. O tecido primário dispõe-se como um cone invertido, ocorrendo

maior quantidade de tecido primário nos nós mais próximos ao ápice e o tecido secundário circunda o primário de maneira inversa, havendo mais tecido secundário na base.

Foi possível distinguir a endoderme do periciclo em secções longitudinais da porção próxima ao ápice do caule aéreo de *C. spectabilis* pela falta de correspondência entre as células resultantes dos dois tecidos, da mesma forma que Menezes *et al.* (2005 e 2012) fizeram em *Lagenocarpus rigidus* e *Allium cepa*. Tanto no eixo central como no rizóforo existem raízes adventícias se formando, o que permite localizar melhor o periciclo e a endoderme como a camada externa adjacente contínua à endoderme da raiz (Rudall 1984, Menezes *et al.* 2005, Martins & Appezzato-da-Glória 2006, Guimarães *et al.* 2010 e Menezes *et al.* 2012). A endoderme caulinar apresenta atividade meristemática adicionando derivadas ao córtex. O hipocótilo apresenta espessamento em U na endoderme, assim como as raízes adventícias.

Nas plantas das três espécies de *Cordyline* estudadas, os feixes são produzidos densamente e o parênquima é lignificado durante o espessamento secundário do eixo aéreo, entretanto, o espessamento secundário dos rizóforos subterrâneos caracteriza-se anatomicamente pela grande quantidade de parênquima não lignificado e feixes vasculares dispostos de modo semelhante a anéis sucessivos. Devido à forma como são produzidas e à sua posição entre os feixes caulinares, as células parenquimáticas assumem a aparência radiada, a qual reflete a atividade cambial do MES (Tomlinson & Fisher 1971 e Fisher & Tomlinson 1972).

Diversos autores notaram a organização em anéis dos feixes vasculares secundários em monocotiledôneas, como em *Aloe ferox* e *Yucca aloifolia*, cujos anéis são mais conspícuos a olho nu do que através do uso de microscópios e lembram os

anéis de crescimento de eudicotiledôneas lenhosas (Chamberlain 1921 e Barkley 1924). Lindinger (1909 *apud* Cheadle 1937) foi o primeiro trabalho que discutiu a produção de camadas concêntricas no tecido secundário em caules de monocotiledôneas. O autor distinguiu três tipos de camadas de crescimento, chamando-os de anéis anuais (Jahresringe) (Cheadle 1937). Chamberlain (1921), Barkley (1924), Cheadle (1937) e Tomlinson & Zimmermann (1969) preferem chamar esses anéis de “anéis de crescimento” porque, segundo Cheadle (1937), não é conhecido se eles correspondem a um incremento no crescimento anual. Chamberlain (1921) relaciona a formação desses anéis com as condições climáticas do ambiente em que a planta estava crescendo. Para o autor, esses anéis refletem as variações entre estações secas e chuvosas, podem estar ausentes em ambientes uniformes e não marcam necessariamente um período definido como um ano. Simpson (2000 *apud* Harris *et al.* 2003) afirma que embora anéis de crescimento sejam incomuns em monocotiledôneas, eles podem ser vistos em troncos de *C. australis* indicando sazonalidade de crescimento, com lenho inicial menos denso alternando com lenho tardio fibroso mais denso. No entanto, Tomlinson & Huggett (2012) não consideram que no tipo de crescimento secundário de monocotiledôneas (com feixes vasculares secundários dentro de uma matriz de parênquima secundário) ocorre anéis de crescimento.

Os anéis são resultantes das variações que ocorrem na lignificação e na densidade de alinhamento tangencial dos feixes secundários, por isso existem vários modos dessas camadas se formarem no corpo secundário: diferença no tamanho dos feixes, diferença no número relativo de feixes produzidos por unidade de área, diferença no espessamento de parede das células parenquimáticas e diferença no tamanho e abundância das células parenquimáticas (Chamberlain 1921, Barkley 1924, Cheadle 1937 e Tomlinson & Zimmermann 1969 e Fisher 1975). Feixes arranjados mais

compactamente imersos em tecido parenquimático com paredes espessadas, alternando com feixes arranjados mais dispersamente circundados por parênquima secundário com paredes não espessadas, explicaria as camadas concêntricas em *Cordyline fruticosa*, *Yucca aloifolia* e *Dracaena hookeriana* (Cheadle 1937). Não foram observados caules aéreos de indivíduos adultos das três espécies de *Cordyline* que possuíssem tecido secundário suficiente para a formação de anéis como exposto acima, mas notou-se que existe uma certo padrão na produção dos feixes no cilindro vascular dos indivíduos jovens. Já nos rizóforos subterrâneos das plantas jovens nas três espécies analisadas havia fileiras de feixes perfeitamente alinhadas, as quais estavam destacadas por estarem imersas em parênquima não lignificado. Cada uma dessas fileiras de feixes dos rizóforos subterrâneos ficava disposta em anel. Talvez, em rizóforos mais velhos fosse possível visualizar anéis evidentes por diferença de concentração dos feixes vasculares, contudo nos estágios estudados, os anéis constituíam-se de fileiras únicas, como Cheadle (1937) relatou para *Cordyline indivisa*.

No rizóforo, é possível que exista alguma correlação entre essa disposição dos feixes em anéis e as raízes adventícias, uma vez que a produção dessas raízes tem um efeito considerável sobre a aparência do corpo secundário da planta (Cheadle 1937). Conforme Cheadle (1937), DeMason (1983) e Diggle & DeMason (1983a), a diferenciação e o arranjo dos feixes secundários é relacionado com a iniciação de raízes, as quais se iniciam em camadas ou anéis, o que resulta na aparência em camadas do tecido secundário. Diggle & DeMason (1983a) mostram 3 camadas de feixes secundários, cada um associado com uma raiz adventícia. A posição da raiz mais jovem é alternada com a posição da mais velha seguinte. Mangin (1882 *apud* Cheadle 1937) concluiu que toda a área secundária resultou indiretamente da produção de raízes adventícias.

Funções do rizóforo

As três espécies de *Cordyline* apresentavam raízes adventícias desenvolvidas originadas principalmente a partir do rizóforo, da mesma maneira que *Vernonia*, *Ianthopappus corymbosus*, *Smallanthus sonchifolius*, *Dioscorea* e *Smilax* (Menezes *et al.* 1979, Sajo & Menezes 1986a e b, Rocha & Menezes 1997, Andreata & Menezes 1999, Cardoso 2001, Melo-de-Pinna & Menezes 2002, Machado *et al.* 2004, Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005, Martins & Appezzato-da-Glória 2006, Appezzato-da-Glória 2003, Menezes 2007 e Guimarães *et al.* 2010). Essa estrutura possibilita a formação de um sistema radicular mais rico do que seria formado normalmente, já que aumenta a área de produção e consequentemente a quantidade de raízes na planta (Goebel 1905, Menezes *et al.* 1979, Sajo & Menezes 1986b, Andreata & Menezes 1999 e Appezzato-da-Glória 2003). Pela sua própria definição (“órgão que sustenta raiz”), o rizóforo é diretamente associado ao desenvolvimento de raízes adventícias (Goebel 1905, Menezes *et al.* 1979 e Barlow & Kurczyńska 2007), e por causa dessa característica, Tomlinson & Fisher (1971) e Tomlinson & Esler (1973) o compararam a uma raiz principal porque, embora seja um caule, ele atua como tal.

Outra atribuição essencial desse caule subterrâneo é o acúmulo de reservas (Goebel 1905, Martin & Ortiz 1963, Fisher & Tomlinson 1972, Fisher 1975, Menezes *et al.* 1979, Sharma 1976 e 1980, Sajo & Menezes 1986a e b, Harris & Mann 1994, Rocha & Menezes 1997, Martins *et al.* 2010 e Guimarães *et al.* 2010). Conforme Harris & Mann (1994), o “rizoma” de *Cordyline australis* se espessa pela formação do tecido de reserva. Martin & Ortiz (1963), Fisher (1975), Sharma (1976 e 1980) e Rocha & Menezes (1997) identificaram grande quantidade de amido nas células parenquimáticas do tecido secundário dessas estruturas caulinares de *Dioscorea* e *Cordyline*, o que torna esses órgãos potenciais fontes de alimento. No caso de *Dioscorea*, os rizóforos são alimentos

tradicionais conhecidos como inhame ou cará no Brasil (Oliveira *et al.* 2007). Em *Cordyline*, Barrau (1965), Fisher & Tomlinson (1972), Fisher (1975), Beever (1986), Harris & Mann (1994) e Hinkle (2004 e 2007) citam como seus “rizomas” alimentaram populações humanas da Oceania, principalmente da Nova Zelândia.

A atuação na propagação vegetativa também é frequentemente associada ao rizóforo (Sajo & Menezes 1986a, Andreatta & Menezes 1999, Appezzato-da-Glória 2003, Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005, Martins *et al.* 2010 e 2011). Em *Cordyline*, foi visto que essa atuação é possível devido à habilidade do órgão de formar novos ramos aéreos, como em um indivíduo de *C. spectabilis*, o qual possuía diversos ramos aéreos se formando a partir de seu rizóforo subterrâneo. Parecido com o que Machado *et al.* (2004) descreveram em *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae), na qual, ainda ligados à planta-mãe, os rizóforos podiam originar vários ramos aéreos simultaneamente resultando em touceira. Em *C. australis* observou-se que a planta pode se manter viva mesmo quando sua porção aérea é perdida, visto que em um indivíduo que havia perdido o ápice, ocorreu o desenvolvimento de um ramo aéreo lateral e, em outro, da mesma forma, sem sua parte aérea, o rizóforo estava intacto, semelhante ao que Harris & Mann (1994) encontraram nessa mesma espécie. Beever *et al.* (1996) afirmaram ainda que dois ápices de “rizomas” subterrâneos escavados e retirados de plantas de *C. australis* que estavam com a porção aérea muito afetada por uma doença, regeneraram eixos aéreos os quais estavam crescendo vigorosamente após 4 anos.

De acordo com Hayashi & Appezzato-da-Glória (2005) e Martins *et al.* (2011), os rizóforos são importantes em áreas sujeitas a distúrbios ambientais, tais como o Cerrado, onde queimadas e secas ocorrem frequentemente. A planta regenera novos ramos das gemas protegidas no solo para substituir ramos destruídos pelo fogo. As árvores de *C. australis* regeneram depois do fogo a partir de gemas presentes nos órgãos subterrâneos

(Burrows 1994 *apud* Harris *et al.* 2004 e Simpson 2000 *apud* Harris *et al.* 2004), o que é possível pela quantidade considerável de reservas capaz de suportar a planta através de condições adversas do clima e iniciar o crescimento de um novo ramo aéreo se houver remoção do caule (Harris & Mann 1994). Assim, o rizóforo de *Cordyline*, similar ao rizóforo de *Vernonia* e *Smilax*, representa um órgão de reserva e uma estrutura de propagação vegetativa, uma vez que apresenta gemas laterais as quais podem originar novos ramos aéreos (Menezes *et al.* 1979, Sajo & Menezes 1986a e b, Appezzato-da-Glória 2003, Hayashi & Appezzato-da-Glória 2005 e Martins *et al.* 2010).

Devido à produção de grande quantidade de raízes, os rizóforos teriam participações indiretas no transporte de água e nutrientes e na fixação da planta ao substrato. Conforme Goebel (1905), Harris & Mann (1994) e Czernin & Phillips (2005), o crescimento do rizóforo de *C. australis* aumenta muito a produção de novas raízes, as quais auxiliam na fixação de jovens plantas e, juntamente com a estrutura caular, penetram no solo em busca de água e nutrientes. Portanto toda a água com nutrientes que entram na planta, só o fazem através dos rizóforos (Rocha & Menezes 1997). Sajo & Menezes (1986a) e Andreatta & Menezes (1999) relatam duas funções fundamentais do rizóforo: a busca de mais nutrientes no solo pelas raízes através de um predomínio do crescimento axial, e o armazenamento de substâncias sintetizadas pela parte aérea, quando prevalece o crescimento em espessura do órgão.

A formação do sistema caular subterrâneo de *Cordyline australis* contribui ainda com o espessamento secundário no estabelecimento e suporte mecânico do caule aéreo (Tomlinson & Esler 1973). Contudo, outras monocotiledôneas arbóreas possuem raízes na base do caule que auxiliam na estabilidade da planta (Goebel 1905). Essas são raízes suporte “verdadeiras” ao contrário do sistema de fixação de *Rhizophora mangle* denominado “raízes aéreas” por Gill & Tomlinson (1971 e 1977). *R. mangle* é quase

sempre encontrada em solos permanentemente alagados e tem um sistema resultante do desenvolvimento de rizóforos secundários, que emergem do caule ereto e crescem em direção ao solo, ramificando simpodialmente e expandindo a base de suporte da planta (Menezes 2006).

Por fim, o rizóforo é um órgão caulinar cuja principal finalidade é aumentar a rizosfera da planta (Rocha & Menezes 1997 e Appezzato-da-Glória 2003). Suas características secundárias são: armazenamento de reserva, transporte de água e nutrientes e formação de ramos aéreos a partir de suas gemas. Essas características tornam o rizóforo um órgão de resistência e propagação vegetativa (Andreato & Menezes 1999). Um resultado secundário da sua habilidade de formar raízes é sua atuação na fixação e na estabilidade mecânica da planta no substrato em que está presente.

Considerações finais

No gênero *Cordyline*, a produção do rizóforo, com geotropismo positivo, a partir de uma gema presente na axila de uma folha, se sobressai dentro do desenvolvimento da plântula de monocotiledôneas normais (Fisher & Tomlinson 1972). Nas três espécies, o sistema subterrâneo possuía crescimento perpendicular em relação ao solo (Tomlinson & Esler 1973 e Fisher 1975). A principal diferença entre o caule aéreo e seus ramos e os rizóforos e suas ramificações diz respeito ao geotropismo, o qual é negativo no sistema caulinar aéreo e positivo nos rizóforos, mesmo os aéreos (Tomlinson & Fisher 1971, Fisher 1972, 1973 e 1975, Fisher & Tomlinson 1972, Tomlinson & Esler 1973, Fisher *et al.* 1974).

Rocha & Menezes (1997), Andreato & Menezes (1999), Appezzato-da-Glória (2003) e Menezes (2006 e 2007) haviam identificado uma semelhança entre as plantas

que possuem rizóforo e o esquema apresentado por Stewart (1983 *apud* Rocha & Menezes 1997) para Lepidodendrales, já que ambos possuiriam um sistema bipolar de ramificação. As três espécies de *Cordyline* estudadas apresentam tal semelhança, e portanto também possuem um sistema bipolar de ramificação, com a presença de ramos aéreos que formam folhas fotossintetizantes e inflorescências e ramos basais que formam raízes (além de catafilos). Fisher & Tomlinson (1972) chamaram essa disposição caulinar de imagem espelhada, em que a única diferença entre os ramos aéreos e os rizóforos é a de que esses nunca se transformam diretamente em inflorescências.

Embora o geotropismo positivo do rizóforo seja o traço que mais chama a atenção nessa estrutura, alguns rizóforos, como os de *Smilax*, crescem paralelamente ao nível do solo (Andreata & Menezes 1999, Martins & Appezzato-da-Glória 2006, Guimarães *et al.* 2010 e Martins *et al.* 2011). Por isso, a característica que distinguiria o rizóforo de qualquer outro caule seria sua origem distinta da plúmula do embrião, formando um segundo sistema caulinar. Em *Cordyline*, o rizóforo se forma a partir de uma gema lateral, mas em outros grupos o rizóforo se formava a partir do espessamento de uma estrutura caulinar.

O espessamento está intimamente relacionado com o desenvolvimento do rizóforo. Anatomicamente é possível notar um espessamento secundário diferenciado na região em que surgiria um novo rizóforo. Apesar de em alguns casos os autores citarem apenas um espessamento primário (Andreata & Menezes 1999, Machado *et al.* 2004 e Martins *et al.* 2010), o rizóforo parece ter mais relação com o espessamento secundário. Guimarães *et al.* (2010) também consideram primário o espessamento do rizóforo de *Smilax subsessiliflora* entretanto, afirmam serem necessários mais estudos para que essa

observação seja certificada. A diferença no aspecto anatômico do crescimento secundário do rizóforo subterrâneo de *Cordyline*, quando comparado à parte aérea, se deveria a produção de grande quantidade de raízes, pois cada um dos anéis sucessivos formados no espessamento secundário do rizóforo seria relacionado à formação de uma raiz.

Como visto, os rizomas de *Cordyline* são rizóforos. É possível que estruturas caulinares de diversas espécies relatadas na literatura sob outras denominações (como por exemplo rizomas e tubérculos) também sejam rizóforos. Melo-de-Pinna & Menezes (2002) e Guimarães *et al.* (2010), a princípio, consideraram o caule subterrâneo presente em *Ianthopappus corymbosus* e *Smilax subsessiliflora* como rizóforos por constituir um segundo sistema caular na planta, mas Guimarães *et al.* (2010) ressaltam a necessidade de estudos mais aprofundados para verificar tal afirmação. Estudos futuros que confirmariam a presença do rizóforo em outras plantas poderiam elucidar diversos mecanismos de formação de um sistema caular duplo em diferentes táxons, enriquecendo os conhecimentos de desenvolvimento em plantas vasculares.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSEN, M. T.; BEEVER, R. E.; SUTHERLAND, P. W. and FORSTER, R. L. S. 2001. Association of “*Candidatus* phytoplasma australiense” with sudden decline of cabbage tree in New Zealand. **Plant Disease**, 85(5): 462-469.

ALVES, V. G. & MENEZES, N. L. 2009. Morpho-anatomical analysis of the rhizome in species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae) from Serra do Cipó (MG). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 52(6): 1473-1483.

ALONSO, A. A. & MORAES-DALLAQUA, M. A. 2004. Morfoanatomia do sistema caulinar de *Canna edulis* Kerr-Gawler (Cannaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 27(2): 229-239.

ANDREATA, R. H. P. & MENEZES, N. L. 1999. Morfoanatomia do embrião, desenvolvimento pós-seminal e origem do rizóforo de *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 18: 39-51.

ANGYOSPERM PHYLOGENY GROUP 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 141(4): 399-436.

APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2003. **Morfologia de sistema subterrâneos – histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ribeirão Preto: A. S. Pinto.

BARKLEY, G. 1924. Secondary stellar structures of *Yucca*. **Botanical Gazette**, 78(4): 433-439.

BARLOW, P. W. & KURCZYŃSKA, E. U. 2007. The anatomy of the chi-chi of *Ginkgo biloba* suggests a mode of elongation growth that is an alternative to growth driven by an apical meristem. **Journal of Plant Research**, 120: 269-280.

BARRAU, J. 1965. Notes on some food plants of Oceania. **Ethnology**, 4(3):282-294.

BEEVER, R. E. 1986. The species of *Cordyline* (Agavaceae) on the Poor Knights Islands, northern New Zealand. **Journal of the Royal Society of New Zealand**, 16(3): 251-258.

BEEVER, R. E.; FORSTER, R. L. S.; REES-GEORGE, J.; ROBERTSON, G. I.; WOOD, G. A. and WINKS, C. J. 1996. Sudden decline of cabbage tree (*Cordyline australis*): search for the cause. **New Zealand Journal of Ecology**, 20(1): 53-68.

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. 1883. **Genera Plantarum**. Vol. 3, London.

BURKILL, I. H., 1960. The organography and evolution of Dioscoreaceae, the family of Yams. **Botanical Journal of Linnean Society**, 56(367):319-412.

- CARDOSO, V. A. Estudos anatômicos dos órgãos vegetativos de *Dioscorea anomala* (Kunth) Gris e *Dioscorea debilis* Ex. R. Knuth (Dioscoreaceae) de campo rupestre da Serra do Cipó (MG). São Paulo, 2001. 66p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, SP.
- CATTAL, M. B. & MENEZES, N. L. 2010. Primary and secondary thickening in the stem of *Cordyline fruticosa* (Agavaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 82(3): 653-662.
- CHAMBERLAIN, C. J. 1921. Growth Rings in a Monocotyl. **Botanical Gazette**, 72(5): 293-304.
- CHASE, M. W., RUDALL, P. J. and CONRAN, J. G. 1996. New circumscriptions and a new family of Asparagoid Lilies: genera formerly included in Anthericaceae. **Kew Bulletin**, 51(4): 667-680.
- CHEADLE, V. I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. **Botanical Gazette**, 98(3): 535-555.
- CONRAN, J. G. & CHRISTOPHEL, D. C. 1998. *Paracordyline aureonemoralis* (Lomandraceae): an Eocene monocotyledon from South Australia. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, 22(4):349-357.
- CRONQUIST, A. 1981. **An integrated system of classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press.
- CZERNIN, A. & PHILLIPS, C. 2005. Below-ground morphology of *Cordyline australis* (New Zealand cabbage tree) and its suitability for river bank stabilization. **New Zealand Journal of Botany**, 43:851-864.
- DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T. and YEO, P. F. 1985. **The families of the monocotyledons**. Berlin: Springer-Verlag.
- DeMASON, D. A. 1979a. Histochemistry of the primary thickening meristem in the vegetative stem of *Allium cepa* L. **American Journal of Botany**, 66(3): 347-350.
- DeMASON, D. A. 1979b. Function and development of primary thickening meristem in the monocotyledon, *Allium cepa* L. **Botanical Gazette**, 140(1): 51-66.
- DeMASON, D. A. 1980. Localization of cell division activity in the primary thickening meristem in *Allium cepa* L. **American Journal of Botany**, 67(3): 393-399.
- DeMASON, D. A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in monocotyledons. **American Journal of Botany**, 70: 955-962.
- DeMASON, D. A. & DIGGLE, P. K. 1984. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. III. Observations from histochemistry and autoradiography. **American Journal of Botany**, 71(9): 1260-1267.

- DeMASON, D. A. & WILSON, M. A. 1985. The continuity of primary and secondary growth in *Cordyline terminalis* (Agavaceae). **Canadian Journal of Botany**, 63: 1907-1913.
- DIGGLE, P. K. & DeMASON, D. A. 1983a. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. I. Histology of the mature vegetative stem. **American Journal of Botany**, 70(8): 1195-1204.
- DIGGLE, P. K. & DeMASON, D. A. 1983b. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. II. Ontogenetic relationship within the vegetative stem. **American Journal of Botany**, 70(8): 1205-1216.
- ESAU, K. 1977. **Anatomy of Seed Plants**. 2 ed.: New York; Chichester; Brisbane; Toronto; Singapore: John Wiley & Sons.
- FISHER, J. B. 1972. Control of shoot-rhizome dimorphism in the woody monocotyledon, *Cordyline* (Agavaceae). **American Journal of Botany**, 59(10): 1000-1010.
- FISHER, J. B. 1973. The monocotyledons: their evolution and comparative biology. II. Control of the growth and development in the monocotyledons-new areas of experimental research. **The Quarterly Review of Biology**, 48(2): 291-298.
- FISHER, J. B.; BURG, S. P. and KANG, B. G. 1974. Relationship of Auxin Transport to Branch Dimorphism in *Cordyline*, a Woody Monocotyledon. **Physiologia Plantarum**, 31: 284-287.
- FISHER, J. B. & TOMLINSON, P. B. 1972. Morphological studies in *Cordyline* (Agavaceae). II. Vegetative morphology of *Cordyline terminalis*. **Journal of the Arnold Arboretum**, 53: 113-127.
- FISHER, J. B. 1975. Eccentric secondary growth in *Cordyline* and other Agavaceae (Monocotyledonae) and its correlation with auxin distribution. **American Journal of Botany**, 62(3): 292-302.
- GIFFORD, E. M. & BAYER, D. E. 1995. Developmental anatomy of *Cyperus esculentus* (Yellow nutsedge). **International Journal of Plant Science**, 156: 622-629.
- GILL, A. M. & TOMLINSON, P. B. 1971. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 2. Growth and differentiation of aerial roots. **Biotropica**, 3(1): 63-77.
- GILL, A. M. & TOMLINSON, P. B. 1977. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 4. The adult root system. **Biotropica**, 9(3): 145-155.
- GOEBEL, K. E. 1905. Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, organe, welche zwischen wurzeln und sprossen stehen. **Flora**, 95: 167-212.

GRIFFIN, W. J. & MAUNWONGYATHI, P. 1969. A comparison of four species of *Cordyline*. **Planta Medica**, 17(4): 346-360.

GUIMARÃES, A. R.; COSTA, C. G. e ANDREATA, R. H. P. 2010. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smilax subsessiliflora* (Smilacaceae). **Rodriguésia**, 61(2):181-194.

HARRIS, W. & MANN, J. D. 1994. Preliminary investigation of the suitability of *Cordyline australis* (Asphodelaceae) as a crop for fructose production. **New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science**, 22(4): 439-451.

HARRIS, W.; BEEVER, R. E., PARKES, S. L.; WEBSTER, R. and SCHEELE, S. 2003. Genotypic variation of height growth and trunk diameter of *Cordyline australis* (Lomandraceae) grown at three locations in New Zealand. **New Zealand Journal of Botany**, 41: 637-653.

HARRIS, W.; BEEVER, R. E., PARKES, S. L. and McSEVENY, T. 2004. Genotypic variation of dead leaf retention by *Cordyline australis* (Lomandraceae) populations and influence on trunk surface temperatures. **New Zealand Journal of Botany**, 42: 833-845.

HAYASHI, A. H. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2005. The origin and anatomy of rhizophores in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from the Brazilian Cerrado. **Australian Journal of Botany**, 53: 273-279.

HINKLE, A. E. 2004. The distribution of a male sterile form of **Ti** (*Cordyline fruticosa*) in Polynesia: a case of human selection? **Journal of the Polynesian Society**, 113: 263-290.

HINKLE, A. E. 2007. Population structure of Pacific *Cordyline fruticosa* (Laxmanniaceae) with implications for human settlement of Polynesia. **American Journal of Botany**, 94(5): 828-839.

HORI, Y. & OSHIMA, Y. 1986. Life history and population dynamics of the Japanese yam, *Dioscorea japonica* Thunb. I. Effects of initial plant size and light intensity on growth. **The Botanical Magazine**, 99: 407-418.

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

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. F. and DONOGHUE, M. J. 2008. **Plant systematics - a phylogenetic approach**. 3 ed.: Sunderland, Massachusetts USA: Sinauer Associates, Inc.

KRAUSS, B. H. 1948. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. **Botanical Gazette**, 110: 159-217.

KRAUS, J. E. & ARDUIN, M. 1997 **Manual Básico de Métodos em Anatomia Vegetal**. Rio de Janeiro: EDUR (Ed. Universidade Rural).

LORENZI, H. & SOUZA, H. M. 2001. **Plantas ornamentais no Brasil – arbustivas, herbáceas e trepadeiras**. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.

LORENZI, H.; SOUZA, H. M.; TORRES, M. A. V. e BACHER, L. B. 2003. **Árvores exóticas no Brasil – madeiras, ornamentais e aromáticas**. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.

LU, C. Y. & CHIANG, S. H. T. 1976. Lateral thickening in the stem of *Agave rigida* Mill. and *Aloe vera* L. **Taiwania**, 21(2): 204-219.

MACHADO, S. R.; OLIVEIRA, D. M. T.; DIP, M. R. e MENEZES, N. L. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 27(1): 115-123.

MARTIN, F. W. & ORTIZ, S. 1963. Origin and anatomy of tubers of *Dioscorea floribunda* and *D. spiculiflora*. **Botanical Gazette**, 124(6): 416-421.

MARTINS, A. R. & APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2006. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Smilax polyantha* Griseb. (Smilacaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 29(4): 555-567.

MARTINS, A. R.; PÜTZ, N.; SOARES, A. N.; BOMBO, A. B. and APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2010. New approaches to underground systems in Brazilian *Smilax* species (Smilacaceae). **Journal of the Torrey Botanical Society**, 137(2-3): 220-235.

MARTINS, A. R.; PÜTZ, N.; NOVENBRE, A. D. L. C.; PIEDADE, S. M. S. and APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2011. Seed germination and seedling morphology of *Smilax polyantha* (Smilacaceae). **Biota Neotropica**, 11(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n2/en/abstract?article+bn00411022011>.

MELO-DE-PINNA, G. F. A. & MENEZES, N. L. 2002. Vegetative organ anatomy of *Ianthopappus corymbosus* Roque & Hind (Asteraceae-Mutisieae). **Revista Brasileira de Botânica**, 25(4): 505-514.

MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. **Ciência e Cultura**, 23(3): 389-409.

MENEZES, N. L. 1975. Presença do rizóforo em espécies de *Vernonia* da Serra do Cipó. **Resumos: XXVI Congresso Nacional de Botânica**, Rio de Janeiro, RJ.

MENEZES, N. L.; MÜLLER, C e SAJO, M. G. 1979. Um novo e peculiar tipo de sistema subterrâneo em espécies de *Vernonia* da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 7: 33-38.

MENEZES, N. L.; SILVA, D. C.; ARRUDA, R. C. O.; MELO-DE-PINNA, G. F.; CARDOSO, V. A.; CASTRO, N. M.; SCATENA, V. L. and SCREMIN-DIAS, E. 2005. Meristematic activity of the Endodermis and the Perycicle in the primary thickening in monocotyledons. Considerations on the “PTM”. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 77(2): 259-274.

- MENEZES, N. L. 2006. Rhizophores in *Rhizophora mangle* L: an alternative interpretation of so-called “aerial roots”. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 78(2): 213-226.
- MENEZES, N. L. 2007. Rhizophore in Angiosperms. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica**, 4: 340-353.
- MENEZES, N. L.; ELBL, P. M.; CURY, G.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; SASAKI, K. L. M.; SILVA, C. G.; COSTA, G. R. e LIMA, V. G. A. 2012. The meristematic activity of the endodermis and the pericycle and its role in the primary thickening of stems in monocotyledonous plants. **Plant Ecology & Diversity**, 5(2): 153-165.
- OGURA, Y. 1938. Problems in morphology (13). **Botany and Zoology**, 6: 139-148. (Em japonês)
- OGURA, Y. 1972. **Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes**. Berlin: Gebr. Borntraeger. 502p.
- OKAMOTO, T.; UMEZAKI, T.; NAGAYA, Y. and TANIYAMA, Y. 2000. Cultural technique for efficient seed propagation of Chinese yam (*Dioscorea opposita* Thunb.). **Japanese Journal of Crop Science**, 69(4): 476-480.
- OLIVEIRA, A. P.; BARBOSA, L. J. N.; PEREIRA, W. E.; SILVA, J. E. L.; OLIVEIRA, A. N. P., 2007. Produção de rizóforos comerciais de Inhame em função de doses de nitrogênio. **Horticultura Brasileira**, Brasília 25: 073-076.
- PIRANI, J. R. & CORDEIRO, I. 2002. Angiospermas – Agavaceae. In **Flora fanerogâmica do estado de São Paulo**. Coords. Maria das Gaças Lapa Wanderley, George John Shepherd e Ana Maria Giulietti. São Paulo: FAPESP – Editora Hucitec.
- PIRANI, J. R. 2010. Laxmanniaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB008538>).
- RIZZINI, C. T. & HERINGER, E. P. 1966. Estudos sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, 38(Supl.): 85-111.
- ROCHA, D. C. & MENEZES, N. L. 1997. O sistema subterrâneo de *Dioscorea kunthiana* Uline ex R. Knuth (Dioscoreaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 16: 1-13.
- RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. M. 2002 Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Valh rhizome (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, 25(3): 251-258.
- RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. M. 2009. Morphoanatomy of the stem in Cyperaceae. **Acta Botanica Brasilica**, 23(3): 889-901.
- RUDALL, P. 1984. Taxonomic and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in Iridaceae. **Botanical Gazette**, 145: 524-534.

- RUDALL, P. 1989. Stem thickening growth in bulbous Iridaceae. **Botanical Gazette**, 150(2): 132-138.
- RUDALL, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons, **The Botanical Review**, 57(2): 150-163.
- RUDALL, P. 1995. New records of secondary thickening in monocotyledons. **IAWA Journal**, 16(3):261-268.
- SAJO, M. G. & MENEZES, N. L. 1986a. Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, 46(1): 189-196.
- SAJO, M. G. & MENEZES, N. L. 1986b. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, 46(1): 197-202.
- SAJO, M. G. & RUDALL, P. J. 1999. Systematic vegetative anatomy and ensiform leaf development in *Xyris* (Xyridaceae). **Botanical Journal of Linnean Society**, 130: 171-182.
- SATO, T. 1997. Genetic relationship among *Dioscorea* species and cultivars by rhizophore protein analysis with polyacrylamide gel electrophoresis. **Journal of the Japan Society for Horticultural Science**, 66(3-4): 535-541. (Em japonês)
- SCATENA, V. L. & MENEZES, N. L. 1995. Aspectos morfológicos e anatômicos do caule em espécies de *Syngonanthus* Ruhl., Eriocaulaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, 14: 91-107.
- SHARMA, O. P. 1976. Anatomy, origin and development of the rhizome of *Dioscorea deltoidea* Wallich. **Proceedings of the Indian Academy of Science**, 84(2): 50-55.
- SHARMA, O. P. 1980. Ontogeny and morphology of the tuber of *Dioscorea floribunda* Mart. et Gal. **Proceedings of the Indian Academy of Science**, 89(1): 47-55.
- SKUTCH, A. F. 1932. Anatomy of the axis of Banana. **Botanical Gazette**, 93(3): 233-358.
- SOUZA, V. C. & LORENZI, H. 2005. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- SOUZA, S. T.; FERREIRA, T. S.; SILVA, A. C.; HIGUCHI, H.; PAULINO, P. S.; GOMES, J. P. e SILVA, K. M. 2009. Estrutura populacional de *Cordyline spectabilis* Kunth & Bouché em um fragmento de floresta ombrófila mista Montana, em Campos Novos, SC. **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil**, São Lourenço, MG.
- STEVENS, P. F. 2001 onwards. **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 9, June 2008. Available at <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (acessado em 20/08/2014).

STEVENSON, D. W. & FISHER, J. B. 1980. The developmental relationship between primary and secondary thickening growth in *Cordyline* (Agavaceae). **Botanical Gazette**, 141(3): 264-268.

STEVENSON, D. W. 1980. Radial growth in *Beaucarnea recurvata*. **American Journal of Botany**, 67(4): 476-489.

TAKHTAJAN, A. 1997. **Diversity and classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press.

TOMLINSON, P. B. & HUGGETT, B. A. 2012. Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. **American Journal of Botany**, 99(12): 1891-1902.

TOMLINSON, P. B. & ZIMMERMANN, M. H. 1969. Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth – an introduction. **Journal of the Arnold Arboretum**, 50(2): 159-179.

TOMLINSON, P. B. & FISHER, J. B. 1971. Morphological studies in *Cordyline* (Agavaceae). I. Introduction and general morphology. **Journal of the Arnold Arboretum**, 52: 459-478.

TOMLINSON, P. B. & ESLER, A. E. 1973. Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. **New Zealand Journal of Botany**, 11: 627-644.

TOMODA, M.; ISHIKAWA, K. and YOKOI, M. 1981. Plant mucilages. XXX. Isolation and characterization of a mucilage, “Dioscorea-mucilage B,” from the rhizophors of *Dioscorea batatas*. **Chemical & Pharmaceutical Bulletin**, 29(11): 3256-3261.

ZIMMERMANN, M. H. & TOMLINSON P. B. 1969. The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). 1. Distribution and development of primary strands. **Journal of the Arnold Arboretum**, 50: 370-383.

ZIMMERMANN, M. H. & TOMLINSON P. B. 1970. The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). 2. Distribution and development of secondary vascular tissue. **Journal of the Arnold Arboretum**, 51: 478-491.

LEGENDAS REFERENTES ÀS ILUSTRAÇÕES

Ca: Catafilos

Cx2: Córtex secundário

DEM: Derivadas da Endoderme Meristemática

Ec: Eixo central

En: Endoderme

Ep: Eixo da plântula

Fp: Feixes caulinares primários pericíclicos

Fpc: Feixes caulinares primários procambiais

Fs: Feixes caulinares secundários de origem do MES

Ge: Gema

MES: região do Meristema de Espessamento Secundário e suas derivadas imediatas

Pr: Periciclo

Ra: Raiz adventícia

Rc: Raiz adventícia ligada ao cilindro vascular do eixo central

Ri: Rizóforo

Rl: Raiz lateral

Rm: Ramo aéreo (com geotropismo negativo)

Rp: Região pericíclica

Rr: Raiz adventícia ligada ao cilindro vascular do rizóforo

Tf: Traço foliar

LEGENDAS REFERENTES ÀS ILUSTRAÇÕES (cópia para ser destacada)

Ca: Catafilos

Cx2: Córtex secundário

DEM: Derivadas da Endoderme Meristemática

Ec: Eixo central

En: Endoderme

Ep: Eixo da plântula

Fp: Feixes caulinares primários pericíclicos

Fpc: Feixes caulinares primários procambiais

Fs: Feixes caulinares secundários de origem do MES

Ge: Gema

MES: região do Meristema de Espessamento Secundário e suas derivadas imediatas

Pr: Periciclo

Ra: Raiz adventícia

Rc: Raiz adventícia ligada ao cilindro vascular do eixo central

Ri: Rizóforo

Rl: Raiz lateral

Rm: Ramo aéreo (com geotropismo negativo)

Rp: Região pericíclica

Rr: Raiz adventícia ligada ao cilindro vascular do rizóforo

Tf: Traço foliar

ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Indivíduo adulto de *Cordyline fruticosa* (A), *C. australis* (B) e *C. spectabilis* (C).

Figura 2: Regiões basais intumescidas em plântulas de *Cordyline fruticosa* com 10 folhas **(A)**, *C. australis* com 12 folhas **(B)** e *C. spectabilis* com 8 folhas **(C)**. O rizóforo começa a se formar a partir dessas regiões **(A, B e C - setas)** após o intumescimento.

Figura 3 - A: Indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 13 folhas. Início do desenvolvimento de uma gema que formará o rizóforo na região basal intumescida (círculo). A seta aponta a cicatriz de onde estava a semente. **B:** Início do desenvolvimento do rizóforo na região basal. **C:** Detalhe da região basal destacada em **B**. **D:** Rizóforo desenvolvido com aproximadamente 1cm.

Figura 4 - A: Indivíduo de *Cordyline australis* com 10 folhas. **B:** Imagem em micro-CT de um indivíduo de *C. australis* com aproximadamente 10 folhas, em que é possível distinguir um espessamento da base levemente mais acentuado no lado esquerdo. **C:** Rizóforo em início de desenvolvimento (seta). **D:** Imagem em micro-CT em que se observa o ápice do rizóforo (círculo).

Figura 5: Regiões basais de *Cordyline spectabilis*. **A:** Indivíduo com 8 folhas, quando há o início do desenvolvimento de uma gema a qual formará o rizóforo (círculo). **B:** Detalhe da região onde estaria a gema que formaria o rizóforo (círculo). **C:** Rizóforo no início do desenvolvimento (seta) em um indivíduo de *C. spectabilis* com 9 folhas. Observa-se a gema apical protegida por catafilos (cabeça de seta). **D:** Indivíduo com 15 folhas. Nota-se a presença de dois rizóforos desenvolvidos, cada um a partir de uma gema. **E:** Indivíduo com 13 folhas. A partir de uma gema desenvolve-se um rizóforo (Ri) ao mesmo tempo que uma outra gema desenvolve um ramo aéreo (Rm).

Figura 6 - A: Rizóforos aéreos formados em um indivíduo de *Cordyline fruticosa* adulto. Observa-se que o ápice pode se ramificar em novos rizóforos (**B** - setas), ou pode formar folhas (**C**). Em **D** um rizóforo aéreo formou um ramo lateral aéreo e novas gemas estão se desenvolvendo na região em destaque (**E** - setas).

Figura 7 - A: Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline fruticosa* com mais de 20 folhas. Grande quantidade de raízes adventícias são formadas a partir do rizóforo o qual está se ramificando próximo ao ápice (**B** - setas). **C e D:** Indivíduo de *C. spectabilis* formando novos ramos aéreos (setas) a partir do rizóforo. **E:** Indivíduo de *C. spectabilis* com ramificação do rizóforo (seta preta) e formação de um ramo aéreo (seta vermelha) a partir do mesmo rizóforo. **F e G:** Indivíduos de *C. australis* cujos ápices foram perdidos (setas). Em **F** ocorre o desenvolvimento de novo ramo aéreo substituindo o caule aéreo original e em **G** o rizóforo está em desenvolvimento mesmo sem a porção aérea.

Figura 8 - A: Indivíduo de *Cordyline fruticosa* sem deslocamento do eixo da plântula. **B:** Indivíduo de *C. spectabilis* com rizóforo se desenvolvendo e o eixo original da plântula sendo deslocado lateralmente.

Figura 9 - A: Indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 10 folhas. **B a D:** Secções longitudinais do caule aéreo. A figura **B** mostra o aspecto geral da região marcada na figura **A**, em que se observa o local com apenas espessamento primário (1) e a porção em que ocorre espessamento secundário (2) no caule. Na figura **C** observa-se a região apical do caule com formação do periciclo a partir do procâmbio. A figura **D** mostra um primórdio de raiz adventícia formado na região de um nó do caule aéreo.

Figura 10: Secções longitudinais do eixo central de *Cordyline fruticosa*. A figura **A** mostra uma gema presente na axila de uma folha. Em **B** observa-se o MES em atividade. Na figura **C** observa-se um local do caule aéreo em que o MES produziu grande quantidade de tecido parenquimático. A figura **D** mostra a região do hipocótilo com endoderme espessada e formação de raiz adventícia a partir do periciclo.

Figura 11: Secções transversais em *Cordyline fruticosa*. **A:** Hipocótilo com endoderme, periciclo e células do parênquima vascular espessados. **B:** Raiz com endoderme, periciclo e células do parênquima vascular começando a se espessar. **C:** Raiz adventícia conectada ao hipocótilo. **D:** Raiz adventícia formando uma raiz lateral. A endoderme do hipocótilo e da raiz apresentam espessamento em U.

Figura 12 - **A**: Indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 6 folhas. **B** e **C**: Secção transversal da região apical caulinar (**A**). **C** é um detalhe de **B** mostrando novos feixes caulinares (setas) se originando na região pericíclica. **D** e **E**: Secção transversal de uma porção localizada 1mm abaixo do ápice caulinar. **E** é um detalhe de **D** em que a seta indica um novo feixe caulinar de origem do periciclo. **F** e **G**: Secção transversal da região correspondente à **B** na figura **A**. Raiz adventícia se formando a partir da região pericíclica. Em **G**, detalhe de **F**, a seta 1 indica um novo feixe caulinar de origem do periciclo e a seta 2 indica um feixe caulinar com tecidos já lignificados.

Figura 13 - A: Rizóforo aéreo de *Cordyline fruticosa*. **B a E:** Secções longitudinais do rizóforo aéreo de *C. fruticosa*. A figura **B** mostra o aspecto geral do rizóforo aéreo, sendo que há uma ocorrência considerável de gemas (setas). Em **C** observam-se traços foliares provenientes das folhas vistos longitudinalmente. As cabeças de seta apontam para as folhas em desenvolvimento no rizóforo aéreo. Detalhe de uma gema na figura **D** e na figura **E**, nota-se uma gema em posição muito próxima do ápice.

Figura 14: Secções longitudinais do rizóforo aéreo de *Cordyline fruticosa*. Em **A** observa-se o periciclo formando feixes caulinares (setas), em detalhe em **B**. **C** mostra células do periciclo se dividindo (cabeça de seta). As células resultantes dessas divisões darão origem ao MES, o qual está evidenciado em **D**. Na figura **E** observa-se uma raiz adventícia com origem ainda no periciclo. **F** mostra essa raiz em detalhe.

Figura 15: Secções transversais da região mais apical do rizóforo aéreo de *Cordyline fruticosa*. Em **A** e **B** ocorre apenas os cordões procambiais correspondentes às folhas. Em **C** e **D** o limite do cilindro vascular começa a ser formado. Em **D** já ocorre um periciclo delimitando o cilindro vascular e, nas figuras **E** e **F**, observa-se feixes caulinares (setas) sendo produzidos na região pericíclica.

Figura 16: Secções transversais do rizóforo aéreo de *Cordyline fruticosa*. Na figura **A** a **C** o periciclo está produzindo feixes concêntricos anfivasais (setas) ao mesmo tempo em que já está se dividindo para formar o MES (cabeça de seta). O MES está formado e em plena atividade produzindo novos feixes caulinares secundários (setas) na figura **D**. A figura **E** mostra o aspecto do rizóforo aéreo durante a atuação do MES. Nota-se na figura **F** uma raiz que se conecta ao rizóforo por feixes ainda pericíclicos.

Figura 17 - A e B: Secções longitudinais do ápice de um rizóforo de *Cordyline fruticosa* em início de desenvolvimento. Observa-se a presença de uma gema protegida por catafilos no ápice do rizóforo e uma raiz adventícia com DEM próxima a esse ápice. C: Rizóforo subterrâneo de um indivíduo de *C. fruticosa* com mais de 20 folhas com grande quantidade de raízes adventícias formadas. D: Outro rizóforo, com as raízes adventícias removidas. As setas indicam dois nós consecutivos. E: Secção longitudinal do rizóforo mostrado em D. As cabeças de seta indicam catafilos e gemas reduzidas.

Figura 18: Secções transversais do rizóforo subterrâneo de *Cordyline fruticosa*. **A e B:** Porção do rizóforo em espessamento primário. A cabeça de seta em **A** indica uma divisão periclinal da célula do periciclo a qual irá formar o MES. As setas indicam feixes concêntricos anfivasais se formando a partir do periciclo. **C a F:** Porção do rizóforo em que o MES está estabelecido. Em **D e E** observa-se que a conexão entre a vascularização da raiz adventícia e do rizóforo ocorre na região em que o periciclo estava originando novos feixes. As setas indicam novos feixes concêntricos anfivasais se formando a partir do MES. **F** mostra um detalhe da gema presente no rizóforo em **D**.

Figura 19: Rizóforo subterrâneo de um indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 20 folhas. **B e C:** Secções transversais correspondentes à área marcada em **A**. A seta chama a atenção para o eixo central, ainda individualizado em **B** e unido ao rizóforo em **C**. A figura **C** corresponde a uma região mais distante do ápice do rizóforo em relação à figura **B**. **D:** Secção transversal do rizóforo onde o MES está em plena atividade formando novos feixes caulinares concêntricos anfigvais (Fs) que, da mesma forma que os feixes produzidos pelo periciclo (Fp), ficam organizados em anéis.

Figura 20 - A: Rizóforo subterrâneo de um indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 20 folhas. **B a D:** Secções transversais correspondentes à área marcada em **A**, sendo **B** mais próximo do ápice do rizóforo e **C** e **D** mais distante. O cilindro vascular do eixo central, está se interpondo ao cilindro vascular do rizóforo. Em **D** é possível observar em maior detalhe os feixes vasculares do rizóforo divergindo do cilindro vascular do eixo central. Observa-se em **B** duas raízes adventícias se desenvolvendo a partir do rizóforo (Rr) e outras duas a partir do do eixo central (Rc).

Figura 21 - **A:** Rizóforo subterrâneo de um indivíduo de *Cordyline fruticosa* com 20 folhas. **B a D:** Secções transversais correspondentes à área marcada em **A**. **C** corresponde a uma região mais distante do ápice do rizóforo em relação à **B** e **D** a uma região mais distante em relação à **C**. Os cilindros vasculares de rizóforo e do eixo central estão cada vez mais interpostos. Em **B** e **C** ainda é possível distinguir o cilindro vascular do rizóforo, entretanto, em **D** essa distinção é praticamente imperceptível. **E** e **F:** Detalhes mostrando as células parenquimáticas e os feixes caulinares concêntricos anfigvasais produzidos pelo MES no rizóforo. **G:** Secção transversal do caule aéreo com células do parênquima vascular lignificadas.

Figura 22 - **A**: Caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline australis* com 10 folhas. **B a D**: Secções longitudinais do caule aéreo. **B** mostra o aspecto geral do caule aéreo, com nítida distinção entre o local com somente espessamento primário (1) e o local com espessamento secundário (2). Em **C** observa-se a região apical do caule com formação do periciclo. **D** mostra a região basal do caule com duas raízes adventícias, Ra1, primária, já lignificada, e Ra2, secundária, ainda não lignificada.

Figura 23: Secções transversais da região apical do caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline australis* com 10 folhas. Em **A** ocorre os cordões de procâmbio correspondentes às folhas. Em **B** há um deslocamento de cordões procambiais. Na figura **C** observa-se o cilindro vascular delimitado e com a presença do periciclo, visível na figura **D**, em que o periciclo está começando a produzir feixes caulinares (setas).

Figura 24: Secções transversais do mesmo caule aéreo de *Cordyline australis* da **figura 23**. Em **A** o MES está recém-formado. No detalhe em **B** observa-se que o MES está recém-formado e ainda não está produzindo feixes secundários. **C** mostra o aspecto do caule quando o MES está em atividade.

Figura 25: Secções transversais da região basal do mesmo caule aéreo de *Cordyline australis* da **figura 23**. O cilindro vascular do eixo central e do rizóforo estão interpostos. Em **A** nota-se que o anel de feixes mais externo (seta), pertencente ao rizóforo, está mais distante do cilindro vascular do eixo central. Em **B**, esse anel conecta-se a uma raiz adventícia ainda não espessada. Nota-se na figura **C** o cilindro vascular do rizóforo externo ao cilindro vascular do eixo central. Em **D** a **F** observa-se uma distinção maior entre o cilindro vascular do rizóforo e o cilindro vascular do eixo central. A figura **F** é um detalhe da figura **E**.

Figura 26: Secções transversais da região basal do mesmo caule aéreo de *Cordyline australis* da **figura 23**. De **A** a **D** os cilindros vasculares do rizóforo e do eixo central estão interpostos. Em **A** e **B** quatro raízes que se ligam ao cilindro vascular do rizóforo circundam o cilindro vascular do eixo central. Em **C**, ocorrem cinco raízes que se ligam ao cilindro vascular do rizóforo e uma que se liga ao cilindro vascular do eixo central, em detalhe na figura **D**. **E** e **F** mostram o cilindro vascular do eixo central individualizado do rizóforo.

Figura 27 - **A:** Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline australis*. **B a E:** Secções longitudinais do mesmo rizóforo. **B** mostra o aspecto geral do rizóforo, onde se observa a distinção entre a região com apenas espessamento primário (1) e a região com espessamento secundário (2). Também se observa em **B** traços foliares derivados de catafilos no rizóforo e que vão até sua base. **C e D** mostram gemas presentes na região de transição, as quais emitem traços evidentes de seus catafilos. Em **E** observa-se uma gema presente no rizóforo.

Figura 28: Secções longitudinais do rizóforo de *Cordyline australis*. **A** mostra o cilindro vascular do eixo central presente na região de transição. Em **B** notam-se os feixes caulinares secundários produzidos pelo MES. Em **C** e **D**, em uma região mais próxima do ápice do rizóforo, o periciclo está se dividindo (cabeça de seta) para formar o MES. **E** e **F** mostram uma raiz adventícia presente na região em que o MES está atuando. Em **F** nota-se a endoderme da raiz.

Figura 29 - A: Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline australis* com mais de 20 folhas. **B a E:** Secções transversais da área marcada em **A** – região apical do rizóforo. Em **B** e **C** observa-se somente os cordões de procâmbio correspondentes aos catafilos. Em **D** o cilindro vascular está delimitado e com periciclo presente. A figura **E** mostra em detalhe o periciclo começando a produzir novos feixes caulinares (setas).

Figura 30 - **A**: Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline australis* com mais de 20 folhas. **B a I**: Secções transversais da área marcada em **A**. A sequência das figuras vai do ápice do rizóforo em direção à base do indivíduo. Em **B** e **C** o periciclo está produzindo novo feixes concêntricos anfigasais (seta), e a endoderme em fase meristemática produziu derivadas em direção ao córtex. **D** mostra duas raízes adventícias com vascularização conectada ao rizóforo através dos feixes pericíclicos. Distingue-se na figura **E**, dois anéis, um já lignificado (seta vermelha) e um ainda não lignificado (seta preta), ambos ainda de origem do periciclo. Em **F** o MES está em início de atividade produzindo novos feixes caulinares (setas). **G** mostra uma gema presente no rizóforo. Observa-se na figura **H** feixes caulinares produzidos pelo MES se lignificando. Em **I**, o MES está bastante ativo produzindo feixes secundários que ficam dispostos em anéis sucessivos.

Figura 31 - A: Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline australis* com mais de 20 folhas. **B a D:** Secções transversais da área marcada em **A**. Nessa região o MES está bem estabelecido e em plena atividade, produzindo feixes caulinares e células parenquimáticas (**B**). A atividade do periciclo e posteriormente do MES produz feixes vasculares os quais ficam organizados em anéis, em detalhe na figura **C**. Em **B** nota-se quatro raízes adventícias, cada uma ligada a um anel do rizóforo e em **D** observa-se duas dessas raízes em detalhe.

Figura 32 - A: Rizóforo de um indivíduo de *Cordyline australis* com mais de 20 folhas. **B a F:** Secções transversais da área marcada em **A**. A sequência das figuras vai do rizóforo em direção à parte aérea do indivíduo. Os cilindros vasculares do rizóforo e do eixo central estão se interpondo em **B**, **D** e **F**, sendo que na figura **F** a distinção entre os cilindros vasculares é praticamente imperceptível. **C** e **E** mostram o cilindro vascular do eixo central de **B** e **D**, respectivamente. Nas figuras **B** a **E** é possível distinguir três raízes adventícias ligadas ao cilindro vascular do eixo central e as demais raízes ligadas ao cilindro vascular do rizóforo.

Figura 33: Secções transversais de raízes que se conectam à região do rizóforo e à região de transição de *Cordyline australis*. Em **A** observa-se uma raiz pouco lignificada a qual conecta-se ao cilindro vascular do rizóforo por meio de feixes pericíclicos. A raiz mostrada em **B** se liga ao rizóforo através de feixes organizados em anéis mais internos no rizóforo. **C** mostra uma raiz não espessada cuja vascularização se liga ao rizóforo pelos feixes mais recentemente produzidos pelo MES. Em **D** e **E** notam-se raízes já espessadas ligadas ao cilindro vascular do rizóforo por feixes intermediários entre os observados na figura **B** e na figura **C**.

Figura 34 - **A**: Caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 8 folhas. **B a E**: Secções longitudinais do mesmo. **B** mostra o aspecto geral do caule, em que estão marcadas a região que ocorre apenas espessamento primário (1) e a que tem espessamento secundário (2). **C** mostra a região apical do caule em que o periciclo é formado e está produzindo novos feixes (**D** - setas). Em **E** nota-se células do periciclo se dividindo e, adjacente ao periciclo, a endoderme.

Figura 35: Secções longitudinais do caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 8 folhas. **A:** Primórdio de raiz adventícia não espessada localizada próximo ao ápice e que se conecta à vascularização do caule pelo periciclo. **B:** Primórdio de raiz de origem pericíclica cujas DEM estão contínuas com as DEM do caule. **C:** Raiz espessada de origem primária. Observa-se ainda a região do caule em que ocorreu maior atividade do MES. **D:** Raiz espessada de origem secundária. **E:** Raiz adventícia desenvolvida na região do hipocótilo.

Figura 36: Secções transversais da região apical do caule aéreo de um indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 8 folhas. **A** e **B** mostram o ápice, no qual se observam cordões de procâmbio correspondentes às folhas. Em **C** visualiza-se cordões de procâmbio que se diferenciam em feixes caulinares. Em **D** existe um limite nítido do cilindro vascular com a presença do periciclo produzindo novos feixes caulinares, melhor observado na figura **E** (setas). Em **F** nota-se em detalhe feixes caulinares sendo produzidos (setas) e traços foliares diferenciados.

Figura 37: Secções transversais do mesmo caule aéreo de *Cordyline spectabilis* da **figura 36**. Em **A** observa-se o aspecto do cilindro vascular na região em que o periciclo já está se dividindo e formando o MES. Nota-se, na figura **B**, um feixe caulinar secundário sendo produzido pelo MES (seta). A raiz em **C** se conecta ao caule pelos feixes produzidos pelo periciclo. **D** mostra o aspecto do caule quando o MES está em plena atividade.

Figura 38: Secções transversais da base do mesmo caule aéreo de *Cordyline spectabilis* da **figura 36**. As figuras mostram a sequência de individualização dos cilindros vasculares do rizóforo e do eixo central. Na figura **A** a seta aponta para o anel de feixes lignificados mais externo o qual corresponde a uma atividade diferenciada do MES. Em **B** nota-se o cilindro vascular do rizóforo interposto ao cilindro vascular do eixo central. Em **C** essa interposição é menor e o cilindro vascular do rizóforo fica mais nítido. **D** e **E** mostram o rizóforo e o eixo central morfologicamente separados.

Figura 39: Secções transversais da base do mesmo caule aéreo de *Cordyline spectabilis* da **figura 36**, mostrando somente o ápice rizóforo. Em **A** e **C** evidencia-se a gema apical do rizóforo. **B** e **D** correspondem à detalhes de **A** e **C**, respectivamente.

Figura 40 - **A:** Indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 15 folhas. **B:** O mesmo indivíduo com as raízes removidas e separado em partes. **C a E:** Secções longitudinais do rizóforo maior apontado na figura **B**. **C:** Aspecto geral do rizóforo onde se observa a região com somente espessamento primário (1) e a região com espessamento secundário (2). **D:** Raiz adventícia de origem do periciclo e uma gema na região apical do rizóforo. **E:** Raiz adventícia não lignificada com origem no periciclo.

Figura 41 - A: Indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 15 folhas. **B a H:** Secções transversais da região apical do rizóforo marcado em **A**. **B e C** mostram o ápice propriamente dito. Em **B e C** observam-se os cordões de procâmbio correspondentes aos catafilos. Nas figuras **D e E** notam-se cordões procambiais em posição mais periférica. Em **E** observa-se o cilindro vascular delimitado, com a presença do periciclo. **F** mostra o periciclo produzindo feixes caulinares em detalhe nas figuras **G e H** (setas). A cabeça de seta indica a célula do periciclo se dividindo.

Figura 42 - A: Indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 15 folhas. **B a H:** Secções transversais do rizóforo marcado em **A**. **B** e **C** mostram o aspecto do cilindro vascular somente com crescimento primário e **D**, detalhe de **C**, mostra o periciclo produzindo feixes caulinares primários e suas células já se dividindo para formar o MES (cabeça de seta). A raiz em **B** se conecta ao caule pelos feixes produzidos pelo periciclo. **E** e **F** mostram o aspecto do caule com o MES em início de atividade e **G** e **H** mostram feixes caulinares secundário sendo produzidos pelo MES (setas).

Figura 43 - A: Indivíduo de *Cordyline spectabilis* com 15 folhas. **B a E:** Secções transversais da área marcada em **A**. **B** corresponde ao local onde os rizóforos (Ri1 e Ri2) ainda estão individualizados. Em **C** os rizóforos Ri1 e Ri2 já estão morfologicamente unidos e seus cilindros vasculares estão começando a se interpor. Em **D** os cilindros vasculares dos dois rizóforos e o cilindro vascular do eixo central estão interpostos, sendo que nessa posição, a vascularização de uma raiz adventícia ligada ao cilindro vascular do eixo central mantém os cilindros vasculares dos dois rizóforos distintos. **E** mostra a região mais próxima da parte aérea em que os três cilindros vasculares estão totalmente interpostos, não sendo mais possível distingui-los.

Figura 44: Secções transversais da área marcada na **figura 43 - A** correspondentes à região basal do indivíduo de *Cordyline spectabilis*. **A** e **C** mostram secções transversais em maior aumento do cilindro vascular dos dois rizóforos interpostos ao cilindro vascular do eixo central, este, evidenciado pela vascularização da saída de raiz. **B** e **D** mostram secções longitudinais da mesma interposição. A seta em **B** aponta para um traço foliar que se estende de um catafilo no rizóforo até a vascularização da raiz. **E** e **F** são secções transversais em maior aumento da região mais próxima da parte aérea, em que se observam os traços foliares em uma região mais central do cilindro vascular do eixo central.

Anexo 1: Tabela dos indivíduos de *Cordyline fruticosa* coletados

Cordyline fruticosa

[illegible]

Anexo 2: Representação esquemática dos estágios observados na base das plântulas de *Cordyline fruticosa* utilizados para a coleta dos indivíduos de *C. australis* e *C. spectabilis*.

A: Estágio 1 - Indivíduo com espessamento secundário para comparação com estágios seguintes.

B: Estágio 2 - Indivíduo com intumescimento da base.

C: Estágio 3 - Indivíduo com intumescimento da base acentuado.

D: Estágio 4 - Indivíduo com base intumescida apresentando espessamento desigual, indicando início de formação do rizóforo.

E: Estágio 5 - Indivíduo com rizóforo em início de desenvolvimento, sendo possível distingui-lo a olho nu.

F: Estágio 6 - Indivíduo com rizóforo desenvolvido em diversos tamanhos (a partir de 1cm).

Anexo 3: Representação esquemática das fases de desenvolvimento do rizóforo em *Cordyline*.

Fase 1: Intumescimento da base devido à atividade do MES do caule aéreo.

Fase 2: Base intumescida mais pronunciada com um segundo cilindro vascular se desenvolvendo a partir de uma gema lateral.

Fase 3: Base intumescida com espessamento desigual devido ao maior desenvolvimento da gema.

Fase 4: Rizóforo em início de desenvolvimento.

Fase 5: Rizóforo desenvolvido.