

ARQUITETURA DA REDE FIBROVASCULAR NODAL DO  
COLMO DO MILHO (*Zea mays* L.)

JUAN LORENZO MEDINA PITALÚA  
Universidad Autónoma Chapingo  
MÉXICO

Orientador: Prof. Dr. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração : Fitotecnia.

PIRACICABA  
Estado de São Paulo - Brasil  
Abril - 1986

Aos meus pais:

HONORIA PITALUA DE MEDINA

GABRIEL MEDINA GOMEZ,

pelo seu amor e compreensão.

Aos meus irmãos:

"CHUMIN", JOEL, MARGARITO, "COTY", "MEMO", GABRIEL,

"VEVITA" e "TONITA",

pelo seu carinho, confiança e apoio constante.

À minha esposa:

ESPERANZA URZUA DE MEDINA,

pelo seu amor, compreensão e ajuda.

Ao meu professor, amigo e orientador:

DR. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO,

pela sua inestimável ajuda na orientação deste trabalho, na minha formação profissional e humana.

Ao Povo Brasileiro,

pela acolhida e oportunidade brindada, pa  
ra minha superação profissional.

D E D I C O

## A G R A D E C I M E N T O S

O autor expressa os seus agradecimentos às seguintes pessoas e instituições:

- PROF. DR. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO, pela sua dedicada e excelente orientação científica, na realização desta pesquisa.
- PROF. DR. ROBERTO ANTONIO AREVALO, pela sua co-orientação no desenvolvimento da técnica experimental microbiocelulolítica usada neste trabalho, assim como pela ajuda e estímulo oferecido no decorrer desta pesquisa.
- PROF. DR. RICARDO VICTORIA FILHO, pelo inestimável e constante apoio e orientação, durante todo o meu curso de Mestrado.
- PROF. DR. MARIO TOMAZELLO FILHO, pela excelente ajuda na confecção das fotografias desta pesquisa, assim também por ter facilitado o uso do Laboratório de Anatomia da Madeira do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ.
- Departamento de Botânica da ESALQ, por facilitar-me o uso do Laboratório de Microscopia.
- UACH - Universidad Autonoma Chapingo, pela oportunidade brindada, para a realização dos meus estudos de Mestrado.
- ESALQ - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", por ter-me dado a oportunidade e a honra de formar parte da sua planta de alunos.

- CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa concedida, sem a qual não teria sido possível a realização deste trabalho.
- FEALQ - Fundação de Estudos Agrários "Luiz de Queiroz", pelo auxílio financeiro para a edição deste trabalho,
- Agroceres S.A., pela doação das sementes de milho, utilizadas nesta pesquisa.
- Professores dos Cursos de Pós-Graduação da ESALQ, pelos conhecimentos científicos e técnicos transmitidos, com vista ao enriquecimento da minha formação profissional.
- Senhora MARINA YUKIE MURAYAMA, pela contribuição brindada, na realização deste trabalho.
- Engenheiro JOAQUIM MACHADO R., pela sua intermediação para a obtenção das sementes de milho usadas neste trabalho.
- Senhora LILIANA DEL VALLE AREVALO CORDERO, pelo dedicado e excelente trabalho de passar a tinta nanquin os desenhos que ilustram este trabalho.
- Senhora MARIA APARECIDA RIZZATO, técnica do Laboratório de Anatomia da Madeira do Departamento de Ciências Florestais da ESALQ, pela ajuda prestada, na preparação das seções microtômicas.
- Senhora MARIA IVETE MONTEIRO DE ALMEIDA, pelo dedicado e excelente trabalho de datilografia deste trabalho.

ADRIANA PINHEIRO MARTINELLI RODRIGUES; APARECIDA C. BOLIANI ;  
ARCADOLINA SABILLÓN COTO; MARIA CRISTINA MOREIRA; ORLANDINA  
OHASHI; RENATA T. PAVESI; ALBERTO JOSÉ RODRIGUES DOS SANTOS;  
ANTONIO ALBERTO DA SILVA; COSME DAMIÃO DOS SANTOS; ELEMAR  
VOLL; FERNANDO PATIÑO VALERA; GREGORIO GONZALES BARRIGA ;  
JAIR PEREIRA RAMALHO; JOAQUIM GONÇALVES MACHADO NETO; JOSÉ  
VILLAMIL LUCAS; MARCOS S. VILLALBA VÁZQUEZ; PAULO AFONSO GRA  
CIANO, todos meus distintos e estimados colegas, pelo seu  
constante incentivo no decorrer do Curso de Mestrado.

## ÍNDICE

	<u>Página</u>
RESUMO .....	xi
SUMMARY .....	xv
RESUMEN .....	xix
1. INTRODUÇÃO .....	01
2. REVISÃO DE LITERATURA .....	05
2.1. DO MÉTODO CELULOLÍTICO .....	05
2.2. DOS SISTEMAS VASCULARES .....	07
2.2.1. Em milho .....	07
2.2.2. Em cana-de-açúcar .....	08
2.3. DO PLEXO NODAL .....	09
2.3.1. Da origem e história do plexo nodal ....	10
2.3.2. Relações vasculares dos órgãos laterais com o eixo principal e o plexo nodal ...	12
2.3.2.1. Relações vasculares das raízes adventícias com o eixo princi- pal e o plexo nodal .....	12
2.3.2.2. Relações vasculares do ramo la- teral com o eixo principal e com o plexo nodal .....	13
2.3.2.3. Relações vasculares entre a fo- lha e o eixo principal (traços foliares) .....	14
2.3.3. Dos feixes anfigvasais .....	17

	<u>Página</u>
3. MATERIAIS E MÉTODOS .....	18
4. RESULTADOS .....	22
4.1. DA CELULOLISAÇÃO .....	22
4.2. ARQUITETURA DA REDE FIBROVASCULAR DA REGIÃO NODAL DO COLMO DO MILHO .....	24
4.2.1. Aspecto geral .....	24
4.2.1.1. Sistemas fibrovasculares .....	27
4.2.1.2. Sistema fibrovascular periférico .....	29
4.2.1.2.1. Estrutura dos feixes vasculares periféricos .....	31
4.2.1.2.2. Relações do sistema periférico com a gema, a folha e os primórdios radiculares .....	33
4.2.1.3. Sistema fibrovascular central .	44
4.2.1.3.1. Variação de forma e direção nos feixes centrais .....	44
4.2.1.3.2. Ramificações plagiótropas dos feixes centrais .....	47
4.2.1.3.3. Estrutura dos feixes centrais celulolisados .....	48
4.2.1.4. Plexo nodal .....	49
4.2.1.4.1. Estrutura dos feixes plagiótropos celulolisados da região nodal .....	50

	<u>Página</u>
5. DISCUSSÃO .....	58
5.1. SISTEMAS FIBROVASCULARES .....	58
5.2. O TRAÇO FOLIAR .....	64
5.3. PLEXO NODAL .....	72
5.3.1. Da sua origem e organização .....	72
5.3.2. Do relacionamento do PN com os sistemas axótipos .....	80
5.3.3. Do relacionamento do PN com os órgãos la terais .....	83
5.3.3.1. Do relacionamento do PN com a raiz .....	83
5.3.3.2. Do relacionamento do PN com a gema .....	84
5.3.3.3. Do relacionamento do PN com a folha (traços foliares) .....	86
6. CONCLUSÕES .....	88
LITERATURA CITADA .....	91

## LISTA DE FIGURAS

	<u>Página</u>
FIGURA 1. Aspecto da vascularização da região nodal do colmo do milho .....	23
FIGURA 2. Esquema da arquitetura fibrovascular da região nodal do colmo do milho .....	28
FIGURA 3. Vista externa da região nodal celulolisada .	35
FIGURA 4. Cordão do sistema fibrovascular periférico (SP), celulolisado .....	36
FIGURA 5. Conexão do plexo nodal com o sistema periférico .....	37
FIGURA 6. Secções transversais na zona dos traços foliares da região nodal celulolisada .....	38
FIGURA 7. Secção transversal na zona lisa da região nodal celulolisada .....	39
FIGURA 8. Secção transversal na zona dos primórdios radiculares da região nodal celulolisada .....	40
FIGURA 9. Secções transversais na zona do meristema intercalar, em material celulolisado .....	41
FIGURA 10. Vista externa da região nodal celulolisada .	42
FIGURA 11. Vista externa da zona dos primórdios radiculares, em um nó sem primórdios .....	43

	<u>Página</u>
FIGURA 12.I. Variação de forma e direção dos feixes centrais (A-F) .....	52
FIGURA 12.II. Variação de forma e direção dos feixes centrais (G-L) .....	54
FIGURA 12.III. Variação de forma e direção dos feixes centrais (M,N) .....	56
FIGURA 13. Secções transversais de feixes axótipos centrais e das suas ramificações plagiótopas .....	57
FIGURA 14.IeII. Modelo reconstruído de uma parte do nó, mostrando o curso longitudinal do sistema externo (I), e do interno (II), separadamente .....	62
FIGURA 15. Esquema que mostra a distribuição dos traços foliares centrais (TFC) .....	71
FIGURA 16. Localização do traço foliar central terminal (TFT) em cana-de-açúcar .....	71
FIGURA 17. Localização dos traços foliares da folha 13, na região nodal do colmo do milho ....	71
FIGURA 18. Diagrama parcial do curso vascular proposto por HITCH e SHARMAN (1971) para Festucóideas .....	79

ARQUITETURA DA REDE FIBROVASCULAR NODAL DO  
COLMO DO MILHO (*Zea mays* L.)

Autor: JUAN LORENZO MEDINA PITALÓA

Orientador: Prof. Dr. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO

**RESUMO**

O presente trabalho foi realizado na Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" - USP, em 1984/85, com o seguinte objetivo: estudar a arquitetura do sistema fibrovascular na região nodal do colmo do milho, e seu relacionamento com as raízes adventícias, a gema, e com a bainha da folha, utilizando o método microbiocelulolítico.

A arquitetura fibrovascular da região nodal do colmo do milho foi parcialmente estudada por EVANS, 1928; SHARMAN, 1942a,b; KUMAZAWA, 1940b, 1942, 1946, 1958a. No entanto, uma interpretação correta não foi alcançada por eles.

Para identificar a região nodal e assim poder fazer uma completa descrição, foi feita a microbiocelulolisação dos parênquimas nodais, cultivando, sobre meios toletes de 60 dias de idade, e de 1-1,5 cm de diâmetro, que continham a re

gião nodal e parte dos internódios inferior e superior, microorganismos ce lulolíticos, obtidos mediante a suspensão de materiais de milho apodreci- dos naturalmente no campo, e da suspensão de restos de materiais celuloli- sados de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.), provenientes das pesquisas de AREVALO, 1983, 1984. Após a aplicação da suspensão de microorganismos, os meios toletes foram tratados com solução Hoagland completa (5 ml x caixa), e adicionado uréia nos tratamentos respectivos. A celulôli se ocorreu em ambiente úmido e temperatura média de 25°C. Após 60 dias, toda a rede fibrovascular se encontrava individualizada, podendo ser lavada com água, colorida, fotografada e desenhada com câmara clara, em microscópio estereoscópio, e microtomizada pa ra exames de estruturas anatômicas.

Depois de 60 dias da inoculação do material, pu- deram-se obter materiais completamente celulolisados em todos os tratamentos.

Na região nodal, foram identificados os sistemas periférico e central, de feixes axótropos, e o plexo nodal, de feixes plagiótropos.

O sistema periférico, de cordões fibrovasculares plurifasciculados, cimentados pelas suas bainhas de esclerênqui- ma e pelo seu parênquima esclerenquimatoso, é conectado com a bainha foliar, a gema, as raízes adventícias e os fei- xes do sistema central, através dos traços foliares periféri-

cos, traços gemares periféricos (do sistema periférico e central da gema), traços radiculares (dos grandes vasos pontuados da raiz), e pelas ramificações plagiótropas que integram parte do plexo nodal. O sistema periférico caracteriza-se, externamente, de baixo para cima, pela presença de quatro zonas bem definidas: a) zona dos traços foliares; b) zona lisa; c) zona dos primórdios radiculares; d) zona do meristema intercalar.

O sistema central constitui-se de feixes isolados, que se ramificam ao entrarem no n.º, conectando-se entre si e com feixes do sistema periférico e com o plexo nodal. Estes feixes apresentam uma variação muito grande em direção e forma, como são os casos: dos feixes tipo "escada"; dos feixes do sistema central que passam para o sistema periférico; dos feixes periféricos que passam para o sistema central; dos feixes que formam alças; dos que se bifurcam e dos que se fundem.

O plexo nodal é a trama de feixes plagiótropos, que são ramificações dos feixes axótropos dos dois sistemas, incluindo: conexões entre feixes do mesmo sistema e entre os dois sistemas; traços foliares centrais; traços gemares centrais e conexões com os feixes plagiótropos do sistema periférico que abastecem os primórdios radiculares.

Os dois sistemas axótipos estão intimamente relacionados, pelas conexões estabelecidas pelas suas ramificações e pela passagem de feixes axótipos de um para outro sistema.

Este trabalho abrange os aspectos arquiteturais dos elementos e sistemas fibrovasculares da região nodal do miolo. Os aspectos ontogênicos de tais organizações, constituem um excelente campo de investigação científica, para os especialistas em anatomia vegetal.

ARCHITECTURE OF THE NODAL FIBROVASCULAR NETWORK  
OF THE MAIZE (*Zea mays* L.) CULM.

Autor: JUAN LORENZO MEDINA PITALÔA

Orientador: Prof. Dr. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO

**SUMMARY**

This research was carried out in the Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", University of São Paulo, Brazil, during the period of 1984/85, with the following objective: to elucidate the architecture of the nodal fibrovascular network of the maize culm, and its relationship with the adventitious roots, the bud, and with the leaf sheath, using the biologic-cellulolising method.

The architecture of the nodal fibrovascular region of the maize culm was partially studied by EVANS, 1928; SHARMAN, 1942a,b; KUMAZAWA, 1940b, 1942, 1946, 1958a. But, no correct interpretation was given by them to their findings.

For making a correct identification of the nodal region and describing it, a microbiocellulolisation of the nodal parenchyma was done by cultivating biocellulolitic microorganisms on 60-days-old culm pieces, cut longitudinally each one into two halves, with 1 to 1,5 cm diameter, having

the nodal portion and the lower and upper half internodes. Celluloliser microorganisms were obtained from suspensions of corn materials naturally decomposed in field and residues of cellulolised materials from the sugarcane used by AREVALO for his works of 1983-1984. After the application of the suspensions of the microorganisms, the nodal portions were overflooded with Hoagland nutrient solution (5 ml/box), and added granular urea to the respective treatments. Cellulolisation occurred in moistured environment. After 60 days, all the fibrovascular network was individualized, being then washed up with tap water, colored, photographed, and drawn with camera lucida and examined under a stereoscopic microscope. Occasionally, microtomic seccions were made for restudies of anatomic structures.

Sixty days after the inoculation, all treated materials were completely cellulolised.

In the nodal region, were identified two axotropic fibrovascular systems — the peripheral system and the central system — and one plagiotropic system — the nodal plexus.

The peripheral system, made of plurifasciculated fibrovascular strands fused by their esclerenchyma sheaths and by the esclerenchymatic parenchyma, is connected with the leaf sheath, the lateral bud, the adventitious roots and with the central vascular system, through the foliar peripheral traces, gemmar peripheral traces (from the peripheral and central

gemmar fibrovascular system), radical traces (of the great pitted vessels of the root), and by the plagiotropic branching of the bundles which form a part of the nodal plexus.

The peripheral system is characterized, in external view from bottom up, by the presence of four well defined regions: a) foliar traces; b) smooth region; c) root primordia region; and d) region of the intercalary meristem.

The central system is made of isolated axotropic bundles, which ramify when entering the node, and connect themselves, and with peripheral bundles and with the ones of the nodal plexus. The bundles of this fibrovascular system show a number of variations in shape and direction as, for instance, the "stair" bundles, the bundles which pass from one system to the other, and vice-versa, the ones which form loops, the bifurcated bundles, and so on.

The nodal plexus is a network formed by plagiotropic bundles, which are branches of axotropic bundles from the two systems, including connections between bundles from the same system, and between the two axotropic systems; central foliar traces; central gemmar traces; and connections with the plagiotropic bundles of the peripheral system which provide the root primordia.

The two axotropic systems have an intimate relationship through the connections established by their

branching and by the pass over of axotropic bundles from one to the other system.

This research includes studies of the architectural aspects of the bundles and of the fibrovascular systems of the nodal region of the corn. The ontogenic aspects of such organization constitutes an excellent field of scientific investigations for specialists in plant anatomy.

ARQUITECTURA DE LA RED FIBROVASCULAR DEL NUDO DEL  
TALLO DEL MAIZ (*Zea mays* L.)

Autor: JUAN LORENZO MEDINA PITALÓA

Orientador: Prof. Dr. PAULO NOGUEIRA DE CAMARGO

RESUMEN

El presente trabajo fué realizado en la Escuela Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"-USP, en 1984/85, con lo objetivo siguiente : estudiar la arquitectura del sistema fibrovascular nodal, en el tallo de maiz (*Zea mays* L.), y su relación con las raizes adventicias, la yema, y con la vaina foliar, utilizando el metodo microbiocelulolitico.

La arquitectura fibrovascular del nudo del tallo de maiz, fué parcialmente estudiada por EVANS (1928); SHARMAN (1942a,b); KUMAZAWA (1940b; 1942; 1946; 1958a). No obstante, no fué alcanzada una interpretación correcta por ellos.

Para identificar la arquitectura de la red fibrovascular del nudo del tallo y poder hacer una completa descripción, se procedió a la microbiocelulolisación del parenqui

ma del mismo. Para lo cuál se cultivaron microorganismos celu-  
lolíticos, sobre las mitades del cañuto del nudo + 10 de  
Kuijper (1915), de plantas con 60 días de edad y de alrededor  
de 1-1.5 cm de diámetro. Los microorganismos fueron obtenidos  
mediante una suspensión de restos de materiales de maiz que es-  
tavan en descomposición natural en el campo y de una suspensión  
de restos de materiales celulolisados de caña de azucar  
(*Saccharum* spp.), provenientes de las investigaciones de ARE-  
VALO (1983, 1984). Después de la aplicación de las suspensio-  
nes de microorganismos, las mitades de cañutos fueron tratados  
con la solución de Hoagland completa (5 ml x caja), y adiciona-  
da urea, manualmente, en los tratamientos respectivos. La ce-  
lulolisis ocurrió bajo ambiente húmedo y temperatura media de  
25°C. Después de 60 días, toda la red fibrovascular nodal, se  
encontrava individualizada, pudiendo ser lavada con agua, colo-  
reada, fotografiada y diseñada con camara clara, en microscopio  
estereoscópico, y microtomizada para exámenes de las estructu-  
ras anatómicas.

En la región nodal, fueron identificados los sis-  
temas periférico y central, de haces vasculares axotrópicos.

El sistema periférico, de cordones fibrovascula-  
res plurifasciculados, soldados por sus vainas esclerenquimati-  
cas y por su parenquima esclerenquimatoso, está conectado con  
la vaina foliar, la yema, con las raizes adventicias, y con  
los haces vasculares del sistema central, por medio de los

rastros foliares periféricos, rastros yemares periféricos (del sistema periférico y central de la yema), rastros radicales (de los grandes vasos punteados de la raíz), y por las ramificaciones plagiotrópicas que integran el plexo nodal. El sistema periférico, se caracteriza, externamente de bajo para arriba, por la presencia de cuatro zonas bien definidas: a) zona de los rastros foliares; b) zona lisa; c) zona de los primordios radicales; d) zona del meristema intercalar.

El sistema central está constituido de haces vasculares dispersos, que se ramifican al entrar al nudo, conectándose entre ellos y con los haces vasculares del sistema periférico, y con el plexo nodal. Estos haces vasculares, presentan una variación muy grande en dirección y forma, como son los casos siguientes de los haces vasculares: tipo "escalera"; del sistema central que pasan para el sistema periférico; del sistema periférico que pasan para el sistema central; los que forman alzas; los que se bifurcan, y finalmente, los que se funden entre ellos.

El plexo nodal es la red de haces vasculares plagiotrópicos, que son ramificaciones de los haces vasculares de los dos sistemas axotrópicos, incluyendo: conexiones entre haces vasculares del mismo sistema y entre este y los dos sistemas axotrópicos, rastros foliares centrales, rastros yemares centrales, y conexiones con los haces vasculares plagiotrópicos del sistema periférico que abastecen los primordios radicales.

Los dos sistemas axotrópicos están íntimamente relacionados por las conexiones establecidas por sus ramificaciones, y por el paso de haces vasculares axotrópicos de un sistema para el otro.

Este trabajo abarca los aspectos arquitecturales de los elementos y sistemas fibrovasculares de la región nodal del tallo del maíz. Los aspectos ontogénicos de tales organizaciones, constituyen un campo excelente de investigaciones científicas para los especialistas en anatomía vegetal.

## 1. INTRODUÇÃO

O milho, planta das mais eficientes na conversão da energia solar em alimentos, é a cultura que ocupa a maior área cultivada no Brasil, com aproximadamente 12 milhões de hectares, e também em outros países do mundo, como E.U.A. e México, com 29 e 9 milhões de hectares, respectivamente (Circ. Téc. IAPAR, 1982; FAO, 1984).

É uma das culturas responsáveis pela maior quantidade de mão-de-obra empregada no setor rural brasileiro, assim como o maior fornecedor de alimentos para as atividades de criação. Representa uma excelente alternativa de alimento para o consumo humano.

O milho é, sem dúvida, a espécie cultivada mais intensamente estudada sob todos os aspectos; entretanto, revisando a informação existente sobre a sua anatomia vascular, podemos nos dar conta do pequeno número de trabalhos existentes a respeito.

O conhecimento da arquitetura fibrovascular é muito importante, especialmente em plantas cultivadas e nas espécies de plantas daninhas mais agressivas, pois, é através do sistema fibrovascular que se translocam todos os materiais absorvidos e elaborados na planta, através das raízes e das folhas, como é o caso dos fertilizantes e defensivos agrícolas, e dos produtos do metabolismo da planta.

É difícil o seguimento do curso dos feixes vasculares nos caules das monocotiledôneas, porque eles têm numerosos cordões vasculares dispersos dentro do tecido fundamental da região nodal (KUMAZAWA, 1961).

O eixo caulinar do milho tem sido usado por muito tempo como caule típico das monocotiledôneas e gerações de estudantes o tem examinado em secções transversais. Mas, quando é levantada a pergunta sobre o curso dos feixes vasculares, poucos são os que podem dar, corretamente, uma descrição geral, especialmente do seu comportamento no nó (SHARMAN, 1942a).

O destino do feixe vascular, uma vez que tenha atingido a região nodal do caule da planta do milho, tem permanecido em uma situação desconhecida ou duvidosa, durante muitos anos (EVANS, 1928; SHARMAN, 1942a; KUMAZAWA, 1961). Até o presente, esses conhecimentos anatômicos têm sido obtidos através dos métodos convencionais de microtecnia e microscopia, por meio da interpretação de cortes seriados transversais e longitudinais dos tecidos estudados.

A interpretação dessas séries de secções de estruturas microscópicas, é um trabalho difícil e sujeito a equívocos, muitos dos quais têm sido verificados e corrigidos posteriormente. Quanto mais complexa é a estrutura estudada, tanto mais difícil se torna a sua correta interpretação. Como foi dito anteriormente, a intrincada estrutura vascular nodal das gramíneas é um exemplo clássico.

Vários botânicos (BUGNON, 1929a,b,c); EVANS, op. cit.; CHRYSLER, 1906; HITCH e SHARMAN, 1971; SHARMAN, 1942b; ARBER, 1930; KUMAZAWA, 1961 e outros), tentaram interpretar essa estrutura; no entanto, dúvidas sobre as suas interpretações permaneceram até o momento.

Em relação à anatomia do milho, é evidente a importância do conhecimento da sua estrutura fibrovascular, por todas as razões mencionadas anteriormente.

Os primeiros estudos da descrição detalhada do sistema vascular em milho foram os trabalhos clássicos de Falkenberg, 1876; Strasburger, 1891 (cf. KUMAZAWA, op. cit.) ; EVANS, op. cit. ; ESAU, 1943; SHARMAN, 1942b; e, posteriormente, KUMAZAWA, 1939 e 1961). Mas existem contradições nas suas interpretações. Por consequência, eles não chegaram a um esclarecimento conveniente da estrutura nodal, região esta de grande importância pela localização das folhas, gemas, raízes, ramos e outras estruturas da planta.

Pelo estudo das estruturas histológicas, é muito difícil de se conhecer a arquitetura dos sistemas fibrovasculares muito complexos, como é o caso do milho. Por isso é que as interpretações desses autores padecem de dúvidas, tendo levado os pesquisadores a se contradizerem.

Tudo isso é consequência das limitações naturais dos métodos convencionais que ainda são utilizados para este tipo de pesquisa.

Recentemente, AREVALO (1983-1984), utilizando o método microbiocelulolítico, usado pela primeira vez por EVANS (op.cit.) em milho, elucidou completamente a anatomia da cana-de-açúcar, sem deixar dúvida alguma sobre a sua configuração, e fazendo uma ampla análise e discussão sobre os conceitos emitidos por outros autores nas últimas décadas, sobre a vascularização nas gramíneas panicóideas.

Desta maneira, neste trabalho, pretende-se atingir o seguinte objetivo :

- Estudar a arquitetura do sistema fibrovascular, na região nodal do colmo do milho, e seu relacionamento com as raízes adventícias, a gema, e a bainha da folha, utilizando o método microbiocelulolítico, provado por EVANS (op.cit.); REEVES, 1946, 1950; SHARMAN, 1942a; LAUBENGAYER, 1949, e melhorado por AREVALO, 1983-1984.

## 2. REVISÃO DA LITERATURA

Vários aspectos salientes da arquitetura vascular nodal de gramíneas, e, em especial do milho, serão expostos a seguir.

### 2.1. DO MÉTODO CELULOLÍTICO

EVANS (1928) descobriu acidentalmente, a celulose quando trabalhava com milho, procurando encontrar uma técnica adequada de coloração *in viva*, para o acompanhamento do curso vascular nodal. Os materiais coloridos e embebidos em água, foram encontrados depois de um tempo, completamente apodrecidos pela ação de bactérias, permitindo a remoção do parênquima e deixando os feixes nodais coloridos à vista, como cordões vasculares que se apresentavam excelentemente ao microscópio estereoscópico.

SHARMAN (1942a) aperfeiçoou o método de EVANS (op.cit.), colocando os materiais de milho a serem celulolisados em água a 70°F (21,1°C) e adicionando grãos esmagados de milho e ervilha (*Pisum sativum*), tendo obtido assim, excelente material do sistema vascular do milho. Ele considera que o mesmo método poderia, provavelmente, ser aplicado a outros tipos de materiais. O autor também o usou em colmos de cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.).

REEVES (1950) diz que Reeves (1940), em seus estudos sobre arquitetura da espiga de milho, usou o processo de inoculação de espigas novas com material retirado de uma espiga apodrecida que ele encontrou no campo da "Texas College Station", tendo obtido por esse processo, excelente celulolisação dos sabugos.

REEVES (1946) descreve também, um método químico de celulolisação por meio de maceração dos sabugos em ácido sulfúrico a 75%. Este método foi utilizado por ele, nos estudos morfogenéticos da espiga de milho, em 1950 e 1953.

LAUBENGAYER (1949), ao estudar a arquitetura da espiga de milho, usou um método de microbiocelulolise anaeróbica. Ele colheu placas de estrume de cavalo, em que havia grãos de milho semidigeridos, fez uma suspensão aquosa desse estrume, na qual mergulhou as partes de milho a serem celulolisadas, conservando o conjunto em recipientes hermeticamente fechados,

AREVALO (1983), inspirado no trabalho de REEVES (1940), desenvolveu um excelente método microbiocelulolítico para os seus estudos sobre a arquitetura do sistema fibrovascular da cana-de-açúcar.

## 2.2. DOS SISTEMAS VASCULARES

### 2.2.1. Em milho

EVANS (1928), estudando a vascularização do nã em milho, embora não chame de sistemas ao conjunto de feixes vasculares, distingue dois tipos de feixes; os feixes centrais e os feixes periféricos.

KUMAZAWA (1946) distingue "dois sistemas de feixes vasculares, um dentro do outro, e independentes, sem conexão um com o outro: os feixes periféricos extremos e os feixes compostos, constituindo, respectivamente, um sistema externo e um sistema interno exatamente nas regiões periféricas do eixo".

KUMAZAWA (1946) declara que os dois sistemas de feixes vasculares do colmo do milho, são difíceis de serem distinguidos a um nível dado de um internódio, mas facilmente dis

tinguíveis na região do n $\acute{o}$ , onde eles se dispõem em dois círculos concêntricos: um externo ou periférico e outro subperiférico. Ele denomina esta disposição de "Construção Dicíclica".

LAUBENGAYER (1949) distingue, na espiga de milho, dois sistemas vasculares: "sistema exterior" e "sistema interior".

REEVES (1950) distingue na espiga do milho o "sistema axial" e o "sistema periférico".

#### 2.2.2. Em cana-de-açúcar

ARTSCHWAGER (1925) distingue dois sistemas vasculares, o periférico e o central, concluindo: a) no internódio, os feixes de ambos sistemas são paralelos, mas quando atingem o n $\acute{o}$ , os do sistema periférico perdem a sua identidade, dividindo-se em pequenos feixes de várias configurações; b) dos feixes do sistema central, numerosos deles, quando atingem a região nodal, ramificam-se ou se curvam abruptamente, para a periferia. Ele diz que "o grande número de traços foliares que entram na folha e a complexíssima estrutura nodal, tornam impossível seguir o curso dos feixes vasculares, exceto na região meristemática do ápice do colmo".

AREVALO (1983), usando o método microbiocelulolítico, estudou a arquitetura dos sistemas vasculares da cana-de-açúcar,

distinguindo três sistemas fibrovasculares nitidamente característicos: a) sistema fibrovascular periférico, constituído de feixes axótropos reunidos em cordões esclerenquimáticos; b) sistema fibrovascular central, constituído de feixes axótropos isolados; c) plexo nodal, constituído de feixes plagiótropos, muito ramificados e conectados com os dois sistemas axótropos.

### 2.3. DO PLEXO NODAL

EVANS (1928) refere-se a um "complexo nodal" formado das pequenas ramificações que nascem dos feixes vasculares perto da sua entrada no nó, e, dos pequenos feixes periféricos. Ele diz que o "complexo nodal" resulta da divisão e subdivisão desses pequenos feixes que, mais tarde, se anastomosam com os de outros feixes.

ARBER (1930) diz que, ao nível dos nós, encontram-se cordões horizontais que se anastomosam entre si, formando um elaborado plexo denominado "plexo nodal".

KUMAZAWA (1942) declara: "o plexo nodal, isto é, o inextricável emaranhado de feixes horizontais, é encontrado entre os feixes verticais no tecido fundamental da região nodal".

AREVALO (1983) descreve o plexo nodal em cana-de-açúcar, como sendo "a trama formada pelas ramificações plagió-

tropas dos dois sistemas fibrovasculares axótopos existentes na região do nó, e cuja forma é a de um cilindro, cuja base inferior é plana e se situa ao nível das primeiras ramificações dos feixes centrais, a alguns milímetros abaixo da cicatriz foliar; e a base superior tem a forma aproximadamente côncava, cujo nível perimetral se encontra à altura do nível superior da inserção da gema".

### 2.3.1. Da origem e história do plexo nodal

BUGNON (1920a), estudando a região nodal de algumas espécies de gramíneas, procurou explicar a origem dos feixes transversais do nó. Ele cita as três hipóteses existentes na época, para explicar essa origem. De acordo com estas hipóteses, os feixes transversais teriam se originado: 1º) por uma ramificação local dos feixes longitudinais (esta hipótese era conhecida desde 1831); 2º) pelo prolongamento ramificado de feixes de gemas axilares, ou de raízes adventícias; 3º) por uma diferenciação independente dos outros sistemas fasciculares.

Este autor, entretanto, não concordou com nenhuma das três hipóteses citadas, e sugeriu uma quarta hipótese: que os feixes transversais seriam originados por mudanças de direção dos traços foliares que não podem encontrar espaço para

continuar o curso vertical, e curvam-se, tomando a direção horizontal.

ARBER (1930) retoma o problema da origem do plexo nodal e resume os quatro diferentes pontos de vista dos botânicos da época, sobre a origem do plexo nodal: a) sua organização seria devida a feixes da gema axilar e das raízes adventícias (De-Bary, 1884; Van Tieghen, 1891 e Strasburger, 1891); b) sua organização seria inteiramente caulinar e não teria relação com as folhas (Guillaud, 1878); c) sua organização seria devida às anastomoses dos traços foliares (Chrysler, 1906); d) o plexo nodal seria formado pela mudança de direção dos traços foliares que não podiam encontrar espaço para prosseguir no seu curso vertical, ao entrarem da folha para o interior do nó (Bugnon, 1920).

ARBER (op.cit.) estudou as quatro hipóteses citadas em diversas espécies de gramíneas e concluiu que "o plexo nodal se origina por uma explosão da atividade meristemática que afeta a maior parte do tecido fundamental entre os feixes, sendo natural descrever os cordões horizontais como ramos dos feixes internodais verticais, com os quais eles são conectados por meio do câmbio interfascicular".

KUMAZAWA (1942, 1961) estudou a origem e estrutura do plexo nodal do colmo do milho. Ele diz que logo depois que a diferenciação do protoxilema é iniciada no procâmbio

vertical, situado no centro do caule, os cordões procambiais horizontais, provenientes do procâmbio horizontal que se diferencia súbita e simultaneamente, no centro e na periferia do caule, constituíram mais tarde, o plexo nodal; e que, devido a essa forma de diferenciação dos dois procâmbios, é que resulta a conexão usual da rede nodal com os feixes da periferia, mas que não há oportunidade para conexão alguma com muitos dos cordões verticais centrais, derivados diretamente das folhas superiores. Ele acrescentou que, além desses feixes, "os grandes traços foliares nunca se conectam com o plexo nodal, pelo menos no nó, onde eles se destacam da folha e entram no caule".

### 2.3.2. Relações vasculares dos órgãos laterais com o eixo principal e o plexo nodal

#### 2.3.2.1. Relações vasculares das raízes adventícias com o eixo principal e o plexo nodal

ARBER (1930) denomina "anel radical" a zona externa do cilindro fibrovascular do caule onde se encontram os primórdios radiculares. Ela observou que em *Lizania aquatica*, o inextricável emaranhado de feixes horizontais, na região do primeiro nó, está estreitamente associada com o "anel radical". Outras evidências de conexão entre o plexo nodal e o "anel ra-

dical", são também encontradas em outras espécies estudadas, mas são conexões "meramente subsidiárias", porque não têm, "no seu estágio jovem, relação alguma com o plexo nodal, o qual já está formado". De suas pesquisas, a autora conclui que o plexo nodal não se origina da entrada de cordões provenientes das raízes, embora esses cordões com ele se conectem secundariamente".

KUMAZAWA (1958b) afirma que os traços da espiguetta dos eixos secundários da inflorescência, da folha e das raízes adventícias, são igualmente conectados com os dois sistemas do eixo principal. Ele conclui que se não pode afirmar, por falta de evidência positiva, que feixes de traços que vão abastecer os órgãos citados, originem-se do plexo nodal, embora possa haver conexões acidentais.

AREVALO (1983) descreve os feixes que abastecem as raízes adventícias, como ramificações dos cordões do sistema periférico. Ele não se refere a qualquer conexão de traços radicais com os feixes do sistema central, nem com o plexo nodal.

#### 2.3.2.2. Relações vasculares do ramo lateral com o eixo principal e com o plexo nodal

ARBER (1930) descreveu as fontes de abastecimento vascular da gema em várias espécies de gramíneas. Ela concluiu que o abastecimento vascular da gema se dá por ramificações originadas dos traços foliares, do plexo nodal e também, de outros provenientes da raiz.

KUMAZAWA (1958a) declara que "em virtude do grande número de cordões do emaranhado do plexo nodal e das suas inúmeras ramificações, uma descrição válida do relacionamento vascular entre a gema lateral e seu eixo principal, não pode ser obtida".

AREVALO (1983) mostra que o sistema de abastecimento vascular da gema, em cana-de-açúcar, é constituído pelos traços gemares centrais (ramos dos feixes axótopos centrais) e pelos traços gemares periféricos (ramos dos cordões axótopos periféricos). Os primeiros vão constituir o sistema fibrovascular central da gema e do ramo que dela se originar; e os últimos, ao penetrarem na gema, vão constituir o seu sistema fibrovascular periférico e o do ramo que dela se originar.

#### 2.3.2.3. Relações vasculares entre a folha e o eixo principal (traços foliares)

KUMAZAWA (1940b, 1961) divide os cordões dos traços foliares em três tipos, de acordo com o seu curso vascular:

1º) Cordões de traços foliares que são medulares. Alguns desses cordões, após terem entrado na medula, migram gradualmente em direção à periferia, em cada nó inferior, enquanto que outros entram até a parte mais central da medula, no segundo nó, e então dirigem-se para baixo, voltando gradativamente, para a periferia; 2º) É representado pelos cordões de traços foliares que se dirigem diretamente para a posição dos feixes periféricos extremos, e fundem-se com eles, mais cedo ou mais tarde; 3º) É representado pelos cordões de traços foliares muito pequenos e que logo morrem dentro do córtex ou perto do nível do nó.

SHARMAN (1942b) acompanhou o curso de um feixe descrevendo-o como segue: "Se um cordão mediano é seguido para baixo, a partir da inserção foliar, ele se encaminha visivelmente para o centro do caule, de onde desce em curso vertical, por alguma distância, antes de se encaminhar para o lado oposto ao da sua entrada no caule. Ele não vai para a posição diametralmente oposta à do ponto de entrada, mas um pouco de um lado, e assim os cordões medianos de folhas de um lado, cruzam-se com os das folhas do outro lado. Quando eles atingem a região periférica, descem entre os laterais das folhas inseridas e opostas abaixo daquelas de onde eles derivaram. O cordão finalmente se une com um desses laterais".

SHARMAN (op.cit.) diz: "Se se estudam os traços de uma determinada folha de *Zea*, nas sucessivas secções efetua

das desde o nó para baixo, comprova-se que, dentro do nó, os feixes grandes se desviam para o interior, enquanto que os pequenos permanecem na periferia ( ... ). Com ligeiras alterações em suas posições, estes traços se estendem para baixo, através de um ou mais internódios".

AREVALO (1983) define o traço foliar como a ramificação de um feixe central ou periférico que se dirige para a bainha foliar. Ele divide os traços foliares em três tipos: a) Traços foliares laterais centrais; b) Traços foliares terminais centrais; c) Traços foliares periféricos.

AREVALO (op.cit.) discute o conceito de traço foliar, afirmando: "Há um evidente equívoco dos anatomistas em geral, relativo ao conceito de traço foliar nas gramíneas. A dificuldade de interpretação das estruturas anatômicas da região nodal levaram os autores a confundirem os traços foliares com os feixes axótropos centrais ( ... ), o que, na realidade, não é correto (...). Pois, o traço foliar, conforme o conceito fundamental, é uma ramificação de um feixe central, o qual se dirige para a bainha foliar".

As evidências que explicam que os traços foliares são ramificações de feixes e não os próprios feixes, são as seguintes: a) a estrutura do traço é diferente da do feixe do qual ele deriva; b) a presença de traços foliares laterais, que são ramos laterais dos feixes centrais; c) a origem dos

feixes plagiótropos da região nodal geneticamente, morfologicamente, cronologicamente e fisiologicamente é diferente da dos feixes axótropos centrais.

### 2.3.3. Dos feixes anfigasais

ARBER (1930), estudando o plexo nodal de várias espécies de monocotiledôneas, especialmente de gramíneas, afirma não ser incomum a presença de feixes anfigasais na região nodal: "Eles são classificados em dois tipos: um tipo é aquele em que um traço foliar colateral ordinário é anfigasal, durante parte de seu curso, e o segundo tipo é aquele em que a estrutura anfigasal é devida a fusões de feixes".

KUMAZAWA (1942) apenas menciona sucintamente a rede de feixes horizontais como "feixes vasculares concêntricos imperfeitos, conectando-se conjuntamente em uma rede complexa, nos quais o floema está rodeado pelo xilema".

AREVALO (1983) não encontrou a estrutura anfigasal nas ramificações laterais dos feixes axótropos centrais.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

Esta pesquisa foi realizada no Departamento de Agricultura e Horticultura da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"-USP, nos anos de 1984-85.

Colmos com 60 dias de idade do cultivar AG-302, híbrido duplo do milho de porte alto, foram cortados em toletes uninodais, correspondentes ao n<sup>o</sup> + 10, de Kuijper, com 6 cm de comprimento. Esses toletes foram cortados longitudinalmente em duas metades e submetidos aos seguintes tratamentos:

- T<sub>1</sub> - Testemunha, 10 meios-toletes sem inoculante
- T<sub>2</sub> - 10 meios-toletes com inoculante de milho
- T<sub>3</sub> - 10 meios-toletes com inoculante de cana-de-açúcar
- T<sub>4</sub> - 10 meios-toletes com inoculante de milho + uréia\* (1 g por 24 g de milho fresco)
- T<sub>5</sub> - 10 meios-toletes com inoculante de cana-de-açúcar + uréia (1 g por 24 g de milho fresco)

\* A uréia tem 46% de N.

Os inoculantes foram preparados da seguinte maneira. Foram coletados no campo, cerca de 400 g de restos ap-

drecidos de colmo de milho, com solo aderido, e a mesma quantidade de material celulolisado de cana-de-açúcar que sobrou dos trabalhos de AREVALO (1983, 1984). Cada um destes materiais em separado, foi agitado em 1 litro de água destilada e deixada essa suspensão em repouso, durante 24 horas.

Os meios-toletes foram dispostos em caixas de germinação de 8 x 8 x 5 cm e etiquetadas com a indicação do tratamento respectivo. Sobre os meios-toletes foi derramada a suspensão do inoculante, na dose de 10 ml/caixa.

As testemunhas foram tratadas somente com água destilada (10 ml/caixa).

Após a aplicação do inoculante, os meios-toletes foram tratados com solução Hoagland completa (5 ml/caixa). Em seguida, foi polvilhada uréia, manualmente nos tratamentos respectivos.

Para manter ambiente úmido, as tampas das caixas de germinação eram retiradas, mergulhadas em água destilada e recolocadas, cada 24 horas.

A partir de 48 horas, já se notava o início da celulolisação.

A temperatura do ambiente do laboratório foi registrada por meio de um termômetro, e se manteve em um valor médio de 25°C.

Considerou-se terminada a celulolise quando os feixes fibrovasculares se mostraram completamente livres, permitindo o seu manuseio com agulha histológica ao microscópio estereoscópico Wild M3, provido de câmara clara.

O período total da celulolisação durou 60 dias.

Terminada a celulolise, os meios-toletes foram abundantemente lavados em água de torneira até ficarem livres de resíduos. Essa lavagem e limpeza foi, em certos casos, auxiliada com uma agulha histológica, para retirar alguns resíduos sólidos, presos nos emaranhados de feixes.

O material assim tratado conserva-se muito bem, tanto em estado seco como embebido em água, neste caso, no refrigerador. O material seco, caso necessário, pode ser embebido em água, para exames ao microscópio estereoscópico.

Todo o material preparado foi etiquetado para exames posteriores.

As estruturas e a arquitetura vascular foram examinadas e desenhadas a lápis, e, posteriormente, recobertas com tinta Nankin, sobre papel vegetal. Em alguns casos foram tiradas fotos ou fotomicrografias com câmara e fotomicroscópio Nikon.

Quando necessário, foram feitas secções microscópicas a mão livre ou ao micrótomo de congelação American Optical Corporation.

As colorações usadas foram feitas com safranina 0,1-0,5%, ou safranina-fast green, conforme JOHANSEN (1940).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. DA CELULOLISAÇÃO

Depois de 60 dias da inoculação do material, puderam-se obter materiais completamente celulolisados, em todos os tratamentos (Figura 1), obtendo-se a maior velocidade inicial da celulolisação nos materiais onde se tinha aplicado uréia. Todos os tratamentos inoculados conseguiram atingir uma completa celulolisação. Observou-se que esta começava rapidamente na parte superior do nó, justo acima do plexo nodal, até onde termina a região do meristema intercalar. A celulolisação das regiões internodais, acima e abaixo do nó, foi mais lenta, embora se pudesse obter meios-toletes completamente livres de parênquima cortical, com a ajuda de agulhas histológicas, que separavam completamente o parênquima em que estavam embebidos os feixes vasculares.

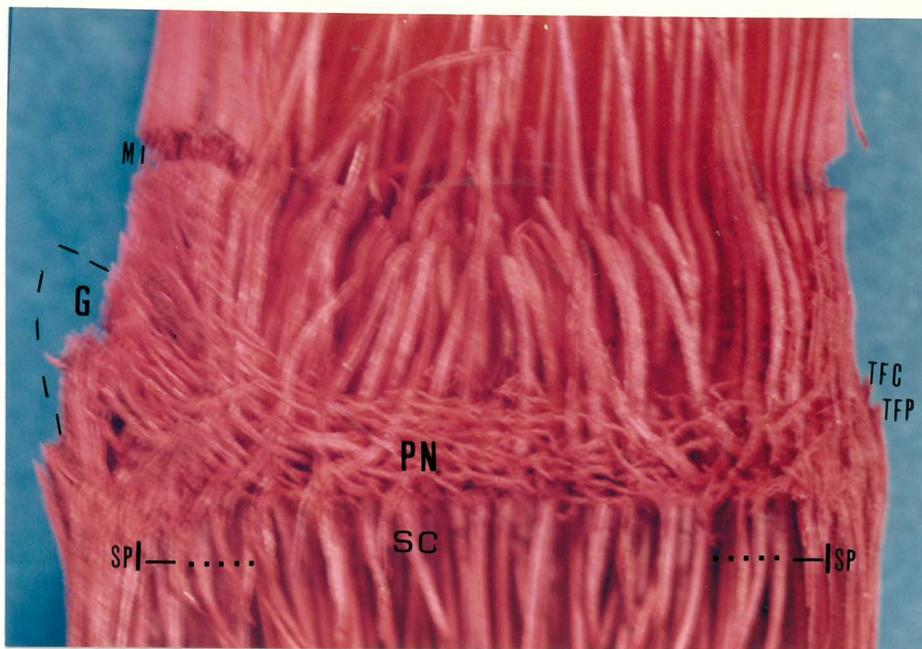


Figura 1. Aspecto da vascularização da região nodal do colmo do milho.

SC - feixes axótropos isolados ocupando a maior parte da área central; SP - Cordões axótropos na parte externa do cilindro vascular; G - área de vascularização da gema; PN - plexo nodal; TFC - traço foliar central; TFP - traço foliar periférico; MI - região do meristema intercalar. O contorno da parte celulolítica da gema está indicado pela linha segmentada. X4 (Foto J.L. Medina P., 1985).

Outra observação importante foi que a celulolisação permitiu a separação completa da epiderme do caule, na região nodal, deixando a descoberto todo o sistema vascular periférico e facilitando, assim, seu estudo (Figura 3).

A técnica de celulolisação usada foi excelente, pois, permitiu atingir o objetivo inicial, de obter materiais celulolisados para elucidação da arquitetura fibrovascular da região nodal.

#### 4.2. ARQUITETURA DA REDE FIBROVASCULAR DA REGIÃO NODAL DO COLMO DO MILHO

##### 4.2.1. Aspecto Geral

O exame de um meio-tolete, na região nodal do colmo, depois de completamente celulolisada, evidencia uma complicada arquitetura fibrovascular (Figuras 1 e 2).

A região nodal (Figura 2), é um cilindro de bases planas. A base inferior (gh), situa-se aproximadamente a 4-5 mm abaixo da cicatriz foliar (çf) e a base superior (cd), imediatamente abaixo do meristema intercalar (mi). Toda a região nodal é atravessada por feixes fibrovasculares axótipos, formando um conjunto compacto periférico (SP) e um conjunto medular (SC).

Na parte externa do conjunto fibrovascular periférico, encontram-se a cicatriz foliar (cf), a gema (g) e as raízes adventícias (apr). Da parte média para a base, os feixes axótipos do conjunto central, são extremamente ramificados. Essas ramificações formam um emaranhado de feixes plagiótipos de pequeno diâmetro, cuja forma global é a de um cilindro plano-convexo com a base inferior (gh), plana e a superior (ef) convexa (Figuras 1 e 2).

Examinando-se a região nodal celulosada (Figura 2), da periferia para o centro, observa-se a existência de uma massa compacta (SP) que envolve toda a área periférica, em uma espessura de cerca de 1 a 2 mm. Essa massa compacta revela-se formada de vários feixes axótipos unidos entre si por esclerênquima. Seus feixes individualizam-se ao se separarem, quando formam traços foliares (tfp), gemares (tgc; tgp), radicais (apr), ou ramificações plagiótropas (rpn). Na região localizada logo abaixo do meristema intercalar, esses feixes se individualizam abundantemente formando um emaranhado que se distribui externa e internamente (Figuras 3; 10,C e 11,C).

Também pode ocorrer que feixes desse conjunto compacto, se separem, individualizando-se no lado interno e dando formação de feixes do conjunto central (Figura 2 fm). Nas áreas da gema (GE) e da cicatriz foliar (cf), o conjunto periférico pode-se ramificar em cordões ortótipos plurivasculares que atravessam a região nodal (Figuras 2, ag ; 3 A e B).

Este conjunto descrito, constitui o sistema fibrovascular periférico (SP) (Figuras 1 a 11).

Continuando a observação, no sentido centrípeto, notam-se feixes axótipos vigorosos, individualizados e paralelos, que preenchem toda a região medular do n.º (Figuras 1 e 2. SC) e, em sua grande maioria, passam do intern.º inferior para o intern.º superior, atravessando a região nodal.

Alguns desses feixes se curvam tomando uma direção plagi.º e retomando a direção ax.º (Figuras 2; 12. I, C); outros bifurcam-se em diferentes n.ºs (Figuras 2; 12. I; 12. II, E, F, K) e outros anastomosam-se entre si (Figuras 2; 12. I; 12. III, B, D, I, J, M), e alguns bifurcam-se e, imediatamente, seus ramos se unem formando alças por dentro das quais atravessam ramos plagi.ºs de outros feixes (Figuras 2; 12. II, J, K, L).

Todos os feixes ax.ºs ramificam-se na base da região nodal, emitindo ramificações plagi.ºs terminais ou laterais. Os que produzem ramificações terminais apresentam em geral, um vigoroso ramo plagi.º que se dirige para a folha e vários ramos de pequeno di.º, que se conectam com feixes ax.ºs, ou com outros ramos plagi.ºs. O ramo vigoroso citado, é sempre um traço foliar (Figuras 12. II, G, H.; 2, G).

O conjunto de feixes axótropos descritos, constitui o sistema fibrovascular central (SC) (Figuras 1; 2; 12.I a 12.III).

O emaranhado de feixes plagiótropos acima citado, é formado por um grande número de ramificações de pequeno diâmetro, dos feixes axótropos. Essas ramificações se estendem por toda a área da parte média-inferior da região nodal, anastomosando-se, formando alças (a), ao redor dos feixes axótropos e produzindo traços gemares (tgc). Esse conjunto é conhecido como plexo nodal (PN) (Figuras 1 e 2).

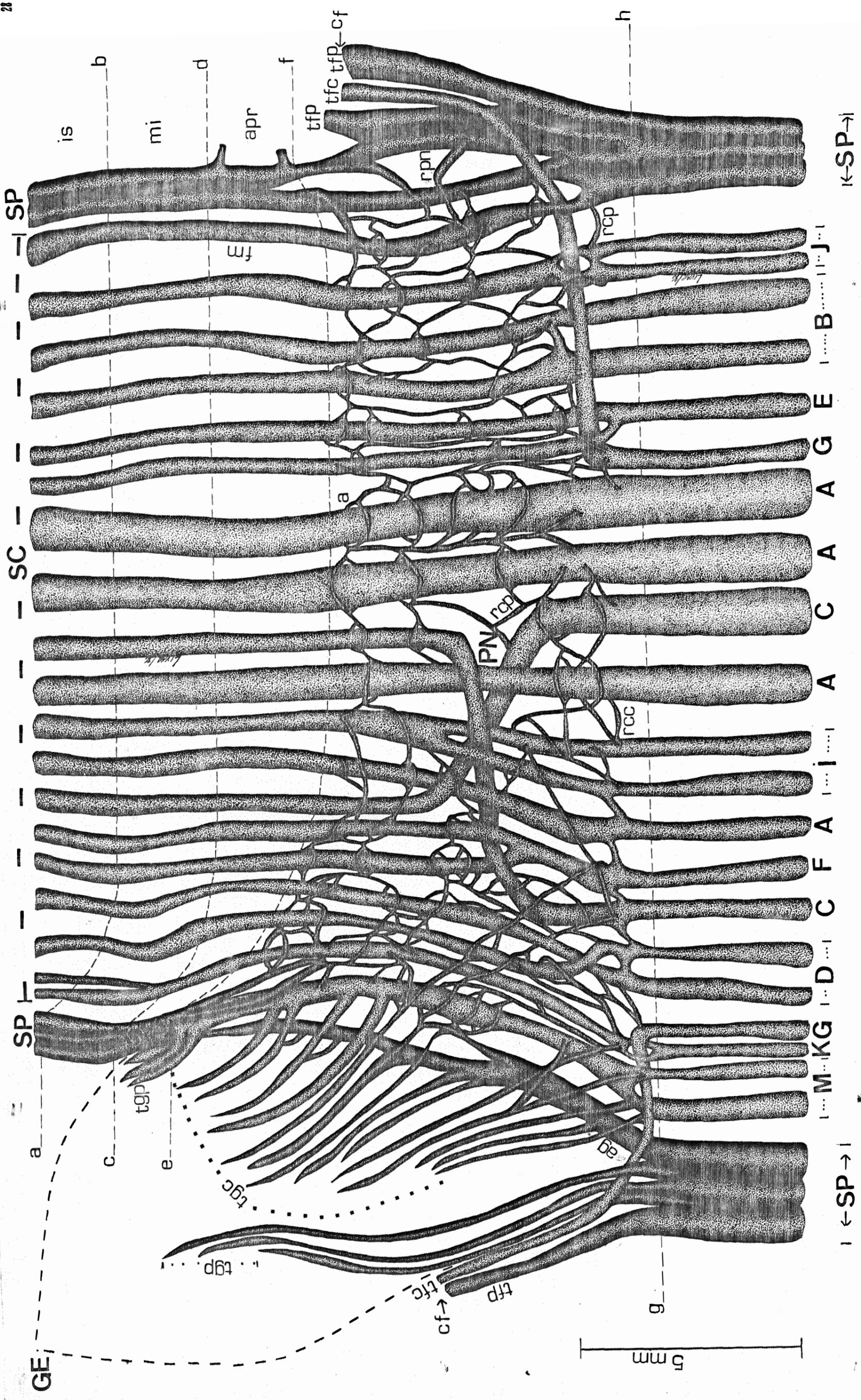
Da descrição geral, notam-se na região nodal, três sistemas de feixes fibrovasculares, a saber: dois de feixes axótropos - o sistema periférico e o sistema central; o terceiro sistema é formado de feixes fibrovasculares plagiótropos, derivado dos dois sistemas axótropos e que constituem o plexo nodal.

#### 4.2.1.1. Sistemas fibrovasculares

Como já foi descrito no item 4.2.1., os sistemas fibrovasculares do caule do milho, são o sistema periférico, o sistema central e o plexo nodal, que serão analisados a seguir.

Figura 2. Esquema da arquitetura fibrovascular da região nodal do colmo do milho.

abcd - meristema intercalar (mi); cdgh - região do nó; efgh - região do plexo nodal; SP - sistema fibrovascular periférico, mostrando: cicatriz foliar (cf); traços foliares periféricos (tfp); traços gemares periféricos (tgp); cdef - região dos primórdios radiculares (apr); fm - feixe do sistema periférico que passa ao sistema central (SC); SC - sistema fibrovascular central, mostrando: A e B - feixes sem muita modificação na sua forma e direção; C e D - feixes tipo "escada"; E e F - feixes que se bifurcam a diferentes níveis do plexo nodal; G - feixes terminais que originam na sua extremidade uma ramificação vigorosa que é um traço foliar central (tfc); I e J - feixes que se fusionam ao entrarem no nó, em diferentes níveis do plexo nodal; K - feixes que formam alça, podendo-se bifurcar à altura do meristema intercalar (mi); M - feixes que se fusionam no nó, emitindo traços gemares centrais (tgc) e finalmente, fusionam-se com o sistema periférico; PN - plexo nodal, mostrando: a - alças formadas pelas ramificações plagiótropas dos dois sistemas fibrovasculares, acima descritos; rcp - ramificação que conecta feixes dos dois sistemas; rcc - ramificação que conecta feixes do mesmo sistema central; rcp - ramificação de conexão com outra ramificação plagiótropa; GE - área da gema; RPN - ramificações plagiótropas; ag - feixe axótropo do sistema periférico (SP). (Original).



#### 4.2.1.2. Sistema fibrovascular periférico

Os elementos que integram o sistema fibrovascular periférico são feixes que estão reunidos em cordões fibrovasculares que percorrem longitudinalmente o colmo, atravessando os nós (Figuras 3 e 10, zonas A-D). Esses cordões são constituídos de vários feixes agregados por suas bainhas esclerênquimáticas (Figuras 6,7,8). Eles produzem, na região nodal, ramificações axótropas, as quais podem ser constituídas de um feixe, ou de um cordão contendo dois, três, quatro ou mais feixes (Figuras 3;7;10;11). Essas ramificações formam traços foliares periféricos, traços gemares periféricos, traços radicais e os ramos que integram o plexo nodal (Figuras 2, tfp, tgp, rpn ; 1, TFP, TGP; 4, TGP, RPC; 5, TR, RPN).

Observando-se externamente o material celulosolado, podem-se distinguir, de baixo para cima, entre dois internódios consecutivos, quatro zonas bem distintas (Figuras 3,10, A-D; 11.B,C).

A: Zona dos traços foliares - Esta zona é caracterizada por um grande número de traços foliares periféricos salientes, intercalados de traços foliares centrais que provêm dos tecidos mais profundos, emergindo através de alças formadas pelos cordões fibrovasculares do sistema periférico. As alças fibrovasculares são bastante conspícuas.

B: Zona lisa - Esta zona corresponde à região do plexo nodal. Externamente, os cordões fibrovasculares do sistema periférico não formam alças.

C: Zona dos primórdios radiculares - Esta zona se caracteriza pela presença das cavidades deixadas pelos primórdios radiculares celulosados.

O exame de uma cavidade de primórdio radicular mostra as seguintes características: Os cordões fibrovasculares periféricos da zona B, ao atingirem um primórdio radicular, individualizam-se em feixes que se curvam para o interior, em arco, voltando para a superfície, justamente no polo superior do primórdio (Figura 3.b), de onde continuam para cima, superficialmente. Esses cordões fibrovasculares periféricos são perfeitamente individualizados. Ao atingirem a região perimetral dos primórdios, os cordões periféricos ramificam-se abundantemente nessa região produzindo feixes plagiótopos que penetram nos primórdios.

Os feixes periféricos localizados entre os primórdios atravessam toda a área sem se curvarem e ramificam-se ao nível dos primórdios, emitindo grande quantidade de ramos finos que se dirigem para os primórdios.

Em virtude desse tipo de abastecimento vascular, a cavidade de um primórdio radicular, apresenta-se rodeada de uma grande quantidade de feixes fibrovasculares de pequeno diâ

metro, cuja abundância é maior nas partes inferior e lateral e menor na parte superior. Essas pequenas ramificações formam um emaranhado externo que envolve toda a zona dos primórdios ("anel radical" de ARBER) e muitas delas penetram entre os feixes periféricos, dirigindo-se para baixo e conectando-se com o plexo nodal, no interior do nó. Esse emaranhado de finas ramificações, está presente mesmo nos nós que não possuem primórdios radiculares. Neste caso, a individualização dos feixes periféricos, é menos conspícua na região inferior das ramificações, e bastante conspícua acima delas (Figuras 3,10 e 11,C).

D: Zona do meristema intercalar - Esta zona se localiza imediatamente acima da zona dos primórdios e abaixo do internódio superior. No material fresco, ela corresponde ao chamado anel de crescimento. No material celulolizado ela se caracteriza por uma diferença no diâmetro dos feixes fibrovasculares, a qual ocorre em todos os feixes, ao mesmo nível transversal do colmo. Nos colmos novos, o diâmetro dos feixes é menor e nos colmos velhos, ele é maior (Figura 3).

#### 4.2.1.2.1. Estrutura dos feixes vasculares periféricos

Os feixes periféricos, quando vistos em corte transversal do nó, caracterizam-se por não possuírem uma estrutura uniforme, podendo ter de um a vários vasos de metaxilema

(Figuras 6,7,8). Os de um único vaso de metaxilema não têm protoxilema, mas têm floema bem desenvolvido. Os outros têm uma estrutura similar à dos centrais, somente que de tamanho menor e com uma bainha vascular mais circular e menos abundante nos polos do xilema e do floema, quando comparado com os centrais.

O caráter mais conspícuo desses feixes é a enorme bainha de esclerênquima, que os rodeia, agregando-os em cordões plurifasculados (Figuras 6,7,8). Os feixes periféricos mais externos não possuem lacuna do protoxilema (ARTSCHWAGER, 1925; ESAU, 1943).

Os feixes periféricos estão mergulhados na região periférica do parênquima medular, que fica logo abaixo do parênquima cortical. Na área desses feixes periféricos, o parênquima medular se esclerifica, formando, com os feixes, uma zona compacta e sólida que envolve o colmo. Quando ocorre a celulosolisação, essa área periférica do parênquima, não se celulosolisa, por estar já esclerenquimatizada. Assim, o parênquima medular esclerificado, dessa região periférica, funciona como um cimento entre os feixes periféricos (Figuras 6,7,8,9).

Na área descrita, os feixes se distribuem irregularmente, mas observando um gradiente em que os de diâmetro menor se localizam mais externamente e os de diâmetro maior mais internamente (Figuras 6,7,8,9).

Na região nodal, a região fibrovascular periférica diminui de espessura a partir da base do nó, até as proximidades do meristema intercalar (Figura 2).

#### 4.2.1.2.2. Relações do sistema periférico com a gema, a folha e os primórdios radiculares.

Os cordões fibrovasculares periféricos percorrem longitudinalmente a região nodal, sendo que, nesse percurso, eles derivam feixes que abastecem os órgãos laterais e formam conexões com o plexo nodal.

1. Abastecimento da folha - Os cordões fibrovasculares mais externos, ao atingirem a base da zona A (item 4.2.1.2), individualizam feixes que vão constituir os traços foliares periféricos. Esses traços são feixes fibrovasculares ou cordões de dois ou mais feixes, que percorrem a bainha, provavelmente individualizando seus feixes, ao passarem para o limbo (Figura 1, tfp; Figura 2, TFP). Muito frequentemente, esses cordões individualizados bifurcam-se, antes de atingirem a cicatriz foliar, individualizando-se em um feixe e um cordão. Antes de penetrarem na bainha, esses cordões de traços foliares periféricos, podem anastomosar-se entre si e também com traços foliares centrais (Figura 2. tfc, tfp).

34.

II. Abastecimento da gema - Os cordões fibrovasculares mais externos que atravessam a região nodal, no sentido acrópeto, ao atingirem a região basal da gema, individualizam-se em feixes, na área perimetral da base desta. Esses feixes, que são os traços gemares periféricos, vão abastecer as pérulas externas, protetoras da gema (Figura 4.TGP).

Os cordões periféricos, localizados mais internamente, ao atingirem a base da gema, curvam-se para o interior e voltam-se para a periferia logo abaixo do meristema intercalar, formando um arco. Desse arco, individualizam-se feixes que se dirigem para o interior da gema, constituindo traços gemares centrais e os traços gemares periféricos, da parte superior da base da gema (Figura 4.TGC,TGP). Assim, os traços gemares periféricos inferiores, originam-se na parte inferior da base da gema, e os traços gemares superiores logo abaixo do meristema intercalar.

III - Abastecimento dos primórdios radiculares - Os feixes plagiótropos que se derivam como ramificações dos cordões periféricos (ver item 4.2.1.2,C), e se dirigem para os primórdios, penetram neles, passando a constituir os traços radicais, quando os primórdios se desenvolvem em raízes. (Figuras 2 e 3).

IV - Ramificações de conexão - Os cordões fibrovasculares do sistema periférico, emitem ramificações plagiótropas de conexão com feixes axótropos do mesmo sistema, e também do sistema central e com o plexo nodal (Figura 4.RPC; 5.RPN).



Figura 3. Vista externa da região nodal celulolisada.

A - Zona dos traços foliares; a - algas; T - traço foliar central; B - zona lisa; C - zona dos primórdios radiculares; b - crateras dos primórdios radiculares; r - ramificações dos cordões fibrovasculares que convergem para os primórdios; D - zona do meristema intercalar (MI); IS - feixes fibrovasculares periféricos, no internódio superior. X 7.6 (Foto J. L. Medina P., 1985).

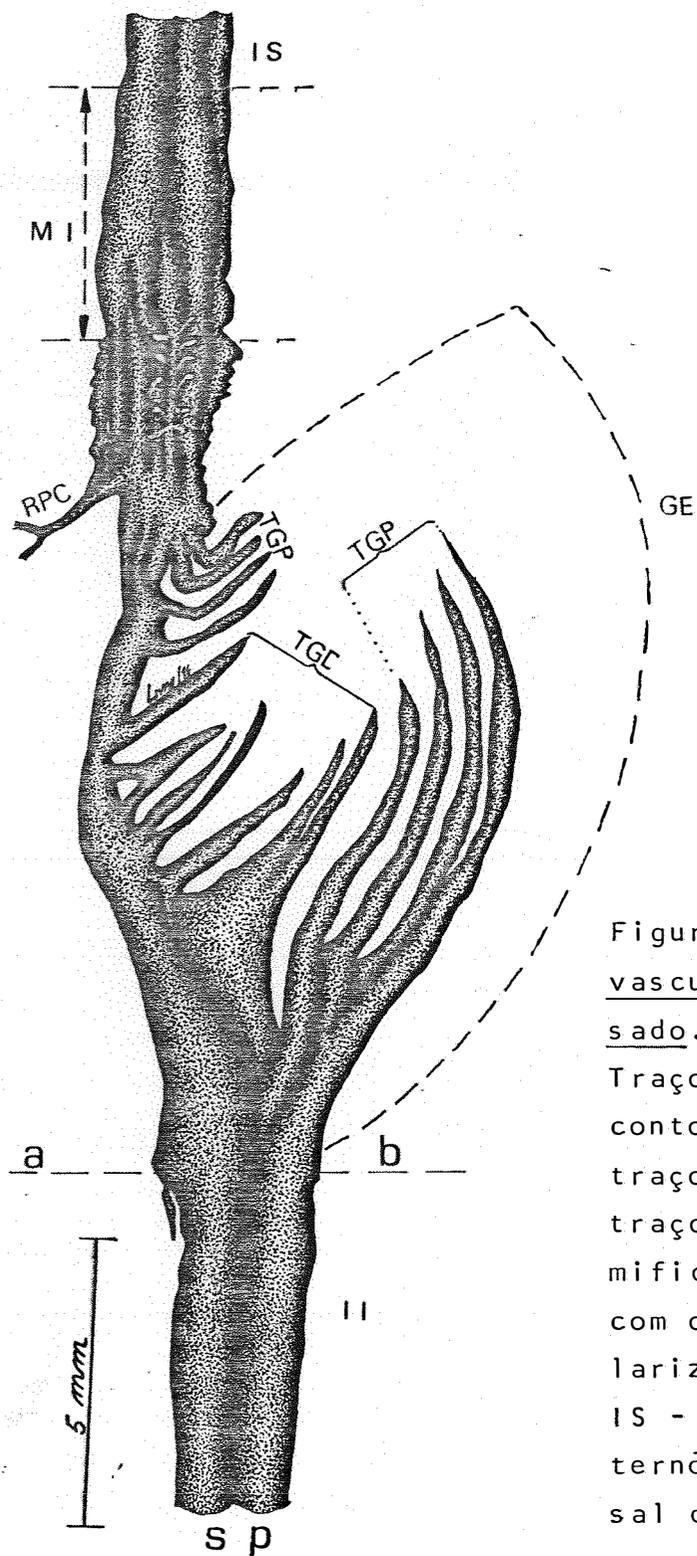


Figura 4. Cordão do sistema fibrovascular periférico (SP), celulosado.

Traços segmentados representam o contorno da gema; GE - gema; TGP - traços gemares periféricos; TGC - traços gemares centrais; RPC - ramificação plagiótropa de conexão com o sistema central; MI - vascularização do meristema intercalar; IS - internódio superior; II - internódio inferior; ab - limite basal do nó. (Original).

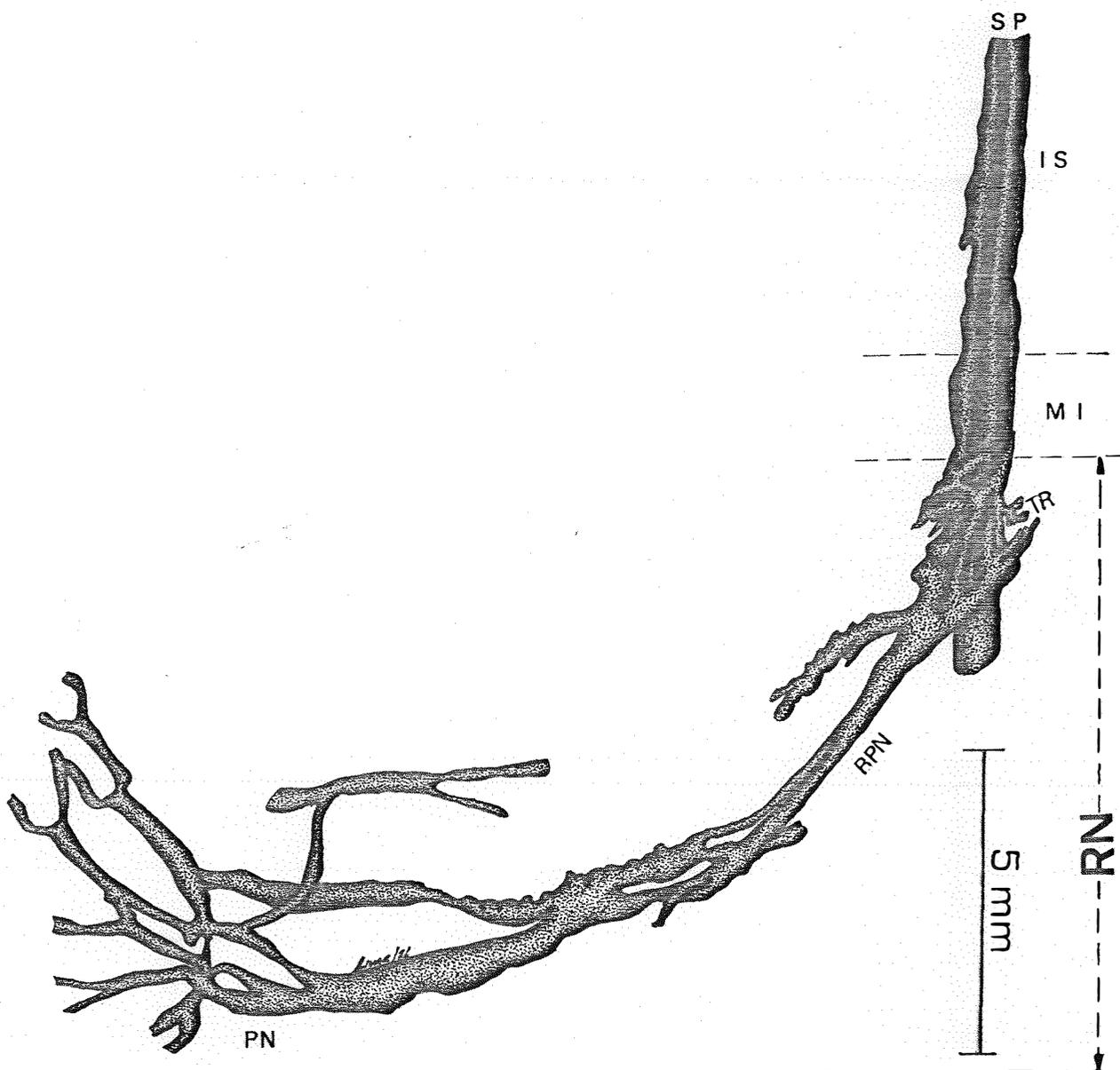


Figura 5. Conexão do plexo nodal com o sistema periférico.

SP - sistema periférico; IS - internódio superior ;  
 MI - região do meristema intercalar; RN - região no-  
 dal; TR - traços radiculares; PN - ramificações do  
 plexo nodal; RPN - cordão plagiótropo de conexão do  
 plexo nodal com o sistema periférico. (Original).

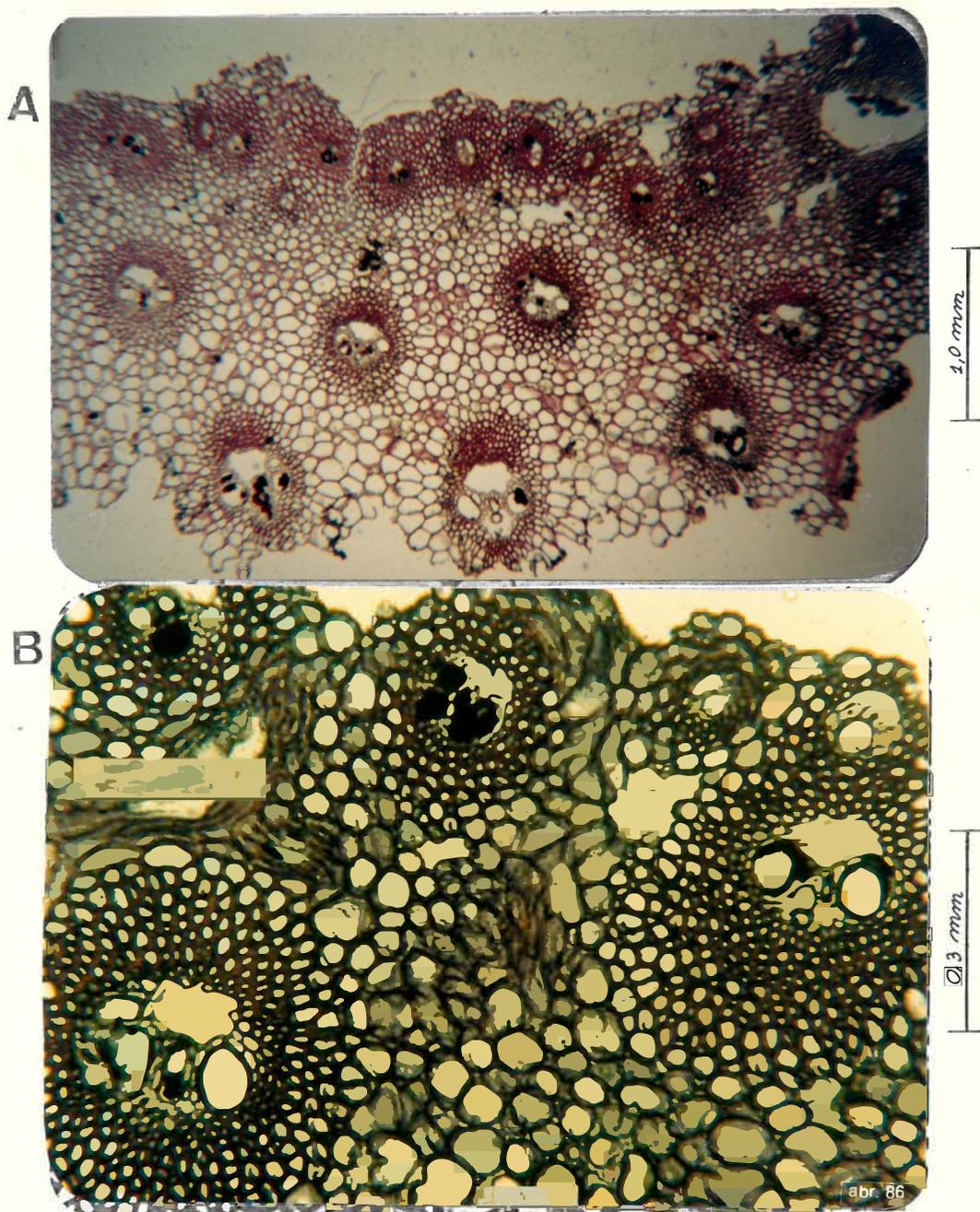


Figura 6. Secções transversais na zona dos traços foliares da região nodal celulolisada.

A - Vista conjunta dos feixes periféricos externos e dos feixes subperiféricos do sistema fibrovascular periférico. Os feixes externos formam cordões intimamente unidos pelas bainhas de esclerênquima, e os feixes mais internos unem-se entre si pelo parênquima esclerificado. B - Detalhe de uma secção transversal periférica, mostrando, à direita, um cordão com três feixes, sendo dois univasais e um do tipo normal. À esquerda, ramificação bifurcada, plagiótropa. (Fotos J.L. Medina P., 1985).

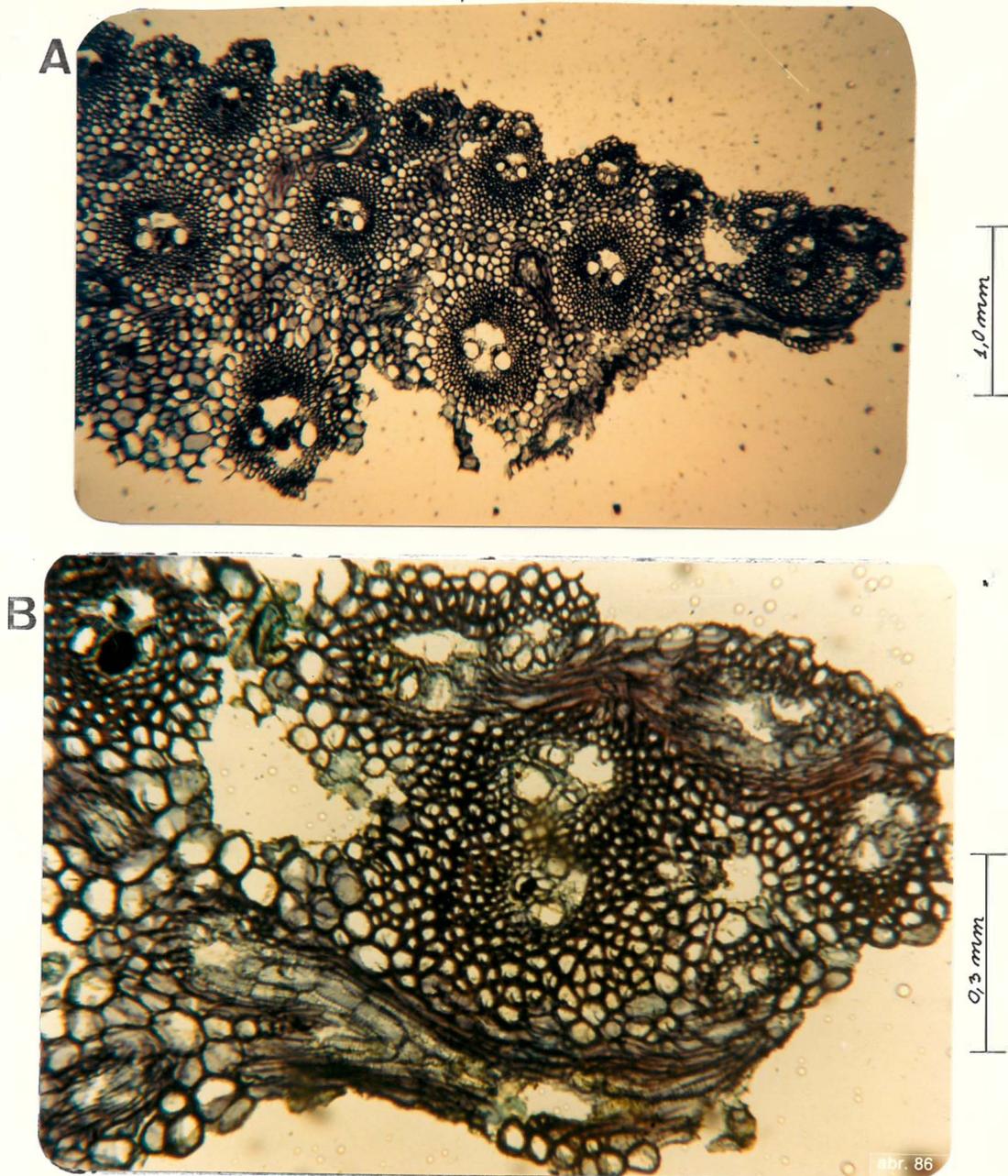


Figura 7. Secção transversal na zona lisa da região nodal celulolisada.

A - vista conjunta dos feixes periféricos externos e dos subperiféricos do sistema fibrovascular periférico. Nota-se, à direita um grande cordão, com seis feixes. Em cima, uma conexão plagiótropa entre dois feixes, e em baixo, um feixe plagiótropo bifurcado, cortado longitudinalmente. B - Detalhe de A, mostrando o cordão descrito, em maior aumento. (Fotos J.L. Medina P., 1985).

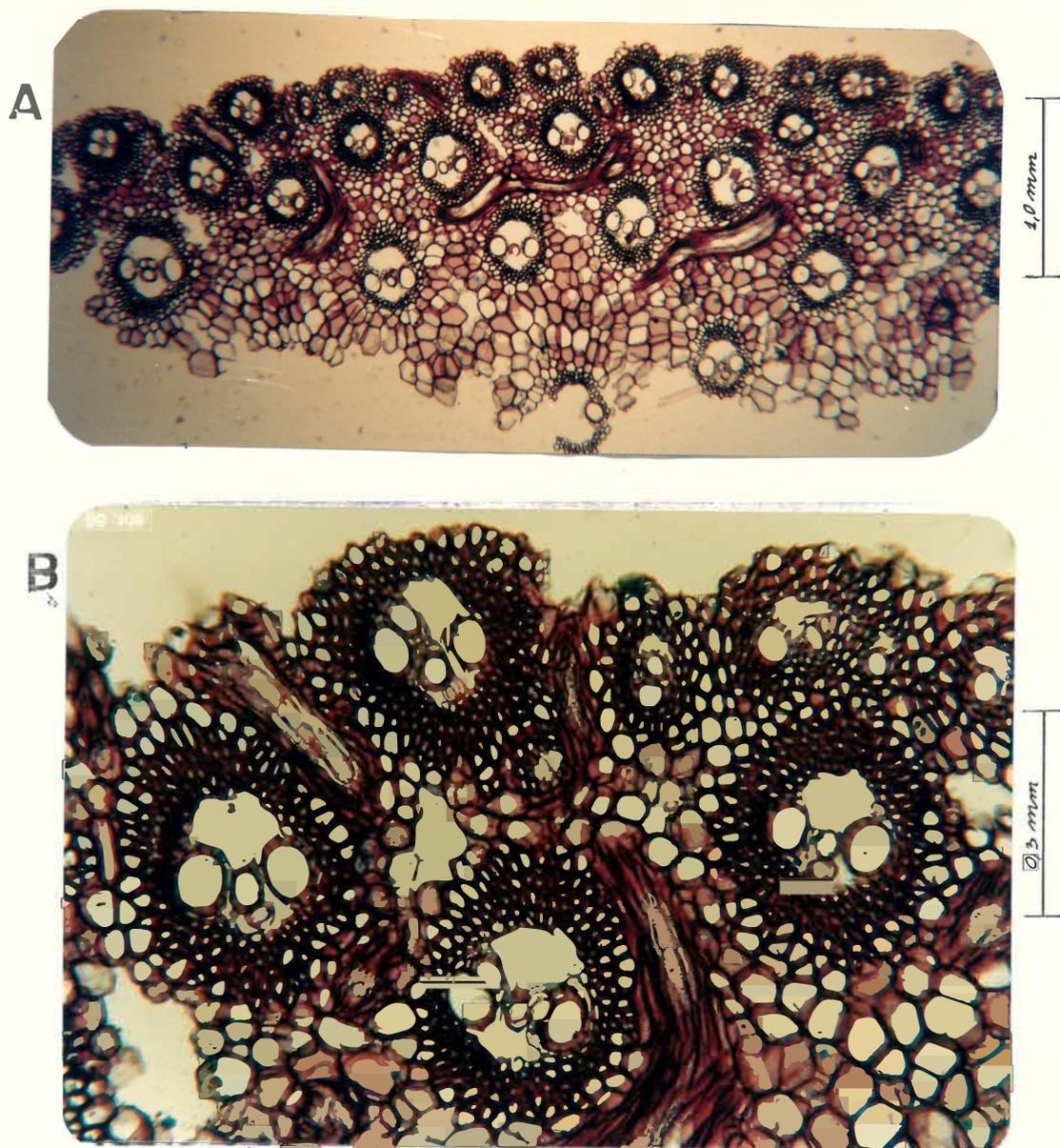


Figura 8. Secção transversal na zona dos primórdios radiculares da região nodal celulolisada.

A - Notam-se algumas ramificações plagiótropas externas, cortadas longitudinalmente, e outras, mais internas, que vão se conectar como o plexo nodal. B - Detalhe de A. (Fotos J.L. Medina P., 1985).

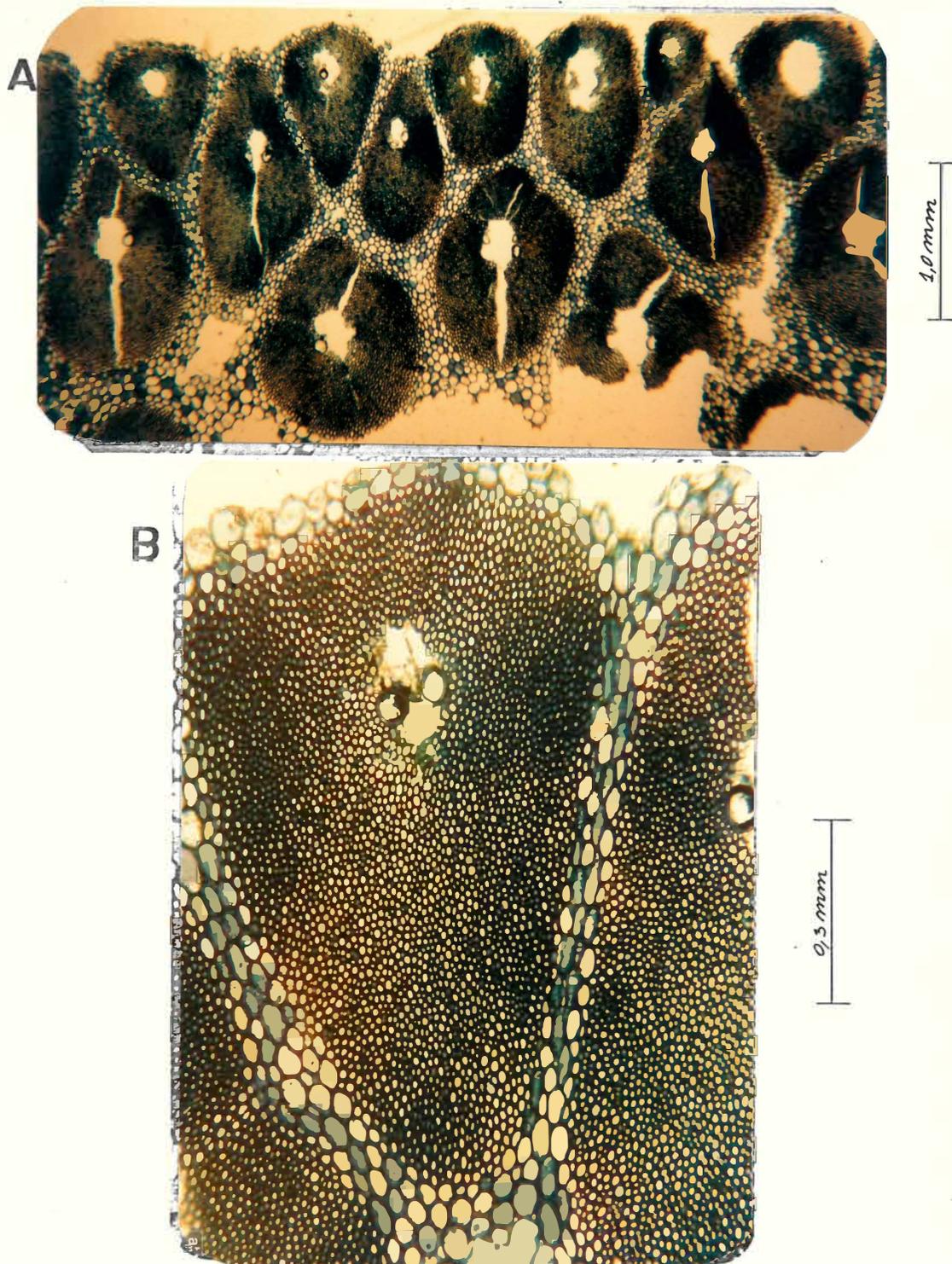


Figura 9. Secções transversais na zona do meristema intercalar, em material celulosado.

A - As bainhas esclerenquimáticas são enormes, de secção piriforme, originadas da esclerificação das bainhas colenquimáticas. Nesta região, os feixes são perfeitamente individualizados, formando um conjunto sólido, pela esclerificação do parênquima fundamental, que funciona como cimento entre os feixes. B - Secção transversal mostrando em detalhe, um feixe e seu relacionamento com os vizinhos. (Fotos J.L. Medina P., 1985).

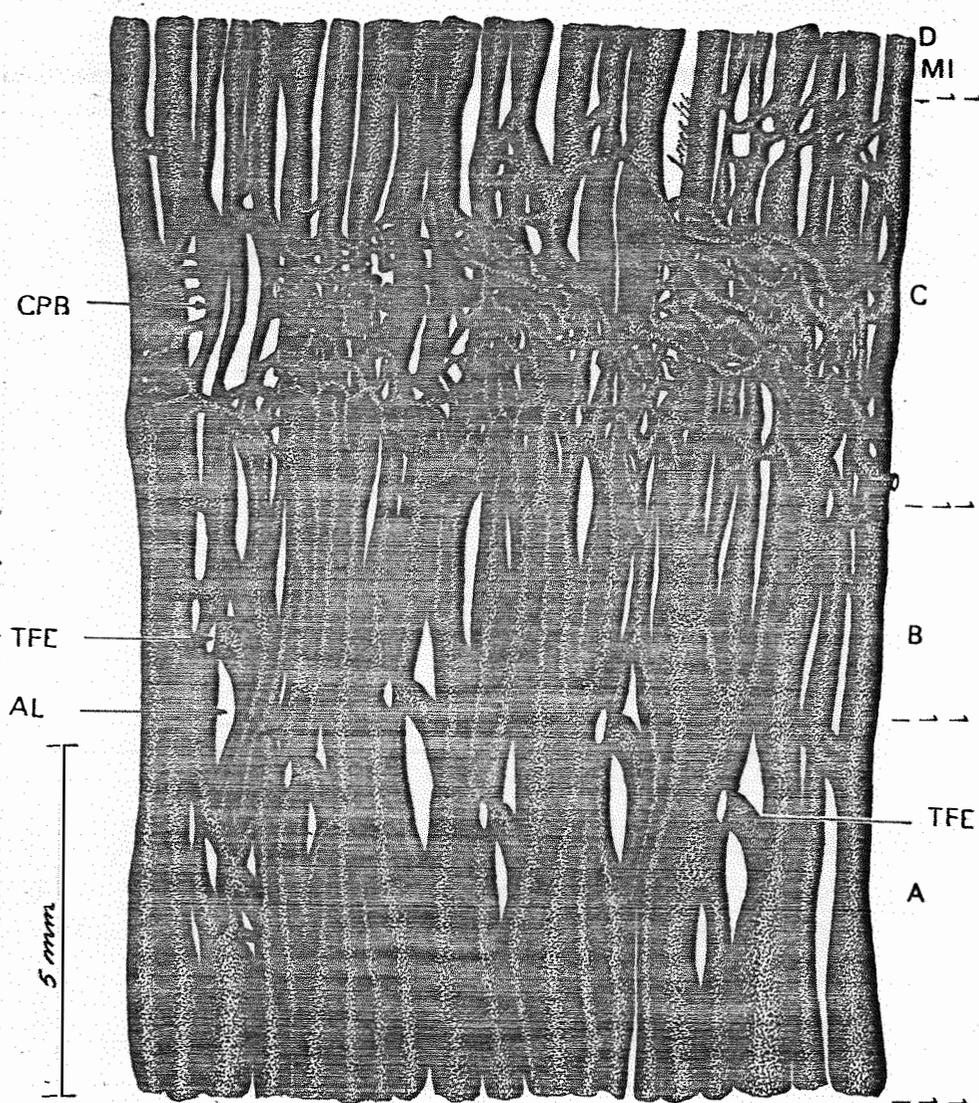


Figura 10. Vista externa da região nodal celulolisada.

A - zona dos traços foliares; CPR - cratera do primórdio; TFC - traço foliar central; AL - alças. B - zona lisa. C - zona dos primórdios radiculares; MI - zona do meristema intercalar. (Original).

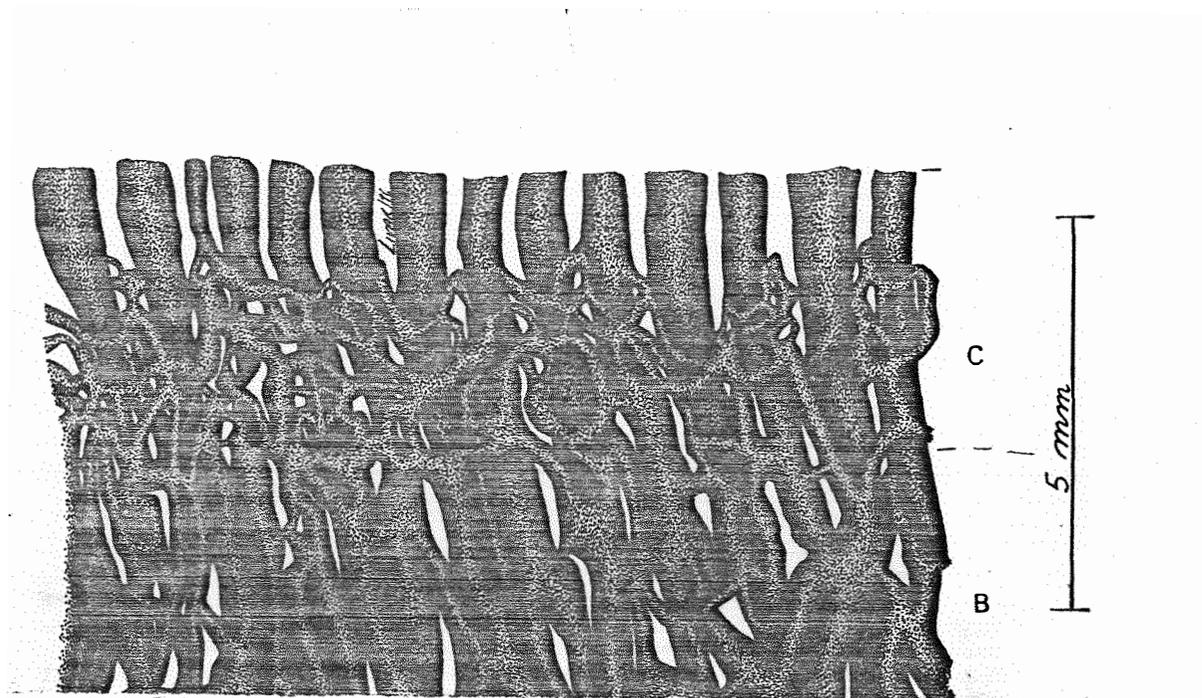


Figura 11. Vista externa da zona dos primórdios radiculares, em um nó sem primórdios.

Nota-se que, mesmo não havendo primórdios, as ramificações plagiotropas dos feixes axótropos, nesta zona, são muito abundantes. Em B - mostra-se a zona lisa; em C, a rede de feixes plagiotropos que abasteceriam os primórdios. (Original).

#### 4.2.1.3. Sistema fibrovascular central

O sistema fibrovascular central (ver item 4.2.1.), é constituído por feixes axótopos isolados que, a partir de um internódio, penetram na região nodal, ramificando-se abundantemente na área de penetração. Esta área de penetração é a região basal do nó. Ao penetrarem na região nodal, esses feixes do sistema central, podem-se bifurcar, fundir-se entre si e formar alças (Figuras 2.SC, 12.I-II).

Muitos desses feixes atravessam a região nodal, passando para o internódio seguinte. Outros ramificam-se na sua extremidade ao chegar ao nó, produzindo traços foliares e ramos plagiótopos de conexão com outros feixes, ou com outros ramos plagiótopos.

Os feixes deste sistema mudam com frequência de direção, durante seu trajeto, retomando novamente uma direção paralela à primeira, no sentido do internódio seguinte. Uma característica *sui-generis*, que ocorre com estes feixes, é a produção de uma grande quantidade de ramificações plagiótopas que formam alças ao redor de outros feixes (Figura 2.a).

##### 4.2.1.3.1. Variação de forma e direção nos feixes centrais

Os feixes centrais apresentam uma grande variação na sua forma e relacionamento, assim como na sua direção, na região nodal. Algumas das variações mais comuns são as seguintes:

1. Feixes axótipos que não sofrem modificação, podendo regularmente emitir pelo menos uma pequena ramificação plagiótropa que conecta outros feixes vizinhos, ou com ramos derivados deles. Encontram-se localizados no centro do caule (Figuras 2; 12.I, A e B).

2. Feixes axótipos que, ao entrarem no nó, mudam de direção por uma distância variável, retomando posteriormente, a direção vertical. Dentro deste grupo podem-se encontrar, aqueles que, vindos da parte central ou da periférica, dirigem-se para a periferia ou para o centro, respectivamente (Figuras 2; 12.I,C). Também é frequente encontrar feixes que ao entrarem no nó, conectam-se por meio de um ramo e permutam seus lugares (Figuras 2, 12.I,D).

3. Feixes axótipos que se bifurcam a diferentes níveis do plexo nodal, sendo que alguns ramificam-se ao entrarem no nó (Figuras 2; 12.I,E), e outras no nível superior do plexo nodal (Figuras 2; 12.I,F).

4. Feixes que ao entrarem no nó, terminam seu curso vertical, originando na sua extremidade, diversos e pequenos ramos plagió

tropos que conectam outros feixes vizinhos ou ramos derivados deles. Da parte superior dessa extremidade, deriva-se um grande ramo plagiótropo ou traço foliar central. Os feixes axótropos que terminam na região nodal e originam os traços foliares centrais, localizam-se na área periférica do sistema central. Essa área, tem espessura aproximada de um terço do diâmetro da região ocupada por esse sistema. A região central do sistema fibrovascular central não tem feixes produtores desses traços foliares. A extensão desses traços foliares centrais, varia, obviamente com a distância dos feixes que lhe deram origem à periferia. Os mais distantes da periferia são mais longos e acentuadamente plagiótropos, ao passo que os mais próximos da periferia são mais curtos, com acentuada tendência ao ortotropismo (Figuras 2; 12.II,G,H.).

5. Feixes axótropos que se fusionam ao entrarem no nã, formando um só feixe. Neste grupo, podem-se encontrar fusões de feixes à altura média do plexo nodal (Figuras 2; 12.II,i), e na área basal do nã, onde, depois de fusionados podem bifurcar-se, formando uma alça ao redor de outro feixe, que sempre é um traço foliar central (Figuras 2; 12.II,J).

6. Feixes axótropos que formam alças ao entrarem no nã, podendo em ocasiões, bifurcar-se à altura do meristema intercalar. Estes feixes sempre se formam, quando ao entrarem no nã, encontram-se com um traço foliar central, envolvendo-o e formando uma alça (Figuras 2; 12.II,K,L.).

7. Estes feixes são de dois tipos:

a) feixes que se fusionam na base da região nodal, produzindo traços gemares centrais (Figuras 2; 12.III,M). O feixe resultante dessa fusão geralmente se funde com os do sistema periférico, logo após a região dos traços gemares.

b) feixes que emitem traços gemares centrais logo que entram na região nodal e após a produção destes traços gemares, fundem-se com o sistema periférico (Figuras 2; 12.III,N).

#### 4.2.1.3.2. Ramificações plagiótropas dos feixes centrais.

Todos os feixes centrais ramificam-se, ao entrarem no nó, sendo os principais responsáveis, junto com as ramificações dos feixes axótropos periféricos, pela formação da rede nodal (Figuras 2,SC; 12.I a III; 4; 5, RPN).

Eles possuem regiões de ramificações, situadas em várias alturas, inclusive na sua extremidade (feixes centrais terminais), sendo mais numerosas e localizadas em diferentes níveis, à medida em que os feixes centrais vão chegando à periferia. A distribuição das ramificações, na região basal do nó, ocorre, em um nível horizontal, em todos os feixes. No nível superior, essa distribuição segue uma linha aproximadamente catenária (Figura 2,ef). Com isto, Pode-se observar uma grande

quantidade de pequenas ramificações provenientes de feixes centrais localizados mais na periferia. Estes feixes plagiótropos aprolongar-se no interior do caule, continuam se ramificando em um dicotômico, podendo se anastomosar entre si e com outros pequenos originados dos feixes mais centrais e formam alças ao redor dos feixes axótropos.

Muitas dessas finas ramificações plagiótropas dos feixes centrais estendem-se para a gema, penetrando nela e constituindo os traços gemares centrais (Figuras 2, tgc; 12.III,M,N).

As ramificações plagiótropas originadas na extremidade dos feixes axótropos que terminam na região nodal, são de dois tipos: a) As de pequeno diâmetro, conectam-se com outros feixes axótropos, ou se anastomosam com outros feixes plagiótropos; b) e uma delas, de maior diâmetro, forma um traço foliar terminal, que se dirige à bainha foliar (Figura 12.II,G, H)

#### 4.2.1.3.3. Estrutura dos feixes centrais celulosados

Os feixes centrais da região nodal, descritos anteriormente, quando vistos em corte transversal, apresentam uma estrutura similar a dos feixes centrais do internódio. Estando o material celulosado, o corte mostra apenas as partes lignificadas. Entretanto, pode-se notar que esses feixes são de es-

estrutura normal, como a descrita por ESAU (1943). Eles são colaterais com dois grandes vasos de metaxilema, protoxilema bem desenvolvido ou ausente, apresentando lacuna de protoxilema, e o floema bem desenvolvido (espaço vazio), e parênquima que rodeia o xilema (espaço vazio) (Figura 13.A,B).

Todo o feixe é recoberto por uma bainha vascular de células lignificadas, compactamente arranjadas, sendo muito abundante nos polos do floema e xilema, e delgada nos lados do feixe.

#### 4.2.1.4. Plexo nodal

O plexo nodal é a trama formada pelas ramificações plagiótropas anastomosadas, derivadas dos dois sistemas fibrovasculares axótropos descritos anteriormente (ver itens 4.2.1.2.2 e 4.2.1.3.2).

Este emaranhado de feixes conecta, assim, os dois sistemas fibrovasculares axótropos, além de abastecer de feixes a gema, e conecta-se com os feixes que vão abastecer as raízes adventícias.

Estes feixes não têm conexão com os ramos dos feixes terminais do sistema axótropo central (traços foliares centrais), nem com as ramificações plagiótropas derivadas dos cordões axótropos periféricos que vão constituir os traços foliares periféricos.

#### 4.2.1.4.1. Estrutura dos feixes plagiótropos ce lulolisados da região nodal

Nos feixes plagiótropos que constituem o plexo nodal (incluindo os traços foliares centrais), que são ramificações dos feixes axótropos, a estrutura diverge da normal:

Um traço foliar central, quando cortado transversalmente, apresenta vários elementos do xilema rodeando o floema (espaço vazio) e envolvidos por uma fina bainha lignificada (Fig. 13,C). Nas pequenas e finas ramificações plagiótropas, a estrutura é semelhante à descrita por ARTSCHWAGER (1925), para cana-de-açúcar, e é constituída por um grande feixe de metaxilema e floema envoltos por uma bainha de fibras.

É comum encontrar a estrutura anfigasal nestas ramificações, o que sugere a existência de variação estrutural destes feixes (Fig. 13,D).

LEGENDA DA FIGURA 12.I.

(Vide verso)

Figura 12.I. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

RPN - ramificações de conexão; linha ab-  
limite inferior da região nodal; MI - re-  
gião do meristema intercalar.

A - atravessam a região nodal sem modifi-  
cação aparente.

B - dois feixes que se fundem em um pon-  
to na base da região nodal, mas conti-  
nuam seu percurso isoladamente.

C - feixe que muda o seu curso, tomando  
uma direção plagiótropa e retoma a dire-  
ção ortótropa (tipo "escada").

D - feixes que se conectam na base da re-  
gião nodal, e permutam as suas direções.

E e F - feixes que se bifurcam em várias  
alturas na região nodal.

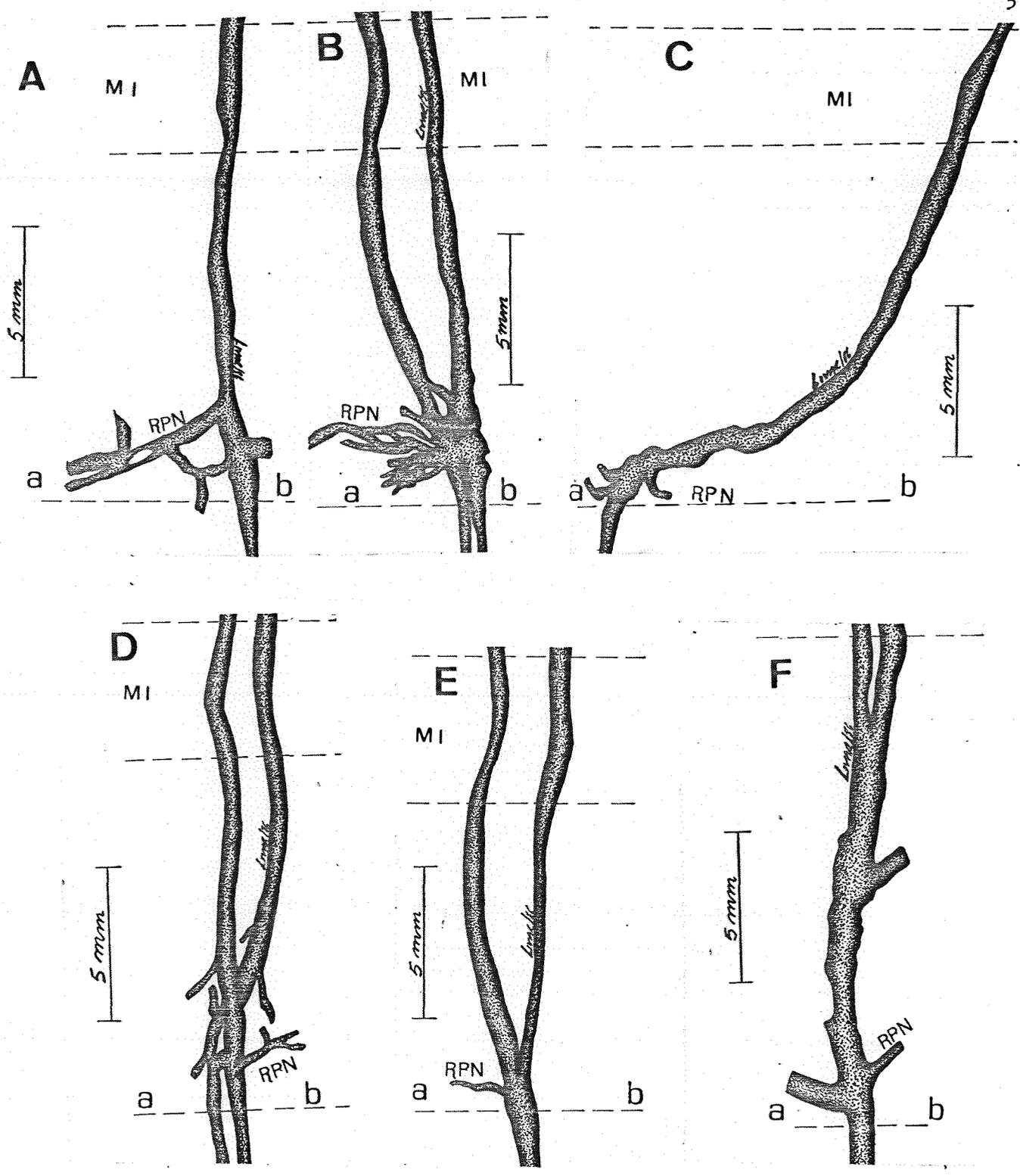


Figura 12.1. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

LEGENDA DA FIGURA 12.II

(Vide verso)

Figura 12.II. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

RPN - ramificações de conexão; linha ab-limite inferior da região nodal; MI - região do meristema intercalar.

G e H - feixes que ao entrarem na região nodal, terminam seu curso, emitindo ramificações plagiótropas nas suas extremidades. Uma dessas ramificações é um traço foliar central (TFC). O traço foliar H, originou-se na extremidade de um feixe central muito próximo do sistema periférico. Por isso, ele é praticamente ortótropo. O traço foliar G, é do tipo mais comum, que se origina de feixes distantes do sistema periférico.

I e J - feixes originados, cada um, da fusão de dois feixes que entram na região nodal. O feixe J forma uma alça, logo após a fusão.

K e L - feixes que formam alças logo que entram na região nodal. O feixe K, bifurca-se na região do meristema intercalar.

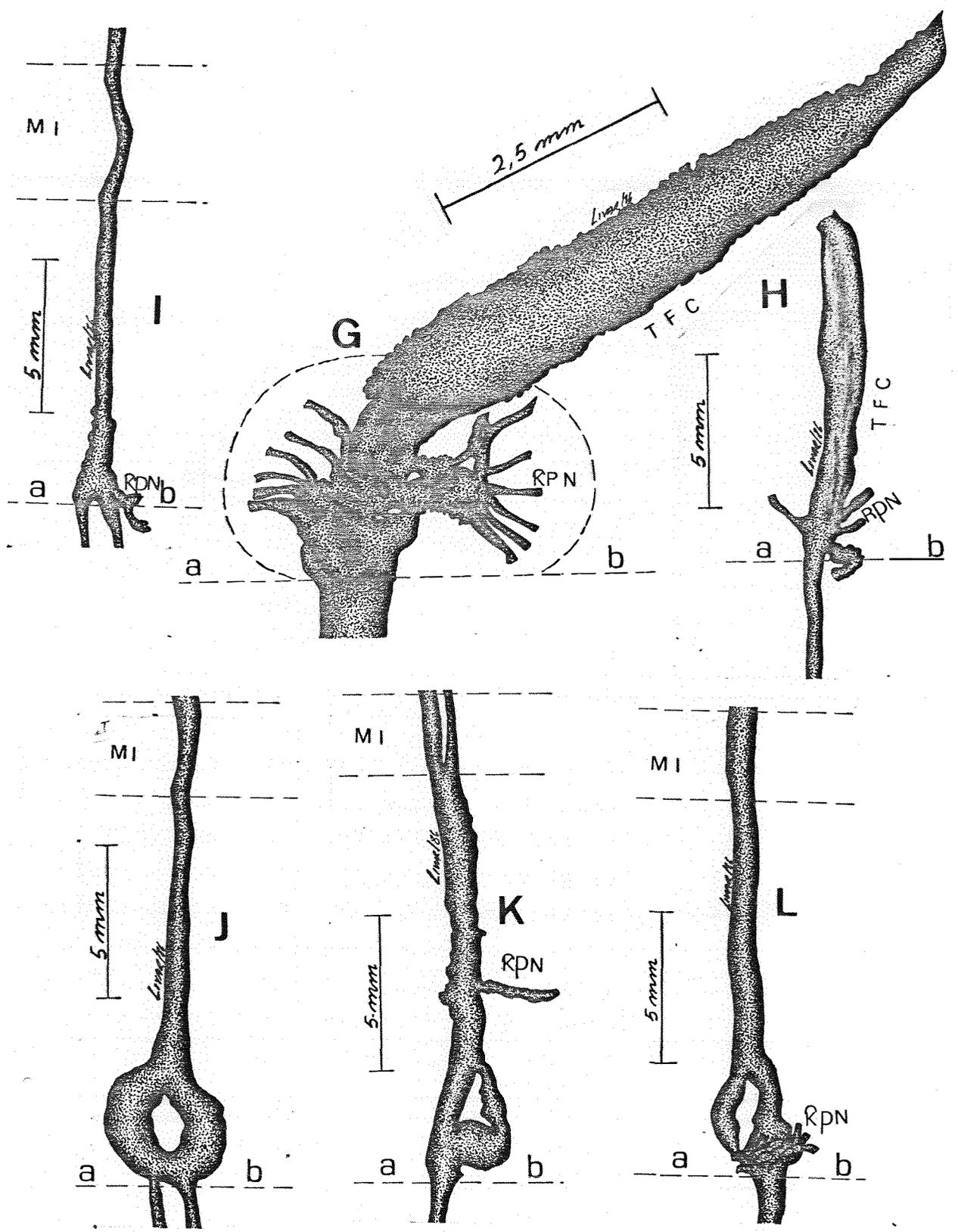


Figura 12.11. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

LEGENDA DA FIGURA 12.III  
(Vide verso)

Figura 12.III. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

RPN - ramificações de conexão; linha ab - limite inferior da região nodal; PN - plexo nodal; MI - região do meristema intercalar; FC - feixe central; SP-sistema periférico; TGC - traços gemares centrais; G - área da gema.

M - dois feixes do sistema central se fundem na base da região nodal. O feixe resultante ao passar da região da gema, emite traços gemares centrais e ramificações de conexão com o plexo nodal, fundindo-se com o sistema periférico, logo acima da gema.

N - caso semelhante ao anterior, com a diferença de que o feixe central não é resultado da fusão de feixes.

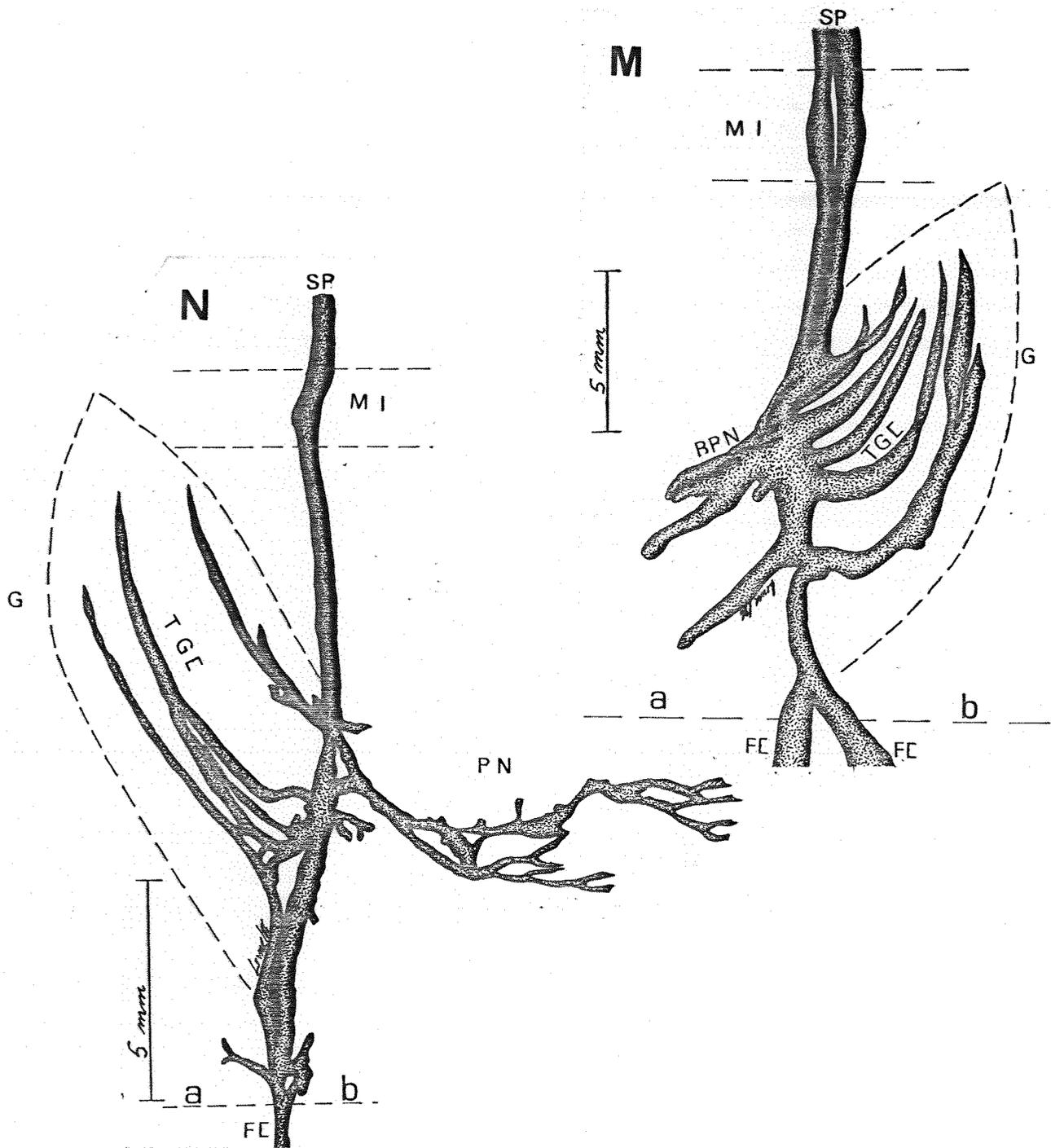


Figura 12.III. Variações de forma e direção dos feixes centrais.

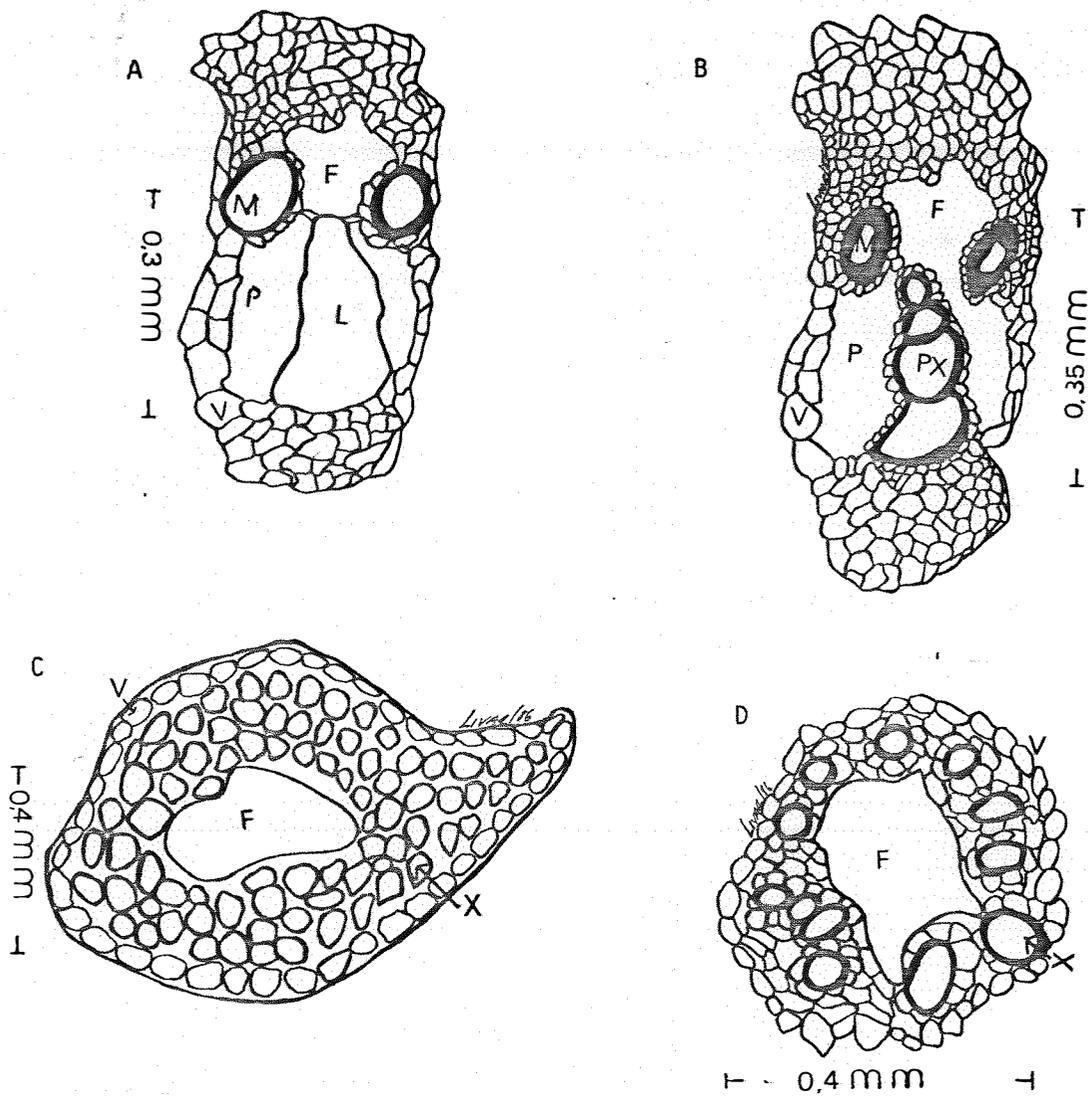


Figura 13-A-D - Secções transversais de feixes axótopos centrais (A,B) e das suas ramificações plagiótropas celulolisadas (C,D).

Notam-se: F - floema; X - xilema: protoxilema (PX) e metaxilema (M); L - lacuna do protoxilema; P - parênquima intrafascicular. A - feixe central antes de entrar no nó; B - feixe central na região nodal; C - traço foliar central; D- ramificação plagiótropa do plexo nodal. (Original).

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. SISTEMAS FIBROVASCULARES

KUMAZAWA (1961) identificou em *Zea mays*, dois sistemas fibrovasculares, "além dos traços foliares" - o "sistema externo" localizado na periferia do sistema vascular, e o "sistema interno", formado por "feixes compostos", situados na região subperiférica do sistema vascular, ambos independentes, "sem conexão um com o outro". Ele considera todos os feixes axótopos centrais do milho, como traços foliares, os quais não formam parte dos dois sistemas por ele identificados.

EVANS (1928) identificou em *Zea mays*, dois tipos de feixes vasculares na região nodal: os "pequenos feixes periféricos" localizados na parte mais externa do nó, e os "grandes feixes vasculares" que se localizam logo ao lado dos primeiros, sendo que estes últimos ocupam toda a região central do caule.

ARTSCHWAGER (1925) identificou, na cana-de-açúcar, dois sistemas fibrovasculares; o sistema periférico e o sistema central. O primeiro sistema está formado na sua parte mais externa por pequenos feixes, seguidos no seu interior por outros maiores de secção oval, que, no entanto, são de tamanho menor que os do centro. E ele afirma que: "Na região nodal, estes grandes e alongados feixes perdem sua identidade. Eles parecem dispersar-se em pequenos feixes de várias configurações (.,.)". O sistema central é formado de feixes tipicamente colaterais e de secção romboidal.

AREVALO (1983) confirmou os resultados de ARTSCHWAGER (op.cit.), acrescentando, entretanto, que este autor "não conseguiu estabelecer a identidade individual dos elementos desses dois sistemas, nem as relações anatômicas e arquiteturas existentes entre eles".

Em relação às citações aqui mencionadas, pode-se observar uma variação de opiniões, quanto à localização dos sistemas vasculares, pois, embora todos eles mencionem dois sistemas, estes se referem a coisas diferentes.

KUMAZAWA (op.cit.) distingue dois sistemas independentes, um dentro do outro e sem conexões entre si, que ele denomina "sistema de feixes periféricos extremos" e "sistema de feixes compostos". O "sistema de feixes periféricos extremos" coincide com o conjunto de "feixes vasculares periféricos" des-

crito por EVANS (op.cit.), embora não haja coincidência total com o "sistema de feixes compostos" porque, para EVANS (op.cit.), os "feixes centrais" abrangem o "sistema de feixes compostos" e os "traços foliares", descritos por KUMAZAWA (op.cit.). Por outro lado, ARTSCHWAGER (op.cit.) e AREVALO (op.cit.), consideram como "sistema central" o conjunto dos "traços foliares" de KUMAZAWA (op.cit.), e "sistema periférico" o conjunto dos dois sistemas interno e externo de KUMAZAWA (op.cit.).

Os resultados desta pesquisa concordam com os encontrados por ARTSCHWAGER e AREVALO, pelas seguintes considerações:

1. Os cordões axótropos periféricos, ao entrarem na região basal do nó, não têm uma configuração uniforme, podendo formar cordões plurifasciculados que emitem ramificações ortótropas e plagiótropas, não sendo possível distinguir nessa região, a "construção dicíclica", a que KUMAZAWA se refere (Figuras 3,7, 8,10,11).

2. Existem, além de pequenos feixes univasais, feixes maiores e de secção circular, constituídos de vários elementos de metaxilema, diferentes dos feixes centrais, os quais são de secção romboidal e bem típicos (Figuras 6,7,8).

3. O parênquima que envolve os feixes acima mencionados é esclenquimatizado, de modo que esses feixes todos formam um conjunto compacto, no material celulosado, o que dá uma separação

ção bem nítida entre este sistema e o central (Figuras 6,7,8, 9).

Com base nestas considerações, podemos afirmar que KUMAZAWA e EVANS, somente consideraram o tamanho dos feixes, na delimitação dos seus sistemas, não tendo considerado as características acima descritas.

KUMAZAWA (1961) apresenta um modelo da configuração fibrovascular parcial dos dois sistemas fibrovasculares encontrados por ele na região nodal (Figura 14.1,11), e que correspondem à configuração fibrovascular da zona A e parte da zona B, do sistema periférico descrito nesta pesquisa. Pode-se observar que ele não conseguiu determinar a configuração vascular exata do real sistema periférico (Figuras 2,3,10).

Mesmo assim, resulta motivo de louvor à tarefa deste grande anatomista, pois, mesmo com as limitações do método microtécnico, ele conseguiu obter um conhecimento bastante detalhado da arquitetura vascular da planta de milho.

Outro aspecto que merece atenção, é o relacionado à independência dos sistemas fibrovasculares declarada por KUMAZAWA. Com base nos resultados obtidos podemos, pois afirmar, ao contrário desse autor, que os seus dois sistemas estão intimamente conectados por suas ramificações plagiótropas, que ele não conseguiu interpretar corretamente (Figura 2).

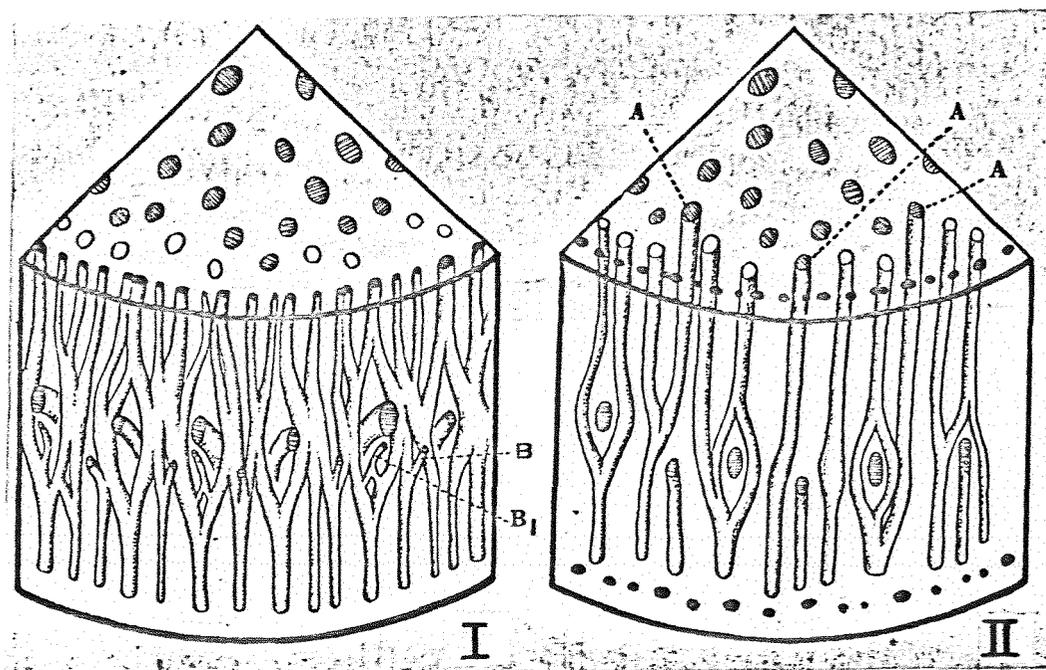


Figura 14.1 e 11. Modelo reconstruído de uma parte do nó, mostrando o curso longitudinal do sistema externo (I), e do interno (II), separadamente. Os feixes sombreados vistos de frente, são cordões de traço foliar pertencentes à folha inserida no nó.

B e B<sub>1</sub> - pequenos feixes periféricos.

A - traços foliares que divergem de localização do sistema interno neste nó. (KUMAZAWA, 1946, Figuras 6 e 7).

A arquitetura fibrovascular da região nodal é nitidamente constituída de dois sistemas de feixes axótropos, como já foi descrito no item 4.2.1.1. O sistema do plexo nodal será considerado oportunamente. Os dois sistemas axótropos estão intimamente interligados por feixes plagiótropos e também por feixes axótropos do sistema periférico que passam a integrar o sistema central e vice-versa (Figuras 2, fm; 12.III, M, N).

AREVALO (op. cit.), estudando a arquitetura fibrovascular da região nodal, na cana-de-açúcar, mostra que os dois sistemas de feixes axótropos encontrados por ele, encontram-se conectados pelas ramificações plagiótropos deles derivadas.

O mesmo autor, em 1984, estudando a arquitetura vascular da planta inteira de cana-de-açúcar, descreve o relacionamento vascular do colmo com o sistema vascular do rizoma. Ele diz: "... o sistema fibrovascular periférico do caule (rizoma e colmo), origina-se do sistema fibrovascular periférico do tolete", sendo que "o sistema central do caule (rizoma e colmo) origina-se de ambos os sistemas fibrovasculares — periférico e central — do tolete" e que "os feixes centrais do colmo podem também se originar no sistema fibrovascular periférico do rizoma ou do próprio colmo.

Em milho, verifica-se uma arquitetura semelhante. Entretanto, AREVALO (1984) mostra apenas o caso de feixes centrais que derivam do sistema periférico em vários nós maduros

do colmo, mas não mostra nem um caso de feixes centrais que se integrem, no mesmo sentido, no sistema periférico. AREVALO (1983), no entanto, não se refere a este caso, ao estudar a arquitetura fibrovascular da região nodal da cana-de-açúcar. Na região nodal do colmo do milho, a passagem de feixes artótropos do sistema periférico para o sistema central é bastante frequente (Figura 2, fm). É interessante notar, entretanto, que a passagem de feixes ortótropos do sistema central para o sistema periférico, ocorre somente na região da gema (Figuras 2; 12.III, M, N).

## 5.2. O TRAÇO FOLIAR

BUGNON (1920), estudando várias gramíneas, diz: "que os traços foliares, tendo descido pelo eixo, aproximam-se lateralmente e se fundem com outros traços da mesma idade, ou inclinam-se bruscamente para o próximo nível nodal, e daí orientam a formação do plexo".

ARTSCHWAGER (1925), em cana-de-açúcar, ao referir-se aos traços foliares, diz: "O nã é atravessado por traços longitudinais que descem da folha, penetram quase horizontalmente para o centro do colmo e então, descem perpendicularmente".

SHARMAN (1942b) diz que se se estudam os traços ("cordões medianos") de uma folha de milho em secções seria-

das, dentro do no, estes desviam-se para o interior, enquanto os pequenos ("cordes laterais"), permanecem na periferia. Os primeiros, depois de penetrarem no interior do no, estendem-se para baixo, atravs de vrios interndios, cruzando-se em seu percurso com outros do mesmo tipo e dirigindo-se ao lado oposto do da sua origem.

ESAU (1943) faz uma descrio, em milho, parecida com a de SHARMAN (op.cit.). Ela analisa vrios cortes seriados, a sucessivas distncias do pice, mostrando o curso horizontal e a mudana de direo dos "traos foliares" do centro do caule  periferia.

KUMAZAWA (1961), diz: "Alm dos traos foliares que percorrem longitudinalmente a regio central do colmo, o milho possui dois sistemas de feixes vasculares (...)". E continua: "Alguns desses cordes de traos, aps terem entrado na medula, migram gradualmente em direo  periferia em cada no abaixo". O autor relatou pela primeira vez (1940), que "os traos foliares medulares migram atravs da medula para exatamente o lado oposto do caule", fato que foi mais tarde verificado por SHARMAN (op.cit.) e ESAU (op.cit.).

AREVALO (1983), baseado nas suas pesquisas e respaldado nos conceitos de Hanstein, 1858 (c.f. ESAU, 1959) e QUER (1953), discute o conceito de trao foliar, afirmando: "H um evidente equvoco dos anatomistas em geral, relativo ao

conceito de traço foliar, nas gramíneas. As dificuldades de interpretação das estruturas anatômicas da região nodal levaram os autores a confundirem os traços foliares com os feixes axótropos centrais. (...) ... o que na realidade não é correto". Pois, "o traço foliar, conforme o conceito fundamental, é uma ramificação de um feixe do sistema central ou periférico, que se dirige para a bainha foliar".

Considerando, pois, o conceito fundamental de que um traço foliar é uma ramificação de um feixe axótropo e não uma curvatura do próprio feixe, ter-se-ia que distinguir entre o que é um feixe axótropo e o que é, realmente, o traço foliar.

AREVALO (1983) diz que "Nas dicotiledôneas, o traço foliar é a parte de um feixe que, deslocando-se do cilindro central, desvia-se para a folha, mantendo a sua estrutura anatômica".

No milho, no sistema periférico, ocorre fenômeno semelhante. Este sistema, como foi verificado nesta pesquisa, é constituído de cordões plurifasciculados. Para se formar um traço foliar periférico, um feixe ou um cordão desloca-se do eixo principal e desvia-se para a bainha foliar. O traço foliar periférico é, portanto, a parte desse feixe ou cordão que se inicia no local do deslocamento e termina na inserção da bainha foliar. Ele pode ser, também, uma ramificação de um feixe ou um cordão axótropo periférico (Figura 2, TFP).

Esta mesma organização, ocorre em cana-de-açúcar, como se depreende das descrições dos autores acima citados, os quais se referem a estes traços como "traços menores" (ARTSCHWAGER, op.cit.), ou "traços foliares periféricos" (AREVALO, 1983). Em milho, foram descritos estes feixes como "traços pequenos" (ESAU, op.cit.) e como cordões pequenos laterais" (SHARMAN, op.cit.).

Em relação aos "traços foliares centrais" (AREVALO, 1983), "grandes traços" (ARTSCHWAGER, op.cit.; ESAU, op.cit.), "traços medulares" (KUMAZAWA, 1940), o conceito de traço foliar central é o mesmo, embora a organização seja outra. Assim, AREVALO (1983), diz que "na realidade, não existem feixes que se curvam penetrando na bainha foliar (...). Esse equívoco foi que levou os autores a considerarem todos os feixes axótropos como traços foliares". E acrescenta: "Os feixes do sistema central têm sua estrutura uniforme e bem definida, ao passo que suas ramificações (...), que se dirigem para a bainha foliar, apresentam (...), estruturas anatômicas diversas". Esta estrutura diversa do traço foliar propriamente dito, comparada com a do feixe do qual ele se originou, já tinha sido descrita por vários autores: Em cana-de-açúcar, por ARTSCHWAGER (op.cit.): "Em sua extensão horizontal os traços foliares desviam-se da estrutura normal, (...), aproximam-se do tipo anfigasal"; em várias gramíneas, CHRYSLER (1906): "Os feixes de traço foliar, especialmente os maiores, sofrem uma

mudança bem marcada ao entrarem no n.º. (...), passando a formar um grande feixe anfigasal"; em várias gramíneas, ARBER (1930): "Um traço foliar ordinário, é anfigasal durante parte de seu curso"; Em milho, ESAU (op.cit.): "Os traços, quando tomam um curso horizontal (...), mostram um arranjo de tecido diferente do mostrado nos feixes longitudinais — o xilema tende a rodear o floema (feixes anfigasais).

Como é evidente, estes autores descrevem a parte plagiótropa desses "traços foliares", como sendo de estrutura anfigasal, em contraste com a parte ortótropa, cuja estrutura é colateral típica, já conhecida, com dois grandes vasos de metaxilema, lacuna do protoxilema, floema, etc. (Figura 13, A-C).

As constatações dos autores acima referidos, foram plenamente confirmadas nesta pesquisa. Ademais, confirma-se que um traço foliar central é realmente uma ramificação plagiótropa da extremidade de um feixe ortótropo central, como foi constatado por AREVALO (op.cit.) em cana-de-açúcar (Figuras 2; 12.11, G, H).

Uma observação interessante é a de que os traços foliares centrais se localizam na extremidade de feixes axótropos situados na área periférica do sistema central, abrangendo uma espessura de cerca de um terço do diâmetro do colmo (Figura 15). Esta observação é respaldada por ESAU (op.cit.) e por AREVALO (1983) (Figuras 16, 17). Os feixes axótropos situados

na área central do sistema central, que abrange cerca de um terço desse mesmo sistema, não apresentam, normalmente, traços foliares, mas atravessam a região nodal, de um internódio para o seguinte.

Outro aspecto digno de salientar é o referente à direção dos feixes axótipos centrais, que KUMAZAWA (1940), SHARMAN (op.cit.), e ESAU (op.cit.), descreveram como sendo de tipo "escada". Embora os resultados desta pesquisa, a este respeito, se circunscrevam a estudo vascular de um só nó, resulta evidente, pelos resultados obtidos, que o comportamento vascular deve ser o mesmo que foi proposto por esses autores. Isto, baseado no fato da mudança de direção tão evidente que sofrem estes feixes ao atingirem a região nodal (Figuras 2; 12.1, C).

A variação de direção e forma dos feixes axótipos, não se resume, entretanto, ao caso dos feixes tipo "escada" acima referido, mas, pelo menos em milho, há diversas outras variações. Além do tipo "escada", há os feixes do sistema periférico que passam para o sistema central e os do sistema central que passam para o periférico (Figuras 2, fm; 12.III, M, N). Em relação à mudança de forma, há os feixes que se bifurcam, os que formam alças, e os que se fundem com outro do mesmo sistema (Figura 12.1-III). Estas características tão interessantes, tornam a arquitetura fibrovascular da região nodal do milho, bastante complicada. Embora a arquitetura fundamental es

LEGENDA DAS FIGURAS 15, 16 e 17

Figura 15. Esquema que mostra a distribuição dos traços foliares centrais (TFC).

Derivados dos feixes do sistema central (SC), da região nodal do colmo do milho. SP - sistema fibrovascular periférico; G - gema. (Original).

Figura 16. Localização do traço foliar central terminal (TFT), em cana-de-açúcar.

Que, originando-se na extremidade (ERF), de um feixe central, dirige-se para a folha; CR - feixes centrais; CP - cordão periférico; RAF - cicatriz foliar; TFP - traços foliares periféricos. (AREVALO, 1983, Fig. 13.B).

Figura 17. Localização dos traços foliares da folha 13, na região nodal do colmo do milho.

Os traços foliares estão indicados em preto. O corte foi feito abaixo da inserção da folha 13 com o caule. X10. (ESAU, 1943, Fig. 1.C).

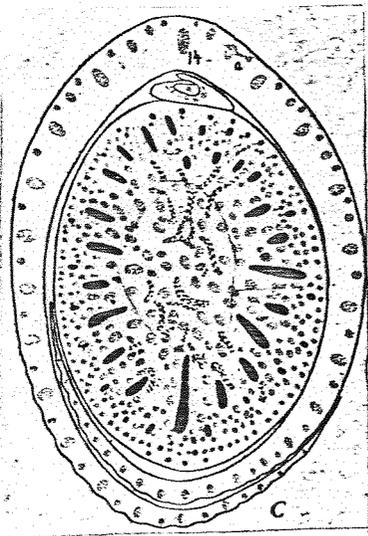
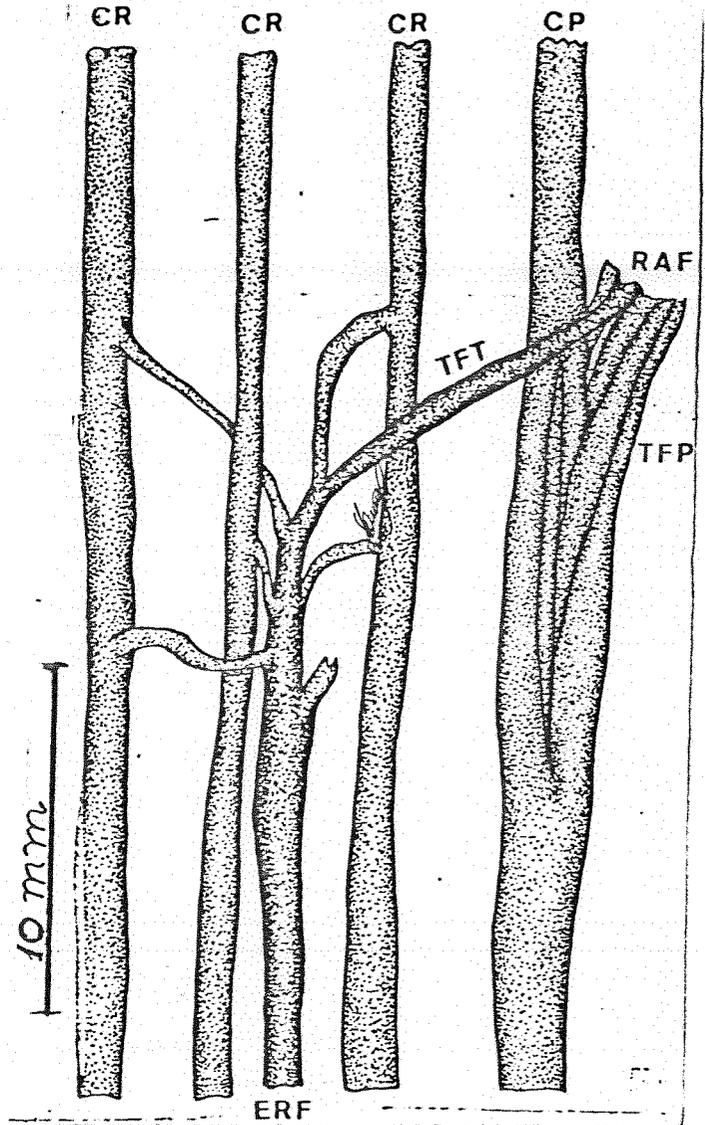
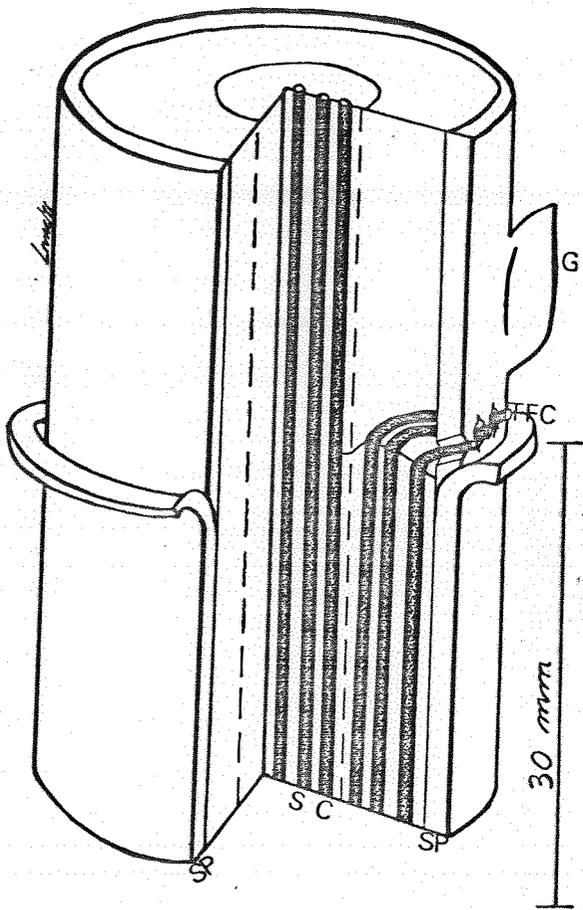


Figura 15. Esquema que mostra a distribuição dos traços foliares centrais (TFC).

Figura 16. Localização do traço foliar central terminal (TFT), em cano-de-açúcar.

Figura 17. Localização dos traços foliares da folha 13, na região nodal do colmo do milho.

teja bem esclarecida nesta pesquisa, esses detalhes merecem maiores estudos, deixando um campo aberto para pesquisas ontogênicas.

### 5.3. PLEXO NODAL

O plexo nodal (PN) é o único sistema de feixes plagiótropos do caule. A sua organização está descrita no item 4.2.1.4.

Há três aspectos distintos que devem ser considerados em relação ao PN.

1. Da sua origem e organização
2. Do seu relacionamento com os sistemas axótropos
3. Do seu relacionamento com os órgãos laterais.

#### 5.3.1. Da sua origem e organização

Em relação à origem e organização do PN, os autores que estudaram o assunto, têm divergido entre si, podendo-se distinguir entre eles, quatro pontos de vista a saber:

a) O PN é originado por feixes derivados da gema axilar e das raízes adventícias (De-Bary, 1884; Van Tieghem, 1891; Strasburger, 1891. cf. ARBER, 1930).

b) O PN, em sua origem e organização, é "inteiramente caulinar e não tem relação com as folhas" (Guillaud, 1878, cf. ARBER, op.cit.)

c) O PN seria o resultado de anastomoses entre os traços foliares (CHRYSLER, 1906).

d) O PN seria "formado pela mudança de direção dos traços foliares que não podem seguir" o seu curso axótopo "ao entrarem na região nodal", vindos da folha (BUGNON, 1920). Este ponto de vista é adotado por HITCH e SHARMAN (op.cit.), que ampliam o conceito, justificando, dessa maneira, as ramificações plagiótropas nos locais em que os feixes citados são interrompidos ao se encontrarem com os que penetram na região nodal a partir das folhas inferiores.

a) O primeiro ponto de vista foi contestado por vários autores (BUGNON, op.cit.; ARBER, op.cit.; KUMAZAWA, 1942, 1961), afirmando que a presença do plexo nodal poderia se dar, embora faltassem as raízes adventícias e as gemas. Nesta pesquisa, constatou-se a presença do plexo nodal, mesmo em materiais que não apresentavam primórdios radiculares, podendo, com isto, confirmar em parte, o referido pelos autores acima mencionados (Figura 11).

b) Com respeito ao segundo ponto de vista, vários autores tentaram explicar a origem e organização do plexo nodal como sendo caulinar. Assim, um grupo deles explica a organização do plexo nodal como derivada das ramificações dos "traços foliares" (feixes axótopos centrais), descrevendo-o como segue:

Schleiden (cf. GUILLAUD, 1878): "de todos os feixes que atravessam os nós da gramíneas, partem pequenos ramos, formando no nó, um plexo entrelaçado que passa em grande parte para a gema".

EVANS (1928): "formado das pequenas ramificações que nascem dos feixes vasculares perto da sua entrada no nó".

ARBER (1930): "pode ser descrito como se originando de ramificações dos traços foliares verticais".

AREVALO (1983): "a trama formada pelas ramificações plagiótropas dos dois sistemas fibrovasculares axótropos da região nodal".

Por outro lado, outros pesquisadores estudaram a origem do plexo nodal, concordando que ele seria de origem caulinar, sendo que uns foram influenciados por outros, tentando elucidar completamente a origem deste assunto tão complexo. Assim:

Mohl (1858) (cf. GUILLAUD, op.cit.), combate a opinião de Schacht, que declara: "que os novos feixes não nasciam jamais de todas as peças, em um tecido formativo secundário (...)" . Diz o primeiro: "a formação de tais feixes não chega senão, relativamente tarde, não encontrando-se nenhum indício no tecido celular interno e axilar, estando a medula constituída por um parênquima jovem, uniforme. Somente bem abaixo é que se forma, através do caule, nas camadas que correspondem aos nós, um câmbio secundário (meristema !). É neste

que se desenvolvem feixes diversamente entrelaçados que se anastomosam (...)"

GUILLAUD (op.cit.), estudando o caule de monocotiledôneas rizomatosas, descreveu a formação de plexo nodal destas, como originados de um meristema secundário que ele chamou de "perimeristema".

ARBER (op.cit.), influenciada pelos trabalhos destes autores, estudou a origem do plexo nodal em gramíneas, concluindo "que é uma recrudescência da atividade meristemática afetando o tecido fundamental entre os feixes, que resulta na formação dos cordões horizontais". Ela continua: "... esta atividade do tecido fundamental pode coincidir com a atividade que afeta os flancos da região do câmbio intrafascicular dos feixes verticais por meio do qual são estabelecidas íntimas conexões entre os novos cordões horizontais e os traços foliares verticais preexistentes (...). Eu acho que o plexo pode ser descrito como originado das ramificações dos traços foliares".

KUMAZAWA (1942), interessado em descobrir a origem e estrutura do plexo nodal em milho, e motivado pelos resultados encontrados pelos autores anteriormente citados, encontrou que "os feixes horizontais que formam o plexo nodal, estão um pouco atrasados dos feixes verticais, no tempo de sua diferenciação inicial, ainda que eles se originem como cordões

procambiais, diretamente do meristema fundamental, e não do tecido fundamental, por meio de uma recrudescência da sua atividade meristemática".

Resulta emocionante constatar o valor das pesquisas feitas pelos antigos botânicos, na continuidade e aperfeiçoamento dos resultados obtidos de um determinado problema. Assim, por exemplo, Molh (cf. Guillaud, op.cit.) já tinha explicado a presença de um tecido ("cambium secundário") que aparecia "relativamente um pouco tarde", originado da diferenciação dos feixes axótipos, e que era o responsável pelo "desenvolvimento destes feixes entrelaçados que se anastomosam". Isto foi reforçado pelos resultados de KUMAZAWA (op.cit.). Já ARBER (op.cit.), explica a origem do PN, por "uma recrudescência da atividade meristemática que afeta o tecido fundamental do nó", fato que é contestado por KUMAZAWA (op.cit.) que diz que os cordões horizontais derivam-se de "cordões procambiais, diretamente do meristema fundamental, e não do tecido fundamental por meio de uma recrudescência da atividade meristemática dele". Mesmo assim, ARBER (op.cit.) dá uma valiosa contribuição ao conhecimento do relacionamento do plexo nodal com os feixes axótipos ao dizer que, devido à sincronia quase simultânea da diferenciação da "atividade meristemática do tecido fundamental com o câmbio intrafascicular dos feixes verticais", pode-se considerar os pequenos feixes horizontais, como sendo originados das ramificações dos "traços foliares verticais". Esta opinião respalda

os resultados encontrados pelos pesquisadores que consideravam a organização do plexo nodal, como derivada das ramificações dos "traços foliares" (feixes axótropos), e que foi citada anteriormente.

Os resultados encontrados nesta pesquisa, mostram que o plexo nodal é formado pelas ramificações plagiótro- pas dos feixes axótropos da região nodal (Figuras 1;2;4;5; 12. I-III), concordando com os autores que o consideram da mesma forma e que já foram citados anteriormente. Decorrente desta discussão, podemos então reafirmar que a origem do plexo nodal é inteiramente caulinar, derivada da diferenciação de um pro- câmbio originado diretamente do meristema fundamental, que tem um íntimo relacionamento com a diferenciação dos feixes axótro- pos. Pode-se considerar, pois, que a formação do plexo nodal, é derivada das ramificações dos feixes axótropos.

c) O terceiro ponto de vista que procura explicar a organiza- ção do plexo nodal como resultado das anastomoses entre os "traços foliares", foi defendido por CHRYSLER (op.cit.): "Os feixes anivasais do tipo comum, embora ausentes nos internó- dios aéreos, são comumente encontrados nos nós, e originam-se pela fusão dos feixes colaterais, que são geralmente feixes de traço foliar". Analisando a descrição citada, podemos nos dar conta de que, em princípio, o autor embora não tenha menciona- do, concorda que a organização é caulinar, somente que a orga- nização do PN, não seria das "fusões dos feixes colaterais" ,

mas, das ramificações deles derivadas. Esta opinião não é con-  
sentânea com os resultados obtidos nesta pesquisa.

d) Por último vem o ponto de vista de BUGNON (op.cit.), de que o PN seria "formado pela mudança de direção dos traços foliares (...)" . Esse ponto de vista é contestado por ARBER (op.cit.) que após minuciosa discussão, conclui que "... o plexo nodal não depende na sua origem, do suprimento vascular da gema, nem da mudança de direção dos traços foliares verticais". HITCH e SHARMAN (op.cit.), no entretanto, concordam com BUGNON (op.cit.), não no referente à curvatura dos "traços foliares", mas no que se refere à afirmativa de BUGNON (op.cit.) de que os traços que descem de uma folha, são interrompidos pelos que entram na região nodal a partir de folhas inferiores. De acordo com estes autores, a referida "obstrução" não provoca a curvatura do "traço", mas a sua bifurcação, acavalando-se os dois ramos resultantes no traço "obstruente". E acrescentam que, no ponto dessa bifurcação, cada ramo resultante produz ramificações plagiótropas, originando assim, o plexo nodal (Figura 18). Esta sofisticada organização, já foi bem discutida por AREVALO (op.cit.) que a demonstrou errônea.

Entretanto, os fenômenos de bifurcação, fusão e formação de alças, nos feixes axótropos e também nos plagiótropos do plexo nodal, podem ter origem nas diferenças de amadurecimento dos meristemas secundários que as originam. Por exemplo, se um traço foliar já está amadurecido e o promeristema

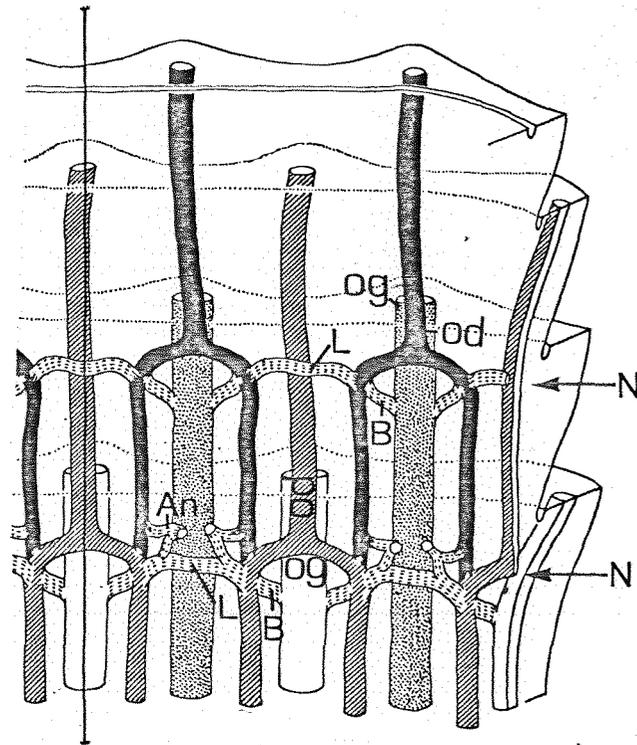


Figura 18. Diagrama parcial do curso vascular proposto por HITCH e SHARMAN (1971) para Festucoideas.

Mostram-se: N - nós com formação do plexo nodal; od - feixes obstruídos; og - feixes obstruídos; B e L - ramificações plagiótropas que formam o plexo nodal. Nota-se: B - ramificações de conexão entre os feixes obstruídos e obstruídos; L - ramificações de conexão entre os feixes obstruídos e obstruídos. An - anastomoses das ramificações derivadas dos feixes verticais (Segundo HITCH e SHARMAN, 1971. Figura 58).

dos feixes axótropos ainda está em desenvolvimento não haverá conexão entre o feixe e o traço. O meristema se desenvolverá ao redor do traço, formando posteriormente, uma bifurcação ou uma alça. Esta hipótese é respaldada na opinião de KUMAZAWA, que afirma que o amadurecimento dos feixes axótropos é centrífugo e que o promeristema que forma o plexo nodal tem seu desenvolvimento uniforme em toda extensão em um mesmo plano horizontal na região nodal. O traço foliar central pode já estar amadurecido na ocasião da formação dos feixes axótropos mais periféricos. Em relação aos feixes plagiótropos do plexo nodal, que formam alças, nos feixes axótropos, o fenômeno pode ser idêntico (Figura 2.a). Este é outro campo aberto para novas pesquisas ontogênicas.

### 5.3.2. Do relacionamento do PN com os sistemas axótropos

Como já foi discutido no item anterior (5.3.1,b), referente à origem e organização do plexo nodal, fica evidenciado o íntimo relacionamento dos feixes axótropos com o plexo nodal, sendo este último, considerado como derivado das ramificações dos primeiros (Schleiden, cf. GUILLAUD, op.cit.; EVANS, op.cit.; ARBER, op.cit.; AREVALO, op.cit.). No entanto, KUMAZAWA (1942), ao descrever a diferenciação dos "cordões procambiais horizontais", afirma que estes somente se conectam com

os feixes localizados na periferia do caule, que ele descreve como "sistema externo" e "sistema interno" (ver item 5.1), acrescentando que "não é encontrada entre o plexo nodal e outros feixes, tais como os grandes traços foliares, nenhuma conexão".

É oportuno mencionar, de passagem, a descrição dada por EVANS (op.cit.), do relacionamento entre o PN e os feixes axôtipos, por se tratar do milho, com a diferença de que este autor trabalhou com material maduro e usou o método biocelulolítico, ao passo que KUMAZAWA (op.cit.) usou materiais em estágios iniciais do seu desenvolvimento e os estudou pelo método microtécnico. EVANS (op.cit.) diz: "O complexo nodal das pequenas ramificações, nasce dos grandes feixes centrais vasculares, perto do ponto de entrada no nó, e dos pequenos feixes periféricos". Esta descrição concorda totalmente com os resultados encontrados nesta pesquisa, onde se mostra (Figuras 1;2;4;5;12.1-III), que todos os feixes axôtipos ramificam-se a diferentes níveis do nó, existindo assim, uma íntima conexão vascular entre todos os feixes axôtipos. Estes resultados também foram encontrados em cana-de-açúcar por AREVALO (op.cit.).

Os resultados desta pesquisa concordam também com os de AREVALO (op.cit.) quando diz "KUMAZAWA (op.cit.) descobriu, pois, a origem dos feixes transversais, a partir de um

promeristema especial (...), mas não descobriu que essas eram conexões naturais, pelas quais esses feixes transversais iriam, ao amadurecerem, se transformar nas ramificações plagiótropas dos feixes axótropos. Como Moisés, viu a terra prometida, mas não chegou a conhecê-la".

É oportuno mencionar que, mesmo nos materiais maduros, quando cortados transversalmente, é difícil apreciar alguma conexão entre os feixes plagiótropos e os feixes axótropos (Figuras 6,B;8,A,B), o que evidencia as dificuldades de interpretação dos fatos, quando utilizada a microtomia. Assim, uma vez mais, a técnica microbiocelulolítica que já havia sido usada por EVANS (op.cit.) em milho, tinha mostrado uma melhor compreensão do relacionamento entre o PN e os feixes axótropos, e cujo trabalho KUMAZAWA (op.cit.) não citou em nenhuma de suas pesquisas.

Alguns detalhes a respeito desse relacionamento do PN com os feixes axótropos, são descritos no item 4.2.1.4. Esses detalhes concordam em parte com a sequência de diferenciação procambial a que KUMAZAWA (op.cit.) se refere, ao afirmar que haveria maior oportunidade de conexão do PN com os feixes mais externos. Na verdade, existe maior número de conexões de feixes axótropos com os plagiótropos, à medida em que se avança para a periferia do caule, mas, todos eles sempre se ramificam, principalmente ao entrarem no nó, e também em níveis superiores ao da localização do PN.

A razão que explica a causa real desse fato, está ainda sem resposta e foge do campo de ação desta pesquisa, abrindo assim, outro campo novo de investigações anatômicas.

### 5.3.3. Do relacionamento do PN com os órgãos laterais

#### 5.3.3.1. Do relacionamento do PN com a raiz

Alguns autores, trabalhando com diversas espécies de gramíneas, têm encontrado usualmente conexões vasculares entre o plexo nodal e as raízes adventícias, mas coincidem em dizer que estas "são conexões meramente secundárias" (ARBER op.cit.) ou "conexões acidentais (KUMAZAWA, 1958b)". Os resultados aqui mostrados no item 4.2.1.2.2.III, revelam a existência de uma estreita conexão vascular entre o PN e os pequenos feixes derivados do sistema fibrovascular externo que abastecem os primórdios radicais. Pelo menos em milho, está estabelecido o íntimo relacionamento vascular do PN com as raízes adventícias. Mas isto não quer dizer que os feixes que abastecem os primórdios radiculares, sejam originados do PN, como disse KUMAZAWA (op.cit.), "por falta de uma evidência positiva". Posteriormente, AREVALO (op.cit.) esclareceu em cana-de-açúcar, que a origem dos feixes que abastecem as raízes adventícias, são ramificações do sistema axótropo periférico, fato que foi confirmado nesta pesquisa. Este último autor, não

menciona a existência de conexão alguma do PN, com as raízes adventícias.

### 5.3.3.2. Do relacionamento do PN com a gema

Como no caso do relacionamento do PN com as raízes adventícias, o relacionamento da gema foi estudado também, por vários autores, depreendendo-se de suas descrições, uma maior complexidade na interpretação real do relacionamento existente. Assim:

ARBER (op.cit.) diz que o abastecimento vascular da gema se dá pelas ramificações originadas dos "traços foliares, do plexo nodal e da raiz".

Schleiden (cf. GUILLAUD op.cit.) diz que "de todos os feixes que atravessam os nós das gramíneas, partem pequenos ramos (...), que passam, em grande parte, para a gema axilar".

KUMAZAWA (1958a) declara que devido ao grande número de cordões do plexo nodal; "uma descrição válida do relacionamento vascular da gema lateral (...), não pode ser obtida".

AREVALO (op.cit.) diz que "o sistema de abastecimento vascular da gema é constituído pelos traços gemares centrais (ramos dos feixes axótropos centrais), e pelos traços ge

mares periféricos (ramos dos cordões axótropos periféricos)".

A gema é abastecida por traços gemares centrais e traços gemares periféricos (ver itens 4.2.1.2.2.11; 4.2.1.3.2). Os traços gemares centrais são ramificações dos feixes axótropos centrais e constituem a maior parte da trama de feixes plagiótropos do plexo nodal. O sistema fibrovascular periférico produz predominantemente, traços gemares periféricos, mas também certa quantidade de traços gemares centrais. Estes traços gemares periféricos não fazem parte do plexo nodal embora se conectem com os traços gemares centrais no interior da gema. O plexo nodal é conectado com o sistema fibrovascular periférico, abaixo da região da gema.

A afirmação de Schleiden (op.cit.) é correta, portanto, em relação aos traços gemares centrais, mas não em relação aos traços gemares periféricos. Como se vê, KUMAZAWA (op.cit.) não conseguiu chegar a nenhuma conclusão a este respeito, mas AREVALO (op.cit.), distinguiu bem os traços gemares centrais e periféricos que abastecem a gema de cana-de-açúcar. Entretanto, ao que parece, o abastecimento da gema de milho, não é idêntico ao da gema de cana-de-açúcar. Realmente, AREVALO (op.cit.) não identificou nenhum traço gemar central originado do sistema fibrovascular periférico, como ocorre no milho, e que foi demonstrado nesta pesquisa (Figura 4).

### 5.3.3.3. Do relacionamento do PN com a folha (traços foliares)

Como já foi discutido no item 5.3.1,b, os traços foliares são ramificações plagiótropas dos sistemas axótropos, podendo-se identificar, nesta pesquisa, dois tipos: os derivados dos feixes axótropos centrais, que terminam seu curso ao atingirem na região nodal, ramificando-se, sendo uma dessas ramificações um traço foliar central que se dirige à bainha foliar, e os traços foliares derivados dos cordões axótropos do sistema fibrovascular periférico, que constituem os traços foliares periféricos. Com base nisto, podem-se considerar os traços foliares centrais como constituintes do plexo nodal, o qual levaria a concluir que o sistema de abastecimento da folha estaria, em parte, sendo comandado pelo plexo nodal. Diz-se "em parte", porque as ramificações plagiótropas derivadas dos cordões axótropos periféricos (traços foliares periféricos) não têm conexão com os ramos que integram o plexo nodal.

Existem na literatura relatados, vários tipos de traços foliares para milho. KUMAZAWA (1940) distingue três: "traços foliares medulares", "traços foliares periféricos" e "traços que morrem logo ao entrarem no córtex". Em cana-de-açúcar, AREVALO (1983) descreve dois tipos: "os traços foliares centrais, que podem ser terminais ou laterais, e os traços foliares periféricos". Ele, em 1984, referiu-se aos "traços

periféricos" e os "que morrem ao entrarem no córtex", de KUMAZAWA (op.cit.), dizendo: "Estes cordões correspondem exatamente aos traços foliares periféricos, visíveis nas cicatrizes foliares" e continua: "... os traços foliares do 3º tipo, na realidade, não existem. KUMAZAWA não conseguiu interpretar os pequenos traços foliares periféricos, que são ramificações dos cordões do sistema periférico", sendo na realidade, traços foliares periféricos. Estas observações feitas por AREVALO (1984), concordam integralmente com os resultados encontrados nesta pesquisa (Figuras 2, TFP, TFC; 12.11, G, H). É importante também comentar que, em relação aos traços foliares centrais, descritos nesta pesquisa, estes não têm conexão alguma com os demais feixes plagiótropos e axótropos, desde o seu ponto de origem, até um pouco abaixo da cicatriz foliar, onde se fundem com traços foliares periféricos. Este fato foi mostrado também por KUMAZAWA (1940b) que diz: "Os grandes traços foliares nunca se conectam com o plexo nodal, ao menos no nó, onde eles se destacam da folha e entram para o centro do caule". AREVALO (op.cit.) mostra esse mesmo fato, sendo que, uma vez que o traço foliar central atravessa o sistema periférico, continua independente até entrar na bainha foliar da cana-de-açúcar. No milho, o grande traço foliar central, ao atravessar as alças formadas pelos cordões axótropos do sistema periférico (Figuras 3; 10. TFC, AL), funde-se com feixes derivados do sistema periférico, antes de entrar na bainha foliar (Figura 3, FTF).

## 6. CONCLUSÕES

1. A região nodal do milho é nitidamente constituída por dois sistemas fibrovasculares axótropos — o periférico e o central — e um sistema fibrovascular plagiótrofo — o plexo nodal. Este conjunto arquitetônico é do tipo e organização geral da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.).

2. O sistema fibrovascular periférico está constituído por cordões de feixes de configuração variada, unidos por suas bainhas esclerenquimáticas e por um parênquima esclerenquimático, que cimenta os feixes, separando-os nitidamente dos feixes que integram o sistema central, nos materiais celulolisados. Este sistema, quando visto externamente, mostra quatro zonas fibrovasculares sobrepostas, bem características: A) Zona dos traços foliares, onde se localizam os traços foliares periféricos e os centrais que passam do centro para a bainha foliar, atravessando o sistema periférico e provocando a formação de alças nos cordões axótrofos deste sistema; B) Zona lisa, da qual se

derivam ramos de conexão com os feixes do sistema central e com o plexo nodal; C) Zona dos primórdios radiculares, onde os cordões axótropos periféricos individualizam-se, abastecendo o sistema das raízes adventícias e unindo-se com ramos do plexo nodal; D) Zona do meristema intercalar, onde os feixes deste sistema estão completamente individualizados e fortemente reforçados por uma bainha de fibras de secção piriforme que provém, inicialmente, de um colênquima que mais tarde se esclerifica.

Deste sistema se derivam traços que vão abastecer as bainhas das folhas (traços foliares periféricos), da gema (traços gemares periféricos e centrais), das raízes adventícias (traços radicais) e do plexo nodal. É comum encontrar feixes derivados dos cordões do sistema periférico, que passam a formar parte do sistema central.

3. O sistema fibrovascular central está constituído por feixes isolados, de estrutura colateral típica e ocupam a maior parte do caule, encontrando-se nos materiais não celulolisados, mergulhados no parênquima fundamental e que, ao entrarem no nó, ramificam-se profusamente, conectando-se com feixes do mesmo sistema, ou com feixes do sistema periférico e com o plexo nodal. Estes feixes, em contraste com os da cana-de-açúcar, apresentam uma variação muito grande, não só resumindo-se ao caso dos feixes tipo "escada", mas a diversas outras variações, tais como a dos feixes do sistema periférico

que passam para o sistema central, e os do sistema central que passam para o periférico. Em relação às variações de forma, há os feixes que se bifurcam, os que formam alças e os que se fundem com outros do mesmo sistema.

4. O plexo nodal é a principal unidade fibrovascular de distribuição de materiais entre os órgãos laterais do colmo, porque, através de suas conexões, ele abastece as folhas (traços foliares centrais), as gemas (traços gemares centrais) e as raízes adventícias, através de suas conexões com os feixes plagiótropos do sistema periférico que abastecem os primórdios radiculares.

5. Das pesquisas realizadas neste trabalho, destacam-se alguns campos que ficam abertos a novas investigações sobre a ontogenia dos feixes vasculares do milho, tais como: a) a formação de alças dos cordões do sistema periférico, do central e das ramificações do plexo nodal e b) os fenômenos de bifurcação e fusão dos feixes centrais.

**LITERATURA CITADA**

FOOD AGRICULTURE ORGANIZATION, 1984. Anuário FAO de Produção, vol. 38. pp. 116-117.

ARBER, A., 1930. Studies in the gramineae. IX. 1. The nodal plexus. 2. Amphivasal bundles. Ann. Bot. (Lond.) 44:593-620.

AREVALO, R.A., 1983. Arquitetura da rede fibrovascular nodal do colmo da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.). Piracicaba. ESALQ/USP. 98 p. (Dissertação de Mestrado).

AREVALO, R.A., 1984. Arquitetura da rede fibrovascular do caule da cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.). Piracicaba. ESALQ/USP. 80 p. (Tese de Doutorado).

ARTSCHWAGER, E., 1925. Anatomy of the vegetative organs of the sugar cane. Jour. Agric. Res., 30:197-221.

- BUGNON, P., 1920a. Origine des faisceaux libéroligneux transverses formant un lacis aux noeuds des Graminées. C. R. Acad. Sci., Paris, 170:671-674.
- BUGNON, P., 1920b. Dans la tige des Graminées, certains faisceaux libéroligneux longitudinaux peuvent être des faisceaux gemmaires. C.R. Acad. Sci., Paris, 170:1201-1203.
- BUGNON, P., 1920c. Causes du parcours transversal des faisceaux libéroligneux aux noeuds des Graminées. C.R. Acad. Sci., Paris, 171:673-675.
- CHRYSLER, M.A., 1906. The nodes of grasses. Bot. Gaz., 16 (1):1-16.
- CIRCULAR TÉCNICA IAPAR 29, 1982. O milho no Paraná. Fundação Instituto Agronômico do Paraná. 177 p.
- ESAU, K., 1943. Ontogeny of the vascular bundle of *Zea mays*. Hilgardia, 15:327-356.
- ESAU, K., 1959. Anatomia vegetal. Traducción del Inglés. por José P. Rosell. Barcelona. Omega. 729 p.

EVANS, A., 1928. Vascularization of the node in *Zea mays*.

Bot. Gaz., 85:97-103.

GUILLAUD, A., 1878. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les monocotylédones.

Ann. Sci. Nat. Bot., 5:1-176.

HITCH, P.A. e B.C. SHARMAN, 1971. The vascular pattern of festucoid grass axer with particular reference to nodal

plexi. Bot. Gaz. 132:38-56.

JOHANSEN, D.A., 1940. Plant microtechnique. Mc. Graw Hill.

450 p.

KUMAZAWA, M., 1939. On the vascular course in the male inflorescence of *Zea mays*. Vascular-anatomy in maize. I.

(em japonês). Bot. Mag., Tokyo, 53:495-505.

KUMAZAWA, M., 1940a. Further studies on the vascular course in the male inflorescence of *Zea mays*. Vascular anatomy in

maize. II (em japonês). Bot. Mag., Tokyo, 54:307-313.

KUMAZAWA, M., 1940b. On the vascular course of the leaf trace in *Zea mays*. Vascular Anatomy in maize. III. (em japonês).

Bot. Mag., Tokyo, 54:528-536.

- KUMAZAWA, M., 1942. The origin and structure of the nodal plexus of *Zea mays*. Vascular anatomy in maize. IV (em japonês). Bot. Mag., Tokyo, 56:528-536.
- KUMAZAWA, M., 1946. The developmental order of the vascular system, together with the course of compound and outermost peripheral bundles in the stem of *Zea mays*. Vascular anatomy in maize. V (em japonês), Bot. Mag., Tokyo, 59:42-52.
- KUMAZAWA, M., 1958a. Vascular connection of the axillary shoot and the adventitious root with their mother axis. Vascular anatomy in maize. VI (em japonês). Bot. Mag., Tokyo, 71:70-76.
- KUMAZAWA, M., 1958b. Consideration of the vascular construction with especial reference to the vascular course. Vascular anatomy in maize. VII (em japonês). Bot. Mag., Tokyo, 71:117-124.
- KUMAZAWA, M.; 1961. Studies on the vascular course in maize plant. Phytomorphology, 11(1-2):128-139.
- LAUBENGAYER, R.A., 1949. The vascular anatomy of the eight rowed ear and tassel of gold bantam sweet corn. Amer. J. Bot., 36:236-244.

QUER, P.F., 1953. Diccionario de Botánica. Barcelona. Labor  
1244 p.

REEVES, R.G., 1946. Methods for studying the maize ear, Bot.  
Gaz., 107:425.

REEVES, R.G., 1950. Morphology of the ear and tassel of  
maize. Amer. J. Bot., 37:697-704.

REEVES, R.G., 1953. Morphology of plant organs related to  
the maize ear. Amer. J. Bot., 40:266-271.

SHARMAN, B.C., 1942a. Maceration method to demonstrate the  
vascular system in *Zea mays*. Bot. Gaz., 103:627-629.

SHARMAN, B.G., 1942b. Developmental anatomy of the shoot of  
*Zea mays* L. Ann. Bot. (Lond.) N.S., 6(22):245-282.