

APOSTILA COMPLEMENTAR

ANATOMIA VEGETAL

Vascularização do corpo primário da planta

Prof. Dr. Carlos André Espolador Leitão

Estelos

Estelo é o mesmo que cilindro central ou cilindro vascular, situando-se internamente ao córtex do caule e da raiz. Caracteriza-se por ser constituído pelos tecidos vasculares, possuindo elementos traqueais e elementos crivados, junto com células parenquimáticas, podendo também apresentar fibras.

Por sua localização interna ao córtex, o estelo é envolvido por uma **endoderme** ou **bainha amilífera**, que são a camada mais interna do córtex. Os feixes vasculares que divergem do estelo para irrigar órgãos da planta, como folhas, frutos, etc., são envolvidos por uma **bainha de feixe**, que é uma extensão da endoderme ou da bainha amilífera. As células endodérmicas apresentam, pelo menos em algum momento, impregnações em forma de fita, de suberina, nas suas paredes transversais e radiais. Esta Impregnação se denomina **estria de Caspary**, e por sua natureza graxa, confere impermeabilização às paredes, desempenhando nas raízes uma função seletiva na translocação de água e solutos do córtex para o cilindro vascular, por impedir a via apoplasto.

Classificação dos estelos

Adotaremos o seguinte tipo de classificação de estelos: protostelo (haplostelo, plectostelo e actinostelo), sifonostelo (ectoflóico, anfiflóico solenostelo e anfiflóico dictiostelo), eustelo e atactostelo.

O **protostelo** é o tipo mais primitivo, caracteriza-se por não possuir medula e por não ter lacuna foliar associado aos traços foliares. Estes últimos podem também estar ausentes. O protostelo está presente no caule das Rhyniophyta, Zosterophyllophyta, Trimerophytrophyta, Psilophyta, e Lycopphyta, e nas raízes de todos os grupos que as possuem. No caso das raízes adventícias, isto é, não oriundas da radícula do embrião, o actinostelo é medulado.

Quanto à disposição de xilema e floema, os protostelos são subdivididos em haplostelo, plectostelo e actinostelo (figs. 1, 2, 3).

- **Haplostelo:** é o tipo mais simples, consistindo-se de um cilindro central de xilema rodeado por floema (figs. 1.1, 2A, 2B)
- **Plectostelo:** é formado por feixes de xilema que se coalescem e divergem repentinamente, mergulhados em um cilindro de floema. Em um corte transversal, tem o aspecto de pequenos grupos de xilema, dentro de um círculo de floema (figs. 1.3, 2C, 3A, 3B).
- **Actinostelo:** é constituído por xilema central, que em secção transversal se assemelha a uma estrela, onde os “raios” são os pólos de protoxilema (exarco), estando o metaxilema ao centro. O floema se encontra subdividido em setores, que ocupam posições entre os pólos de protoxilema (figs. 1.2, 3C).

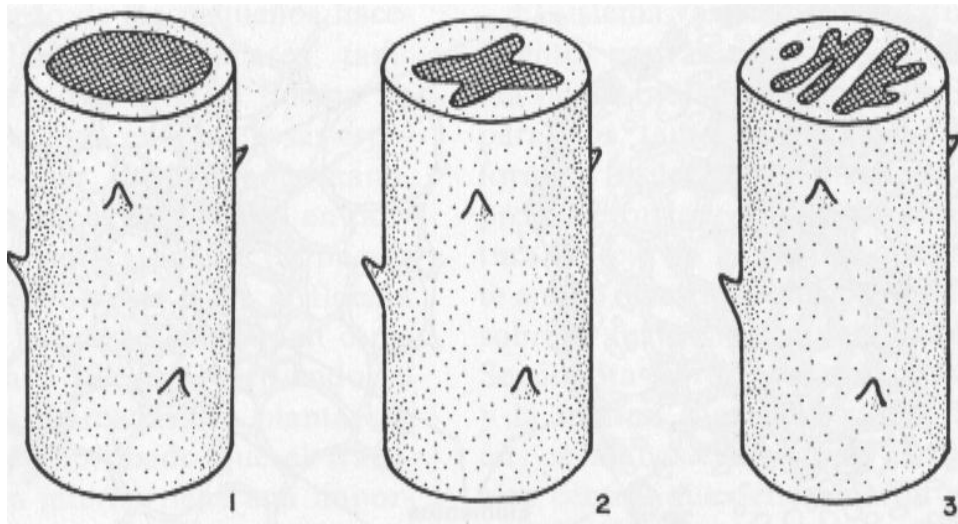


Figura 1: esquema tridimensional dos tipos de protostelo. O córtex foi omitido, e os apêndices laterais são os traços foliares. 1- haplostelo; 2- actinostelo; 3- plectostelo. Xilema em denso quadriculado, floema em fraco pontilhado. Extraído de Fahn (1985).

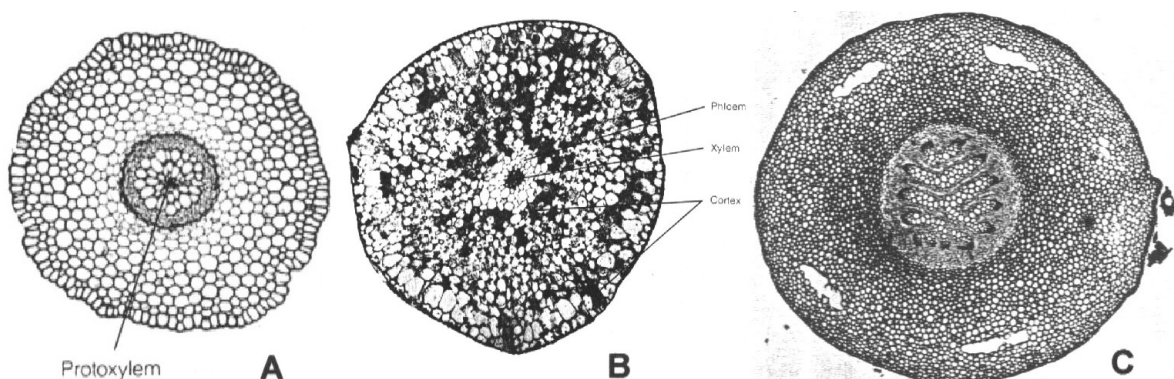


Figura 2: cortes transversais de caules de *Selaginella* (A), *Rhynia* (fóssil) (B) e *Lycopodium* (C). Em A e B, tem-se haplostelo, com protoxilema centrarco. Em C, plectostelo, com protoxilema exarco. Extraído de Gifford & Foster (1989).

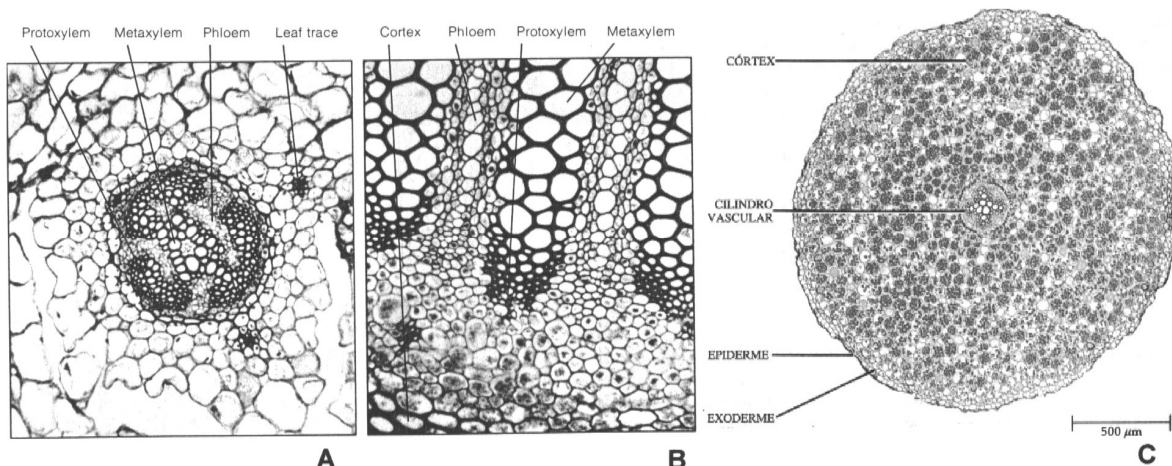


Figura 3: cortes transversais de caule de *Lycopodium* (A e B) e raiz de *Ranunculus* (C), uma Magnoliophyta. Em A e B, tem-se plectostelo com protoxilema exarco. B é um detalhe da figura 2C, evidenciando o protoxilema exarco. Em C, tem-se um actinostelo tetrarco. O protoxilema é exarco. A e B - Extraído de Gifford & Foster (1989). C- Extraído de Raven *et al.* (2001).

O **sifonostelo** apresenta medula. Via de regra, os traços foliares estão associados às lacunas foliares. Alguns estudiosos acreditam que a condição da presença de medula se deva a uma invasão, em termos evolutivos, do meristema fundamental no cilindro de procâmbio, ocasionando a formação da medula típica dos sifonostelos.

São 2 os tipos de sifonostelo: ectoflóico e anfiflóico (figs. 4, 5, 6):

Ectoflóico: apresenta um anel de xilema envolvido por um anel de floema, estando a medula internamente ao xilema (figs. 4.4, 5A, 5B).

Anfiflóico: semelhante ao ectoflóico, porém com um anel de floema a mais, localizado entre o anel de xilema e a medula. Em outras palavras, é constituído por uma medula central, margeada por um anel de floema, com um anel de xilema externamente, e finalmente um anel de floema, externo ao xilema. De acordo com a quantidade, tamanho e sobreposição de lacunas foliares, a região internodal do caule pode apresentar-se com os tecidos vasculares do estelo formando um anel contínuo, sem interrupções. Este tipo de sifonostelo anfiflóico denomina-se **solenostelo** (figs. 4.5, 5C, 9A). Em caules onde existem muitas e/ou extensas lacunas foliares sobrepostas, onde os tecidos vasculares, mesmo nos entrenós, jamais formam um anel completo, o estelo é subdividido em unidades vasculares completas envolvidas por endoderme, denominadas **meristeles** (fig 6C). As meristeles, coalescem-se e divergem-se ao longo do estelo (figs. 9B, 9C, 9D, 9E). Este tipo de sifonostelo ectoflóico, subdividido em meristeles, denomina-se **dictiostelo** (figs. 4.6, 6A, 6B, 9B, 9C, 9D, 9E). Em alguns casos, o dictiostelo pode também apresentar meristeles em posição central ao anel de meristeles (fig. 6B).

Por último, como os tipos mais diferenciados de estelos, tem-se:

Eustelo: Tipo mais comum dentre as gimnospermas e da classe Magnoliopsida (dicotiledôneas) da divisão Magnoliophyta. É constituído por feixes vasculares dispostos em anel descontínuo, delimitando uma medula ao centro (figs. 7.7, 8A). Diferente do dictiostelo, a endoderme (ou bainha amilífera) envolve apenas a face periclinal dos feixes vasculares.

Atactostelo: Tipo característico dentre a classe Liliopsida (monocotiledôneas) das Magnoliophyta. Caracteriza-se pela distribuição muito complexa dos feixes vasculares, tornando a medula de difícil distinção (figs.

7.8, 8B, 9F, 9G). Neste tipo de estelo, é freqüente a ocorrência de cavidade do protoxilema (figs. 10A, 10B), que surge devido ao rompimento dos elementos de vaso do protoxilema, durante a expansão do caule.

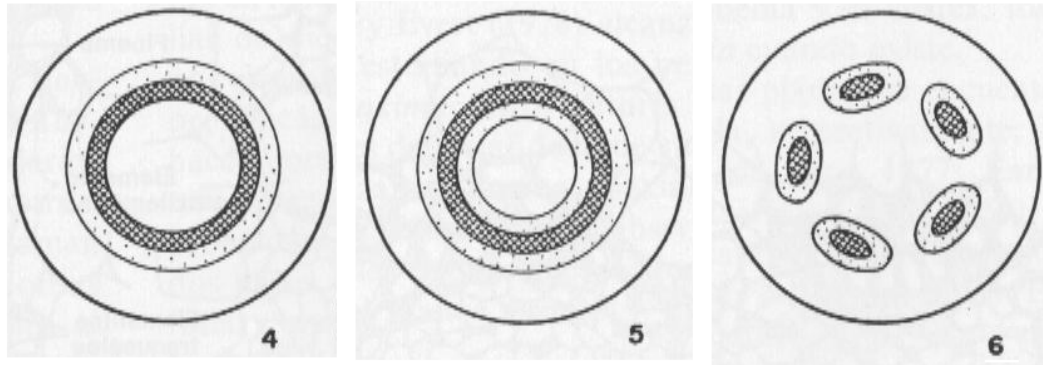


Figura 4: esquema de corte transversal de caule, evidenciando os tipos de sifonostelo. 4- ectoflóico; 5- anfiflóico solenostelo; 6- anfiflóico dictiostelo. Xilema em denso quadriculado, floema em fraco pontilhado, parênquima cortical e medular em branco. Extraído de Fahn (1985).

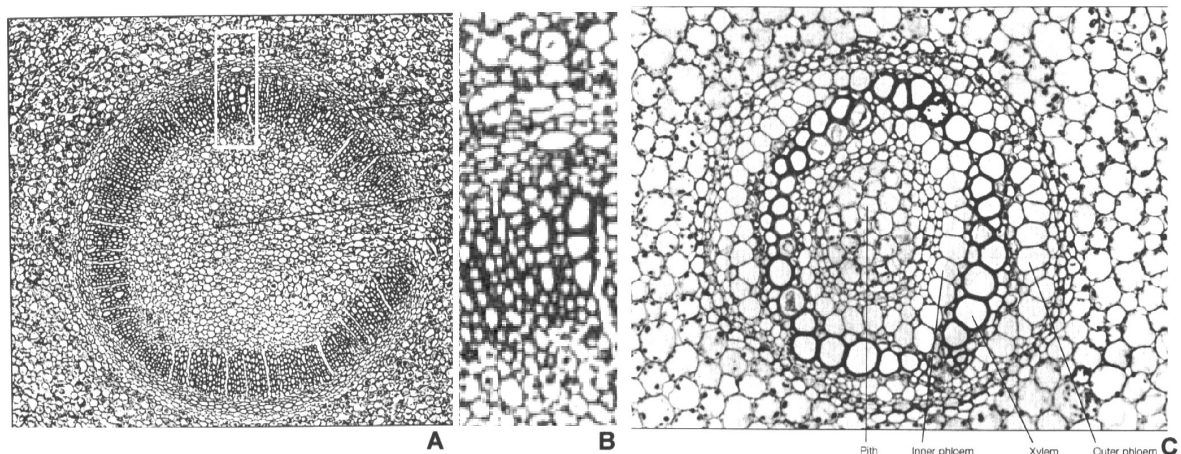


Figura 5: cortes transversais de caule de *Botrychium* (A e B), uma Ophioglossales, e *Marsilea* (C), uma Marsileales. Em A, tem-se sifonostelo ectoflóico, sendo B um detalhe da região marcada em A. Em B, de baixo para cima, temos: medula, xilema, floema (células grandes e achatadas no sentido periclinal) e córtex, onde a endoderme não é visível. Em C, tem-se solenostelo. Do centro para a periferia: medula, endoderme interna, floema interno (células grandes de parede fina), xilema, floema externo (semelhante ao interno), endoderme externa e o restante do córtex. Extraído de Gifford & Foster (1989).

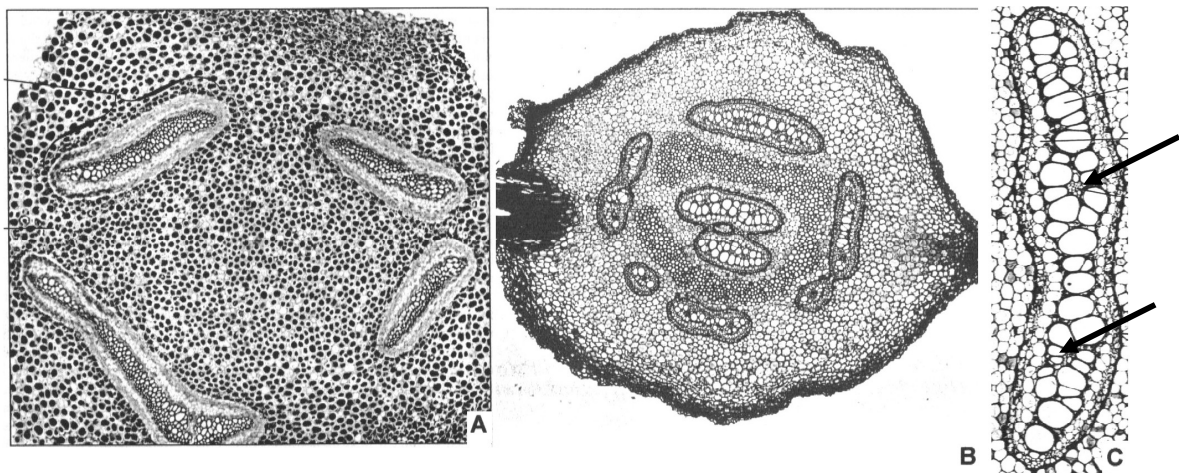


Figura 6: cortes transversais do caule de *Phyllitis* (A) e *Pteridium* (B e C), ambas Filicales, evidenciando solenostelo anfiflóico tipo dictiostelo. Em B, tem-se sifonostelo com “meristeles medulares”. Em C, detalhe de uma meristele, com protoxilema mesarco (setas). Da esquerda para direita: parênquima medular, endoderme, floema, xilema, floema, endoderme e parênquima cortical. Extraído de Gifford & Foster (1989).

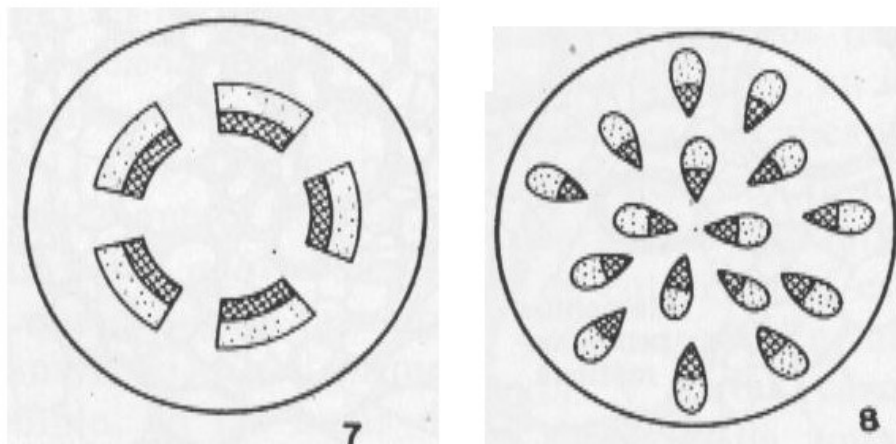


Figura 7: esquema de corte transversal de caule, evidenciando o estelo. 7- eustelo; 8- atactostelo. Xilema em denso quadriculado, floema em fraco pontilhado, parênquima cortical e medular em branco. Extraído de Fahn (1985).

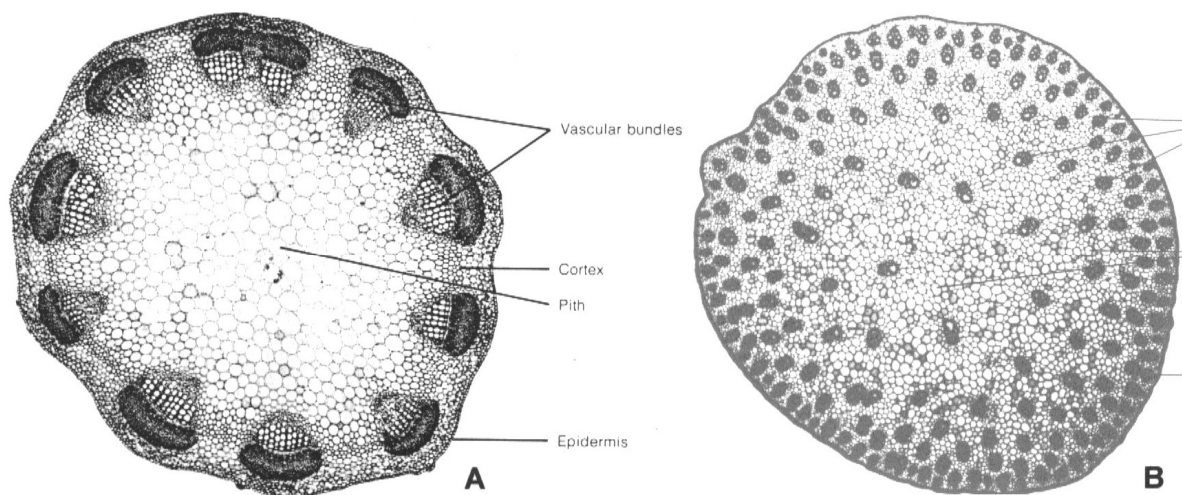


Figura 8: cortes transversais do entrenó do caule de *Trifolium* (A), uma Magnopsida, e de *Zea mays* (milho) (B), uma Liliopsida. Em A, vê-se um eustelo (protoxilema endarco), onde o córtex se limita a uma estreita faixa de tecido parenquimatoso externamente ao cilindro vascular. Em B, atactostelo, onde o protoxilema também é endarco. Extraído de Gifford & Foster (1989).

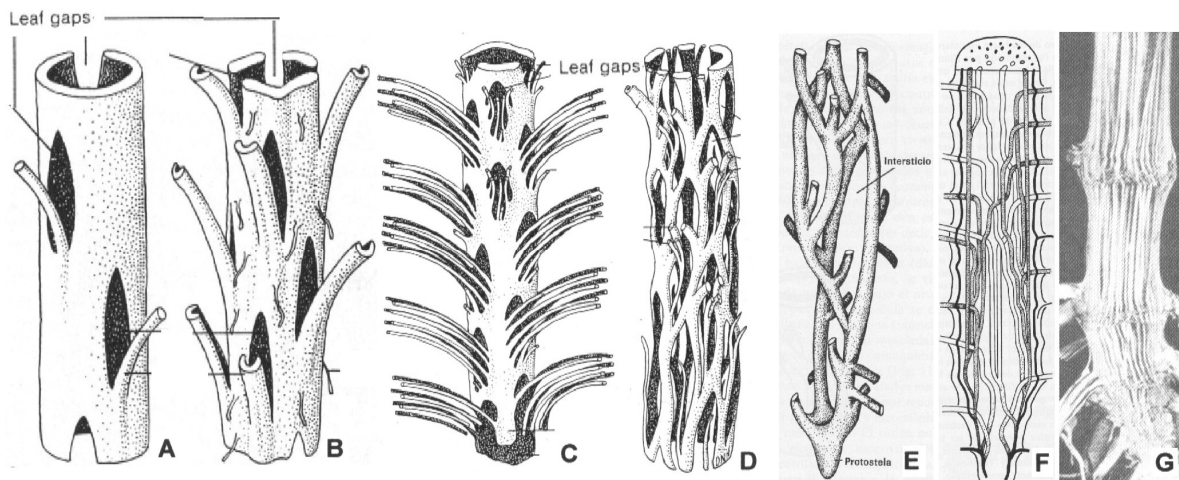


Figura 9: esquemas tridimensionais de estelos de Filicales (A, B, C, D), Ophyoglossales (E), Liliopsida (F), e corte longitudinal, sob lupa, de parte de um caule de *Zea mays* (milho) (G), uma Liliopsida. Em A, solenostelo; de B a E, dictiostelo, onde a porção basal do esquema E, corresponde ao protostelo da raiz; em F e G, atactostelo. Repare a complexidade vascular da região nodal do atactostelo. A a D- Extraído de Gifford & Foster (1989). E a G- Extraído de Fahn (1985).

Feixes vasculares:

Feixes vasculares são estruturas oriundas do desenvolvimento do procâmbio, sendo constituídos por xilema, floema e câmbio fascicular. Este último é o tecido meristemático remanescente da atividade do procâmbio. O câmbio permanece inativo até o início do crescimento secundário da planta.

Os feixes vasculares estão presentes em todos os órgãos vegetais vascularizados, como folhas, flores e frutos, e no eustelo e atactostelo.

Os estelos tipo eustelo atactostelo se caracterizam por ser constituído por feixes vasculares que se comunicam em diferentes alturas, nas regiões nodais (figs. 9F, 9G). Nestes casos, o estelo é formado por feixes vasculares apenas no corpo primário da planta. Tão logo começa o crescimento secundário, a estrutura vascular modifica-se radicalmente, restando apenas os resquícios dos feixes vasculares originais.

Os feixes vasculares podem ser de 3 tipos básicos:

- **Colateral:** Talvez o tipo mais comum. Quando constituindo o estelo, ocorre no eustelo e no atactostelo. Caracteriza-se por ser constituído por floema externo e xilema interno. O câmbio fascicular pode estar presente, localizando-se entre o floema e o xilema (figs. 10A, 10B).
- **Bicolateral:** Característico da família Cucurbitaceae (melão, melancia, pepino, abóbora). É semelhante ao colateral, porém apresenta floema também interno ao xilema. O câmbio está presente apenas entre o floema externo e o xilema (fig. 10C).
- **Concêntrico:** Quando um dos tecidos vasculares se encontra no centro, estando o outro no exterior. Se o floema é externo e o xilema é interno, diz-se feixe concêntrico **anficrival**. Se o xilema é externo e o floema é interno,

diz-se feixe concêntrico **anfivasal** (fig. 10D). Feixes concêntricos, quando associados ao estelo, geralmente ocorrem no atactostelo. Este tipo de feixe não apresenta câmbio fascicular.

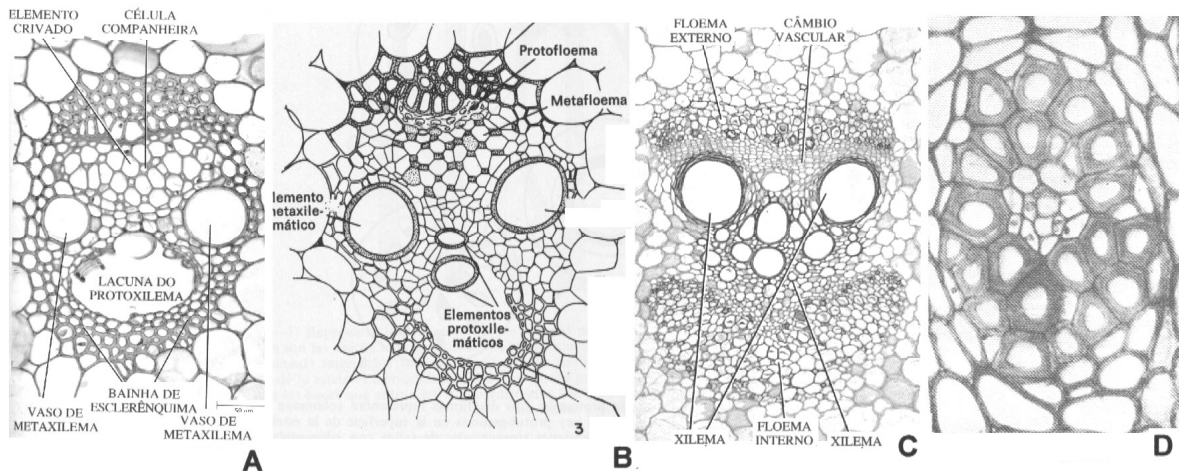


Figura 10: cortes transversais (A, C e D) e esquema do corte transversal (B) de feixes vasculares caulinares. Em A e B, feixes colaterais de Liliopsida; em C, feixe bicolateral de Magnoliopsida (família Cucurbitaceae); em D, feixe concêntrico anfivasal de Liliopsida. A e C- Extraído de Raven *et al.* (2001). B e D- Extraído de Fahn (1985)

Maturação dos elementos condutores dos tecidos vasculares primários

No corpo primário da planta, seja nos estelos, ou nos demais feixes vasculares presentes nos diversos órgãos vegetais, as primeiras células de floema e xilema a amadurecerem são denominadas, respectivamente, **protofloema** e **protoxilema**. Estas células são ativas durante o processo de alongamento do órgão em crescimento, enquanto que as células de **metafloema** e **metaxilema** se desenvolvem por atividade do procâmbio, ficando maduras apenas quando a expansão do órgão termina (figs. 11, 12). Geralmente, neste estágio, as células de protofloema e protoxilema se encontram danificadas e inativas (fig. 11C).

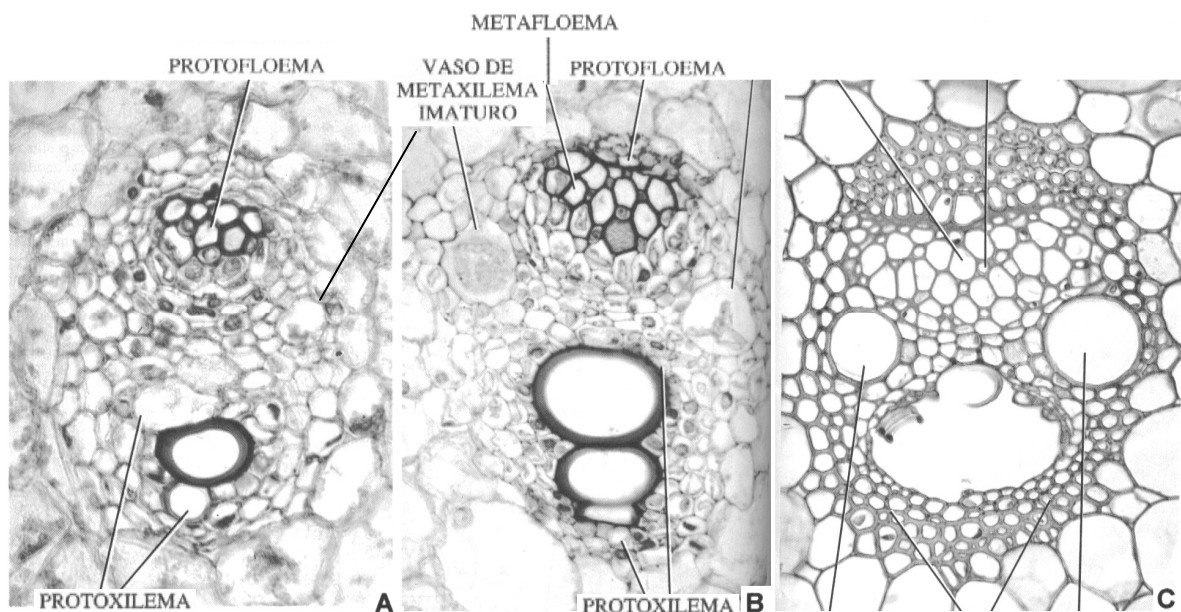


Figura 11: micrografias da ontogenia do feixe vascular colateral de *Zea mays* (Liliopsida). A- feixe em início de diferenciação onde nem todos os elementos de protofloema e protoxilema ainda estão formados. Apenas dois elementos de

protoxilema já estão formados, enquanto o terceiro ainda se encontra em estágio meristemático. B- feixe com os 3 elementos de protoxilema formados e funcionais. Os elementos de metaxilema em formação são mais visíveis que em A. Já existe metafloema ativo, porém ainda não plenamente formado. O protofloema já está esmagado pela ocupação de seu espaço pelo metafloema. C- feixe plenamente formado. O protofloema se reduziu a uma pequena faixa de restos celulares externa ao metafloema. O metaxilema consiste de dois grandes vasos, e o protoxilema encontra-se destruído em uma lacuna (lacuna do protoxilema). Extraído de Raven *et al.* (2001).

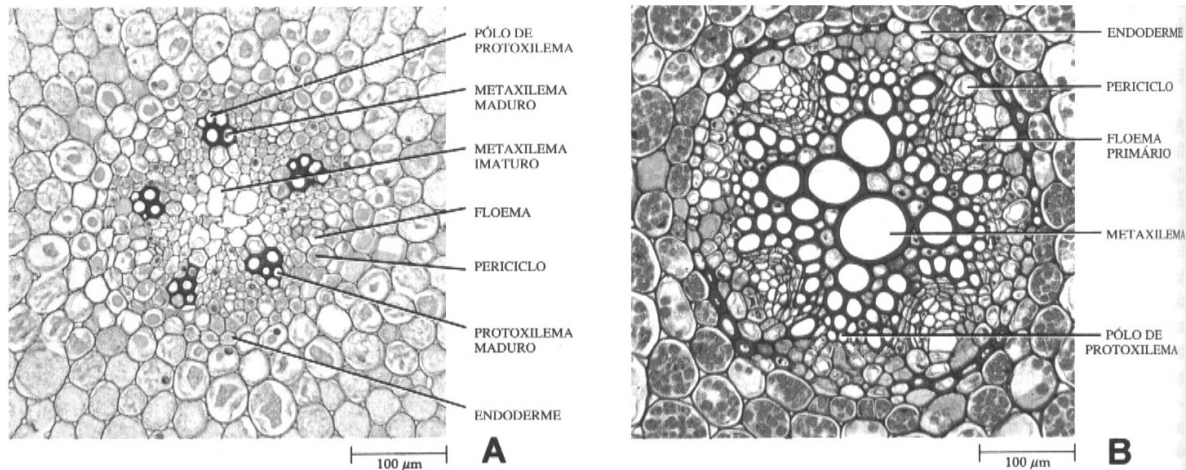


Figura 12: micrografias da ontogenia dos tecidos vasculares em actinostelo de raiz de *Ranunculus* (Magnoliophyta), pentarca em A e tetarca em B. A- corte transversal do estágio inicial de desenvolvimento, onde apenas parte do protoxilema encontra-se madura. Estes elementos de protoxilema constituem os pólos de protoxilema. O metafloema em desenvolvimento (procambial) está ao centro. O floema em formação encontra-se entre os pólos de protoxilema. B- corte transversal da raiz primária madura, com todos os tecidos formados. Extraído de Raven *et al.* (2001).

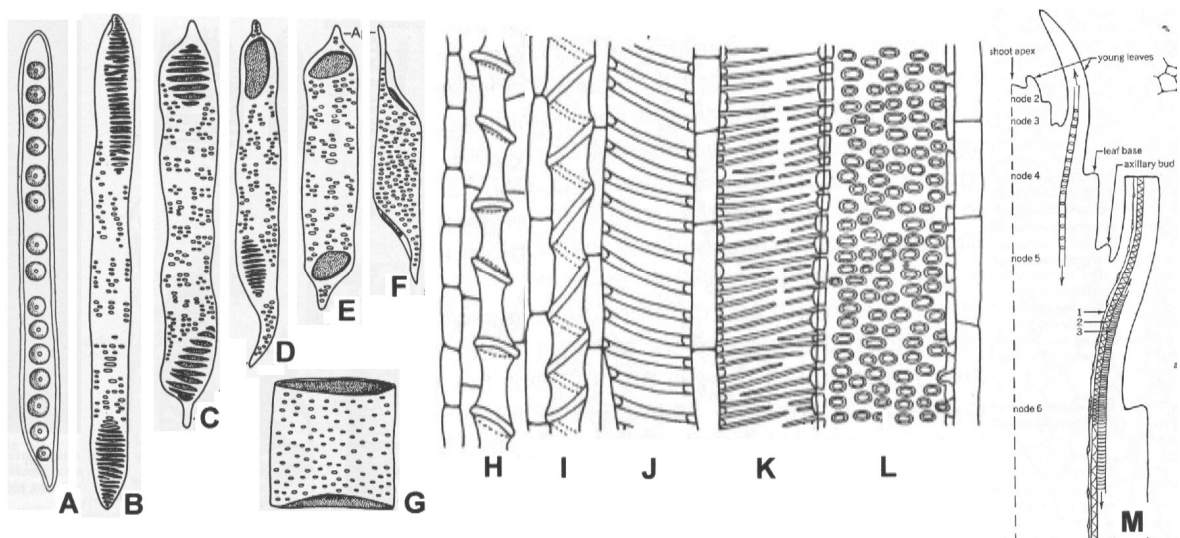


Figura 13: esquema de elementos traqueais. A a G – esquemas de células inteiras, como vistas em maceração: A- traqueíde com pontoações areoladas, B a G- elementos de vaso progressivamente mais derivados, com pontoações simples. Em B e C, as placas de perfuração são escalariformes; em D, tem-se um tipo transicional, com uma placa de perfuração simples, e outra escalariforme; em E, F e G, tem-se elementos de vasos com placa de perfuração simples, onde em G o vaso é extremamente derivado, sendo muito curto, calbrosos e com placa de perfuração horizontal. H a L- esquemas

de vasos de protoxilema (H – J) e metaxilema (K e L). Os espessamentos de parede lignificada (secundária) são: H- anelado; I e J- espiralado, sendo em I altamente distendido; K- escalariforme; L- pontoado. M- esquema de ápice caulinar com estelo tipo eustelo (protoxilema endarco), mostrando os primeiros vasos de protoxilema em primórdios foliares de 2 nós consecutivos. Repare o primórdio inferior, com todos os elementos de protoxilema formados, onde os primeiros (ao centro) encontram-se distendidos. A-G - Extraído de Fahn (1985). H a M- Extraído de Esau (1977).

Como os elementos traqueais (figs. 13A-G) são mortos na maturidade, e como suas paredes devem apresentar algum espessamento de lignina (figs. 14, 15), no protoxilema estes espessamentos não podem impedir a distensão da célula durante a expansão do órgão vegetal (fig. 13M). Dessa forma, os espessamentos de parede do protoxilema são **anelados** (fig. 13H) ou **espiralados** (figs. 13I, 13J). Já os elementos traqueais do metaxilema são bem mais calibrosos que os de protoxilema, e não distensíveis. As paredes destas células são bem mais espessadas, e esses espessamentos podem ser em padrão **escalariforme** (fig. 13K) **reticulado** ou **pontoado** (fig. 13L).

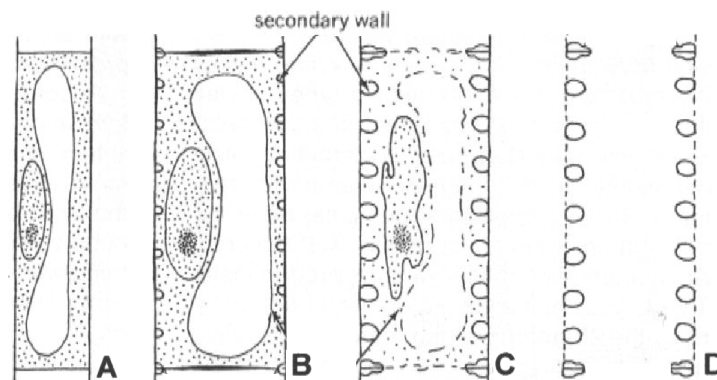


Figura 14: esquema da ontogenia de um elemento de vaso com espessamento espiralado em transição a escalariforme. A- célula procambial em início de diferenciação, com parede primária apenas. B- início da deposição de parede secundária lignificada nas porções referentes ao padrão de espessamento. C- célula em autólise, com o espessamento de parede concluído. D- célula madura, constituída apenas por parede. Extraído de Esau (1977).

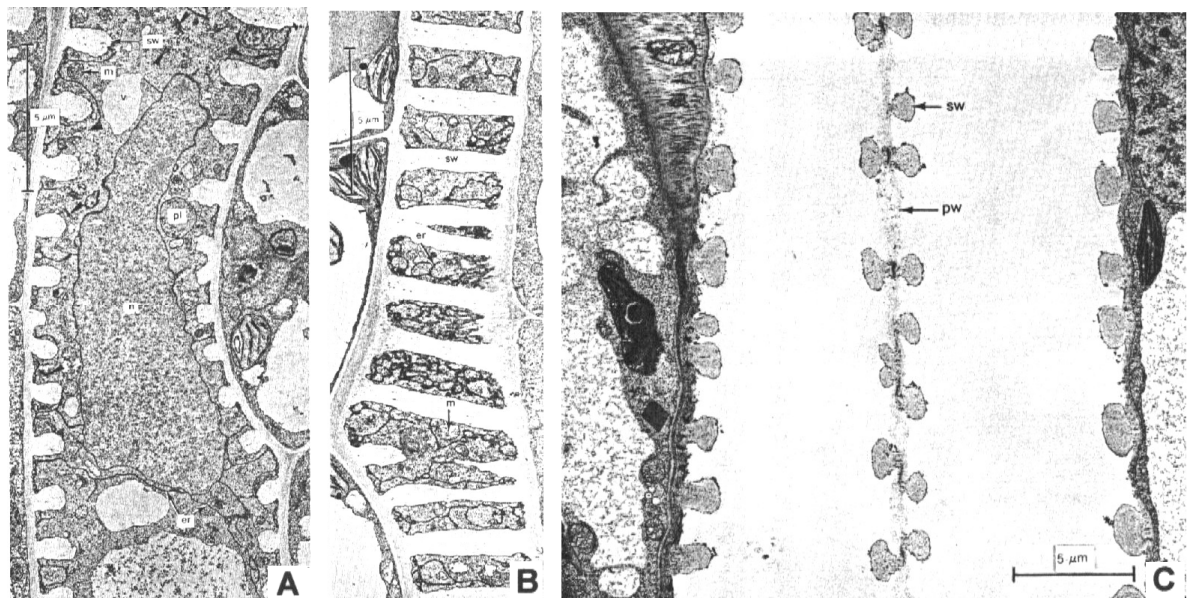


Figura 15: micrografias eletrônicas de transmissão de cortes longitudinais de elementos de vaso em diferentes estágios de desenvolvimento, como esquematizado na figura 14. O padrão de espessamento também é espiralado tendendo ao

escalariforme. A- célula procambial em estágio avançado de deposição de parede secundária. B- como em A, porém o corte é tangente à parede. C- dois elementos de vaso maduros, circundados por células parenquimáticas. Extraído de Esau (1977).

Quanto à localização do protoxilema no estelo, podemos classificá-lo como centrarco, mesarco, endarco ou exarco:

- **Centrarco:** ocorre em alguns exemplos de protostelo. Os elementos traqueais de protoxilema se encontram no centro do xilema central (figs. 2A, 2B, 16).
- **Mesarco:** ocorre em estelos medulados, em especial nos sifonostelos. Como neste tipo de estelo o xilema não pode ocorrer no centro (onde se localiza a medula), o protoxilema encontra-se em posição central dentro das porções de xilema (figs. 6C, 16).
- **Endarco:** ocorre em estelos medulados. Os elementos traqueais de protoxilema ocorrem na periferia dos feixes vasculares, em sua porção voltada para o centro do órgão (figs. 10, 11, 16).
- **Exarco:** típico de actinostelo, ocorrendo também em plectostelo. Os elementos traqueais de protoxilema ocorrem na periferia da massa de xilema, em sua porção voltada para a periferia do órgão (figs. 3, 12). Em actinostelo, cada braço da estrela de xilema termina com um elemento de protoxilema, denominando-se **pólo de protoxilema**. Quanto ao número de pólos de protoxilema, utilizamos os termos **monarco** (1), **diarco** (2), **triarco** (3), **tetrarco** (4), **pentarco** (5) e **poliarco** (mais de 5) para classificar o actinostelo ou o órgão que possui o estelo (figs. 3C, 12).

A maturação do xilema, isto é, o sentido de maturação das células procambiais em elementos traqueais maduros, ocorre em sentido contrário à localização do protoxilema. Desta forma, quando o protoxilema é centrarco ou endarco, a maturação é centrífuga (figs. 11, 16), e no caso do protoxilema exarco, a maturação é centrípeta (figs. 12, 16).

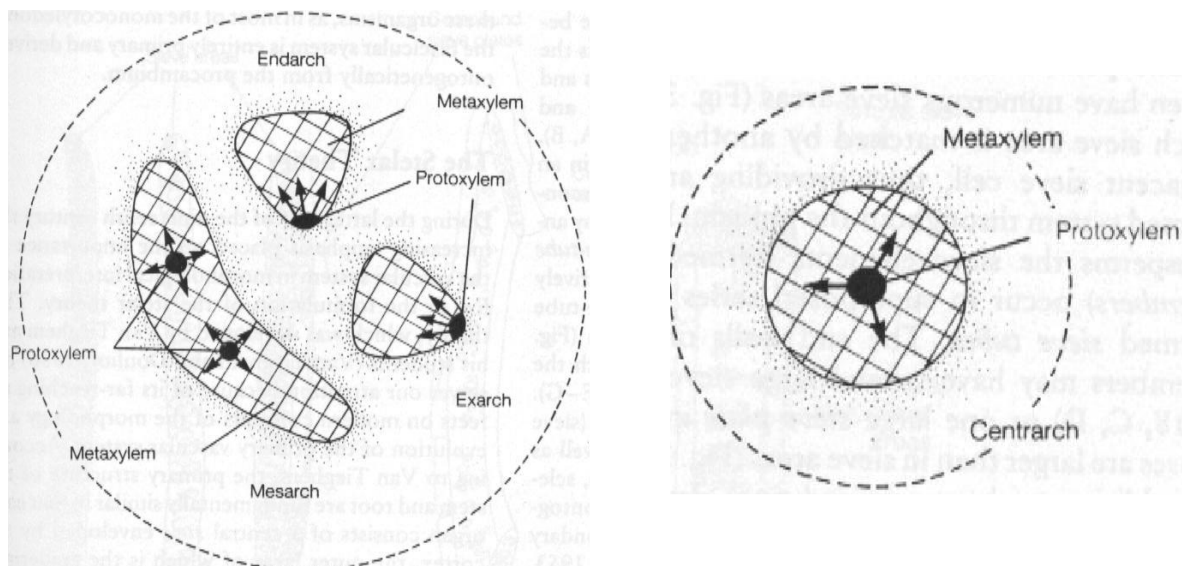


Figura 16: esquema de corte transversal de um eixo com estelo medulado "misto" (esquerda) e de um eixo haplostélico (direita). No extremo esquerdo da figura à esquerda, tem-se uma meristele (típico do dictiostelo) com o protoxilema mesarco; acima um feixe vascular (típico de eustelo) com protoxilema endarco, e no extremo direito da figura à esquerda, uma porção de actinostelo medulado com protoxilema exarco. Na figura da direita, o protoxilema é centrarco. Extraído de Gifford & Foster (1989).

Referências bibliográficas

- Esau, K. (1977). **Anatomy of seed plants**. John Wiley & Sons, NY. 550p.
- Fahn, A. (1985). **Anatomia vegetal**. Ediciones Pirámide, S. A., Madrid. 599p.
- Gifford, E. M. & Foster, A. S. (1989). **Morphology and evolution of vascular plants**. W. H. Freeman and Company, NY. 626p.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. (1992). **Biologia vegetal**. Guanabara Koogan S. A., RJ. 906p.