

PAULA MARIA ELBL

Exemplar corrigido

O original encontra-se disponível no Instituto de Biociências da USP.

ESPESSAMENTO PRIMÁRIO DO SISTEMA CAULINAR
EM POALES: MORFOLOGIA, ANATOMIA, EXPRESSÃO
DO GENE *SCARECROW*

STEM PRIMARY THICKENING IN POALES:
MORPHOLOGY, ANATOMY AND EXPRESSION OF
SCARECROW GENE

SÃO PAULO

2012

Paula Maria Elbl

Exemplar corrigido
O original encontra-se disponível no Instituto de Biociências da USP.

ESPESSAMENTO PRIMÁRIO DO SISTEMA CAULINAR
EM POALES: MORFOLOGIA, ANATOMIA, EXPRESSÃO
DO GENE *SCARECROW*

STEM PRIMARY THICKENING IN POALES:
MORPHOLOGY, ANATOMY AND EXPRESSION OF
SCARECROW GENE

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

Orientador(a): Nanuza Luiza
de Menezes

Co-orientadora: Maria
Magdalena Rossi.

SÃO PAULO

2012

Ficha Catalográfica

Elbl, Paula Maria
Espessamento primário do sistema caulinar
de Poales: morfologia, anatomia, expressão do gene
scarecrow
Stem Primary thickening of Poales: morphology,
anatomy and expression of *scarecrow* gene
201 páginas
Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo. Departamento de
Botânica
1. Palavra-Chave Principal 2. Palavra-Chave
Secundária 3. Palavra-Chave Secundária (os itens 2
e 3 são opcionais) I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Nanuza Luiza de Menezes

Orientador(a)

Dedico esta tese aos meus amados pais.

Agradecimentos

Seria impossível citar aqui o nome de todos que, direta ou indiretamente me ajudaram ao longo desta jornada. Foram quatro longos anos de muitos momentos felizes e outros nem tanto, nos quais pude aprender muito e também passar o meu conhecimento adiante. A conclusão desta etapa de minha vida não seria possível sem a ajuda e compreensão de todos os citados.

Agradeço o carinho, compreensão e dedicação da minha querida orientadora Prof^a Dr^a Nanuza Luiza de Menezes, que ao longo de todos estes anos esteve ao meu lado esclarecendo minhas dúvidas e me encorajando a seguir em frente e não desistir. Sua sabedoria e apoio foram fundamentais para que este trabalho fosse concluído. Agradeço também a oportunidade de ter iniciado a minha carreira acadêmica ao lado de uma das maiores pesquisadoras botânicas do mundo, pioneira no Brasil e que sem dúvidas elevou a minha experiência acadêmica a um nível que eu jamais havia imaginado. Obrigado Nan por todos os momentos que pude contar com os seus esclarecimentos pontuais, por todos os chás compartilhados e toda a energia positiva que foram fundamentais para a conclusão desta etapa.

Agradeço também a minha co-orientadora Prof^a Dr^a Maria Magdalena Rossi, que ao longo dos anos me ofereceu apoio irrestrito e me fez acreditar em minhas capacidades. Serei eternamente grata a todos os conselhos e apoio nos meus momentos de fraqueza. Obrigado por toda sua dedicação e empenho em ajudar-me no momento mais complicado do meu doutorado, sem sua orientação nesta “reta final” meus dias teriam sido muito mais complicados.

Obrigado Prof^a Dr^a Gladys Flavia de Albuquerque Melo de Pinna pela amizade construída ao longo destes anos e pelo incentivo em trabalhar com a multidisciplinaridade, unindo anatomia com os estudos moleculares. Lembro com clareza do dia em que você me apresentou ideias que foram fundamentais em meu projeto. Seu entusiasmo e alegria contaginates foram também fatores estimulantes para a conclusão do meu trabalho.

A Prof^a Dr^a Verônica Angyalossy agradeço aos ensinamentos e disposição em esclarecer dúvidas a qualquer momento e por todos os momentos que precisei de

um ombro amigo e corri a bater em sua porta. Seu incentivo e dedicação foram extremamente importantes.

Ao Prof. Dr Gregório Ceccantini pelo apoio nos primeiros passos dentro a USP e pelo suporte irrestrito dos primeiros anos acadêmicos até hoje. Agradeço todas as críticas construtivas durante nossas discussões sobre os mais diversos assuntos. A relação de amizade criada por nós ajudou-me muito nos dias mais difíceis.

Ao Prof Dr Diego Demarco e Prof^a Dr^a Maria Emilia por sua ajuda e conselhos.

A CAPES, CNPQ e FAPESP pelo suporte financeiro .

Ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo pela oportunidade.

Ao departamento de botânica e todas as aulas maravilhosas proporcionadas por todos os professores que participam deste incrível corpo docente.

Aos funcionários do IB pelo constante suporte desde a serralheria até a recepção.

Ao meu amigo/noivo/companheiro Leo Gomes que apesar de ter entrado no barco no meio do caminho, me mostrou que as coisas podem ser mais simples e que preocupar-se demais pode ser o problema. Seu ombro amigo, amor, compreensão e ajuda com ilustrações e estruturação da tese foi de suma importância.

À minha grande amiga Bianca Brasil (Bibi) que junto comigo perdeu noites de sono me auxiliando e colocando em prática coisas que eu não conseguiria sozinha. Obrigado por todo seu empenho, pelas risadas e as incontáveis baladas..

À Mariana Adrioni que acompanhou toda a minha caminhada desde o início em Ponta Grossa até os últimos dias em São Paulo, obrigado pelas longas e confortantes conversas e pelas intermináveis garrafas de vinho.

Ao André Brahma Lima pela parceria, viagens, conselhos e risadas que serão sempre lembrados.

Aos meus amigos Rafael P.O, José Hernandez, Marcelo Pace, Giuliano, Guilherme Freire, Luiza, Aline, Vivi Jono, Julio, Carol, Cauã, Groselha, Bruna Cher, Renata Lemos, Maria Cristina, Emilia, Thais, Rodrigo Tin Tan, Caroline Bachelet, Vitor Barão, Ari, Mario, Muskito, Perdigão, Bira, Auri, Adri Grandes, Amanda Pereira, Junia, Fabi, Juliana, Bruno, Cairo, Bruna Brahma, Cristiane Gonçalves (Irmã de

Endoderme), Karin Peru, Karen Mayumi, Cássia (Fisio), Gisele Costa, Tássia e Silvia por terem me ajudado, aguentado as minhas perguntas e por participarem de todos os momentos desta jornada. Sem vocês meus experimentos e atividades no laboratório não seriam tão prazerosos e divertidos. Torço muito por todos vocês.

Ao Leonardo de Melo Versieux pela amizade e apoio profissional.

Aos BBZ por todas as risadas/churrascadas/cevejas e demais “adas” ao longo dos anos.

A minha segunda família, Nancy Gomes, Wagner Gomes, Betty Gomes e Roy Presley por todo amor e carinho recebidos.

Aos meus filhos Freddie e Raul por serem os dois animaizinhos/humanos mais lindos deste mundo.

À minha amada família Balthazar Elbl Neto, Rosangela do Carmo Elbl, João Mauricio (Johnny), Mara Elbl, Elis Elbl, Mari Elbl, Ana Flavia Elbl, Guilherme Elbl, Gustavo Elbl, Otavio Elbl, Giovanna Elbl e Marco Elbl e avós Nana e Ilda.

Sou muito feliz por ser parte desta linda família, sem vocês absolutamente nada disso seria possível. Pai e mãe, obrigado por me apoiarem em todas as minhas decisões e por serem tão maravilhosos. O amor de vocês é a coisa mais valiosa que pode existir.

Índice

Introdução Geral	19
Capítulo 1	33
Introdução	35
Objetivo geral	40
Objetivos Específicos.....	40
Material e Métodos	41
Material vegetal.....	41
Caracterização Morfológica e Anatômica do caule.....	41
Resultados	43
Tillandsioideae.....	43
<i>Tillandsia</i> L.	43
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.....	45
<i>Tillandsia loliacea</i> Mart.....	50
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	52
<i>Tillandsia usneoides</i> L.	55
<i>Vriesea</i> Lindl.....	59
<i>Vriesea atropurpurea</i> Silveira.....	61
<i>Vriesea crassa</i> Mez.....	65
<i>Vriesea gigantea</i> Mart. ex Schult. f.....	69
<i>Vriesea minarum</i> L. B. Sm.....	72
<i>Vriesea oligantha</i> (Baker) Mez.....	76
<i>Vriesea segadas-viannae</i> L.B. Sm.	80
<i>Vriesea stricta</i> L. B. Sm	83
<i>Alcantarea</i> Harms	88
<i>Alcantarea burle-marxii</i> (Leme) J.R. Grant.....	90
<i>Alcantarea extensa</i> (L. B. Sm.) J. R. Grant.....	93
<i>Alcantarea farneyi</i> (Martinelli & A. Costa) J.R. Grant.....	96
<i>Alcantarea nahoumii</i> (Leme) J.R. Grant	100
<i>Alcantarea turgida</i> Versieux & Wand.....	103
Discussão	107
Conclusões	120
Referências	121
Capítulo II	131
Introdução	133
O espessamento primário.....	133
O gene <i>SCR</i> .135	
A família multigênica GRAS.....	137
Objetivo geral	141
Objetivos específicos	141
Material e Métodos	142
Material Vegetal.....	142
Cultivo e coleta de amostras e análise de crescimento de <i>Zea mays</i>	142
Hibridização <i>in situ</i>	144
Clonagem do <i>SCR</i> de <i>Vriesea gigantea</i>	146

Análise de sequências e iniciadores	146
Extração do DNA genômico de <i>Vriesea gigantea</i>	148
Reação em cadeia da Polimerase (PCR)	148
Transformação	149
Sequenciamento	150
Resultados	151
O gene <i>SCR</i> como marcador de atividade endodérmica na planta modelo <i>Zea mays</i>	151
Estudo morfométrico para determinação da melhor fase de desenvolvimento para a análise temporal e espacial da expressão de <i>SCR</i>	151
Padrão de expressão de <i>SCR</i> em <i>Zea mays</i>	155
Clonagem e caracterização do gene <i>SCR</i> de <i>Vriesea gigantea</i>	162
Padrão de expressão do gene <i>SCR</i> em diferentes morfotipos de Tillandsioideae	167
<i>Vriesea gigantea</i>	167
<i>Tillandsia usneoides</i>	174
Discussão	178
O gene <i>SCR</i> como marcador de atividade endodérmica na planta modelo <i>Zea mays</i>	178
Expressão do gene <i>SCR</i> e atividade endodérmica em Tillandsioideae	183
O gene <i>SCR</i> participa tanto na proliferação de tecidos fundamentais quanto vasculares..	186
Conclusões.....	191
Referências.....	192

RESUMO

Após o estabelecimento do crescimento axial, promovido pelos meristemas apicais, em monocotiledôneas surge abaixo do meristema apical caulinar, uma região entre o córtex e o cilindro central que promove o crescimento em espessura. Este crescimento é promovido através da adição de tecidos vasculares (centripetamente) e de tecidos parenquimáticos (centrifugamente). Durante muitos anos este espessamento foi denominado e interpretado de diferentes formas, sendo demonstrado como um único meristema denominado de *meristema de espessamento primário* com atividade bidirecional. Recentemente, pesquisas demonstram que o espessamento primário em caule é promovido pela atividade de dois tecidos, a endoderme e o periciclo, ambos em atividade meristemática. Com o intuito de trazer à tona informações detalhadas sobre estes dois tecidos que compõem esta zona meristemática, assim como o seu funcionamento e origem, o Capítulo I traz informações morfológicas e anatômicas detalhadas do caule de 16 espécies de Tillandsioideae (Bromeliaceae). Os representantes escolhidos para esta análise foram os gêneros *Alcantarea*, *Tillandsia* e *Vriesea* que possuem uma ampla variação morfológica permitindo, assim, comparar entre eles o processo de espessamento do caule. Demonstrou-se ser a endoderme e o periciclo os tecidos, que juntos, promovem o espessamento e a manutenção do corpo primário dessas plantas. No entanto, mais evidências que suportem a hipótese que o espessamento primário é realizado por dois tecidos são necessárias. Assim o capítulo II aborda a caracterização do espessamento primário sob a luz da expressão gênica do gene *SCARECROW (SCR)*, gene candidato a ser um marcador da atividade endodérmica, permitindo assim separar e caracterizar molecularmente os tecidos que promovem o espessamento primário. Desta forma, analisou-se a expressão do *scr* ao longo do desenvolvimento do caule em *Zea mays* (Poaceae), avaliando a possibilidade do gene *SCR* ser um marcador de atividade endodérmica. Com a confirmação, o gene ortólogo ao *SCR* de *Vriesea gigantea* foi clonado e caracterizado. E finalmente,

analisou-se o padrão de expressão de *SCR* em morfotipos diferentes, *Vriesea gigantea* e *Tillandsia usneoides* espécies escolhidas durante a análise do capítulo I.

ABSTRACT

After the establishment of axial growth, promoted by apical meristems, in monocots appears below the shoot apical meristem, a region between the cortex and central cylinder that promotes the growth in thickness. This growth is promoted by the addition of vascular tissues (centripetally) and parenchyma tissues (centrifugally). During many years this thickening was called and interpreted in different ways and it has been shown as a single meristem called the primary thickening meristem with bidirectional activity. Recently, researches show that the primary thickening in stem is promoted by the activity of two tissues, the endodermis and pericycle, both in meristematic activity. In order to elicit detailed information about these two tissues that compose this meristematic zone, as well as its operation and origin, Chapter I provides detailed anatomical and morphological information about the stems of 16 species of Tillandsioideae (Bromeliaceae). The representatives chosen for this analysis were the genus: *Alcantarea*, *Tillandsia* and *Vriesea* that have a wide morphological variation, thus allowing to compare between the process of stem thickening. It was demonstrated to be the endodermis and pericycle the tissues that together promote the thickening and maintenance of this primary plant body. However, more evidences supporting the hypothesis that the primary thickening is accomplished by two tissues are required. Thus Chapter II deals with the characterization of the primary thickening in the light of gene expression. The *SCARECROW* (*SCR*) gene is good candidate to be a marker of endodermal activity, thereby separating and molecularly characterizing the tissues that promote primary thickening. Therefore, it was analyzed the expression of *SCR* throughout the development of the stem in *Zea mays* (Poaceae), evaluating the possibility of *SCR* gene be a marker of endodermal activity throughout the development of a monocot. With the confirmation, the ortholog of *SCR* gene of *Vriesea gigantea* was cloned and characterized. And finally, the expression pattern of *SCR* was analyzed in *Vriesea gigantea* and *Tillandisia usneoides* species chosen during the analysis of Chapter I.

{

Introdução Geral

Introdução Geral

O caule de monocotiledôneas da mesma maneira que nas outras espermatófitas, apresenta uma região meristemática lateral determinante na definição do seu padrão de crescimento. Enquanto que as demais espermatófitas, nesta região instala-se um câmbio que irá ser responsável pelo crescimento em espessura do caule formando o corpo secundário (Eames & Macdaniels, 1947; Esau, 1965; Fahn, 1967) em monocotiledôneas esse espessamento pode ocorrer tanto na formação do corpo primário como do secundário (DeMason, 1979a, b; Menezes et al., 2005; Menezes et al., 2011). Localizada entre o córtex e o cilindro central, esta região promove o espessamento primário especialmente em rizomas, cormos e bulbos por meio da adição de tecidos vasculares centripetamente e de tecido parenquimático de modo centrífugo, durante toda a vida da planta ou vir a ser substituído por um meristema que irá formar o corpo secundário.

Portanto, próximo ao ápice, as monocotiledôneas apresentam uma região meristemática lateral que desempenha função semelhante à de um câmbio e esta região é determinante na definição do hábito de crescimento. A maioria dos autores do século XIX e do século XX admitem ser a região limite entre o córtex e o cilindro vascular de grande importância no desenvolvimento do corpo primário em diversas espécies propondo assim vários nomes. Citam-se, como exemplos, a denominação “*cambium*” por Schleiden (1842), “*périméristème*” por Guillaud (1878) e “*couche dictiogène*” (camada geradora de raiz) por Mangin (1882), em seus importantes trabalhos de revisão. No começo do século XX, outros pesquisadores reconheceram uma região próxima ao promeristema, a qual denominaram “*primary meristem mantle*,” “*primäre meristemmantel*” como Helm (1936) e Eckardt (1941), “zona cambial”, por Cheadle (1937) e Chakraverti (1939a) e “*meristema de espessamento primário – PTM*” (Ball, 1941).

No século XX, vários autores apresentaram propostas para entender o espessamento primário em monocotiledôneas. Admite-se que o termo PTM foi utilizado, primeiramente, por Ball em 1941, em três espécies de Arecaceae: *Phoenix canariensis* Chaub., *Washingtonia filifera* Wats. e *Trachycarpus excelsa* Wendl. O autor embasado na literatura do século XIX e na localização da região meristemática a que denominou de MEP, o relacionou com uma atividade semelhante ao câmbio presente nas demais Spermatophyta (Gimnospermas, Paleóervas e Eudicotiledôneas), concluindo que o mesmo contribuía primeiramente com aumento do diâmetro do caule, promovendo seu espessamento, e depois para o crescimento em comprimento do mesmo.

Alguns anos depois, com os trabalhos de DeMason (1979b; 1979a; 1980), Diggle e DeMason (1983) e Rudall (1991) o termo foi consagrado na literatura. Desde então, passou-se a aceitar que durante o estabelecimento do corpo primário das monocotiledôneas, o espessamento seria realizado pela atividade centrífuga e/ou centrípeta do MEP e que o mesmo promoveria a ligação entre raiz e caule assim como entre caule e folha. A existência do MEP foi proposta inclusive para espécies que possuem caules achatados e folhas dispostas em rosetas (DeMason, 1979b, a, 1980; Rudall, 1991).

Assim, na literatura há uma grande diversidade de interpretações e, conseqüentemente, diversas denominações para explicar este espessamento. Até 2005, excluindo autores do século XIX e do início do século XX, o espessamento primário em monocotiledôneas foi atribuído pela totalidade dos autores a um meristema por eles denominado: meristema de espessamento primário (MEP – do inglês *Primary Thickening Meristem*, PTM). Já Menezes et al. (2005) apresentaram uma nova interpretação a respeito da origem do espessamento primário não admitindo a existência do MEP.

Durante estes anos, a literatura mundial assimilou o termo MEP, conceituando-o porém de diversas maneiras. No entanto, é consenso para muitos autores que este meristema estaria localizado entre o córtex e o cilindro central. Para esses autores o MEP se localiza na região pericíclica e

possui atividade bidirecional, produzindo células corticais centrifugamente, feixes caulinares centripetamente, raízes adventícias e ainda, promovendo a conexão entre raiz e caule e caule e folha (Cheadle, 1937; DeMason, 1979b, a, 1980; Stevenson & Fisher, 1980; DeMason & Wilson, 1985; Gifford & Bayer, 1995; Sajo & Rudall, 1999; Rodrigues & Estelita, 2002). Outra característica que chama a atenção é a descrição dada por DeMason (1979), ao estudar o caule de *Allium cepa*. Na região do MEP (entre o córtex e o cilindro vascular) um fileira de células tinham se espessado no meio da faixa meristemática que ela denominou de camada endodermóide, pois esta camada de células era contínua com a endoderme da raiz. Este termo também utilizado por Tomlinsom (1969) ao descrever o limite do córtex no caule de Commelinaceae como uma camada distinta de células parenquimáticas unisseriadas com depósito de amido, esclarecendo ser esta camada comumente descrita como endoderme, porém para esse autor a falta de estrias de Caspary descaracterizaria uma verdadeira endoderme, chamando-a de camada endodermóide.

No entanto, como já foi visto desde 2005, uma nova interpretação para essa região foi apresentada por Menezes e colaboradoras que mostraram que o que era apresentado como um único meristema - o MEP - na realidade é composto pela endoderme e pelo periciclo, ambos em atividade meristemática. Diversos autores posteriormente seguiram essa mesma linha de pensamento, (Silva, 2000; Alves et al., 2005; Silva & Menezes, 2006 ; Silva & Menezes, 2007; Elbl & Menezes, 2007 ; Elbl, 2008; Lima & Menezes, 2008; Silva, 2009; Cattai & Menezes Menezes, 2010; et al., 2011). Além disso, estes trabalhos demonstram a presença da endoderme e do periciclo na raiz, no caule e na folha, bem como a sua participação no espessamento primário em rizomas, cormos e bulbos, corroborando o que já havia sido demonstrado pelos autores do século XIX e início do século XX.

Portanto, para as autoras acima há uma perfeita continuidade entre todos os tecidos primários da planta, isto é, não apenas a epiderme, o córtex, o

xilema primário e o floema primário são contínuos ao longo do corpo da planta, mas também, a endoderme (camada mais interna do córtex) e o periciclo (camada mais externa do sistema vascular) (Menezes, 1971; Silva, 2000; Menezes & Melo-de-Pinna, 2003; Alves et al., 2005; Menezes et al., 2005; Silva & Menezes, 2006 ; Silva & Menezes, 2007; Elbl & Menezes, 2007 ; Elbl, 2008; Lima & Menezes, 2008; Silva, 2009; Cattai & Menezes, 2010 Menezes, et al., 2011). Diante da atual situação dos estudos sobre o espessamento primário do caule em monocotiledôneas, fica claro que a delimitação dos tecidos responsáveis pelo espessamento primário em caule de monocotiledôneas estabelecido pelas características puramente anatômicas. Por isso, deixam dúvidas devido à falta de conhecimento dos tecidos vegetais, especialmente da endoderme e do periciclo. No entanto, pesquisas com marcadores moleculares corroboram os trabalhos das autoras acima mencionadas, isto é a presença de atividade meristemática na endoderme.

Concomitantemente as pesquisas descritas acima, em espécies modelo como *Arabidopsis thaliana*, *Zea mays* e *Oryza sativa*, estudos sobre o controle gênico do desenvolvimento vegetal caracterizaram, por meio da análise de mutantes e de estudos de expressão gênica o gene chamado scarecrow (*SCR*) (Di Laurenzio et al., 1996; Fukaki et al., 1998; Lim et al., 2000; Wysocka-Diller et al., 2000; Nakajima et al., 2001; Kamiya et al., 2003; Lim et al., 2005). Este gene é expresso na endoderme da raiz, do caule, no centro quiescente e no ápice caulinar, mais especificamente, na camada L1. Particularmente, *SCR* é expresso em células do meristema fundamental destinadas a realizar divisões periclinais (Wysocka-Diller et al., 2000).

Anatomicamente, esta característica já foi descrita por alguns autores na fase meristemática da endoderme resultando numa célula derivada (voltada para a região cortical) e uma, inicial endodérmica, que permanece meristemática por mais tempo até se diferenciar na endoderme (Williams, 1947; Van Fleet, 1961; Melo-De-Pinna & Menezes, 2002, 2003; Menezes et al.,

2005). O gene *SCR*, assim como *SHR* (*shoot-root*) codificam fatores de transcrição (FTs) pertencentes à família GRAS, exclusivos de plantas (Lee et al., 2008) e que promovem o padrão radial do córtex (Di Laurenzio et al., 1996; Fukaki et al., 1998; Lim et al., 2000; Wysocka-Diller et al., 2000).

Enquanto a expressão do *SCR* está principalmente localizada na endoderme, *SHR* é transcrito no estelo. A proteína SHR se move do estelo para a endoderme estimulando a expressão de *SCR*, e assim juntos, regulam o desenvolvimento da endoderme e do córtex. Em *arabidopsis* foram descritos 33 membros da família GRAS e ortólogos a *SCR* vêm sendo descritos em milho, ervilha, pinus e arroz (Lim et al., 2000; Sassa et al., 2001; Kamiya et al., 2003; Lim et al., 2005; Laajanen et al., 2007). O nome da família deriva do nome dos membros que foram originalmente descritos: GAI, (Gibberellic Acid Insensitive) RGA (Repressor of GAI) e SCR (Scarecrow) (Di Laurenzio et al., 1996; Peng et al., 1997; Pysh et al., 1999; Lim et al., 2000; Bolle, 2004; Lim et al., 2005).

Plantas de *A. thaliana* mutantes para *scr* apresentam uma raiz curta e má formação do padrão radial, tendo como característica a perda da camada mais interna do córtex, a endoderme, a diminuição da atividade do centro quiescente, e ainda a perda da bainha amilífera no caule (que é a endoderme) que leva à perda do sentido gravitrópico em plantas como *arabidopsis* (Fukaki et al., 1998; Lim et al., 2000; Wysocka-Diller et al., 2000; Lim et al., 2005). Diante dessas evidências, nota-se que a endoderme representa não só uma camada limitante e sim, um tecido com identidade própria e capacitado a produzir células centrifugamente levando ao espessamento do órgão.

Além disso, caracterizar e evidenciar a presença da endoderme em caule destas plantas é de extrema importância, devido ao fato de que sua presença caracteriza o estado primário do corpo vegetativo, pois em monocotiledôneas que apresentam espessamento secundário como *Cordyline* e *Yucca*, a endoderme já foi eliminada, pela produção centrífuga de células

corticais pelo MES (meristema de espessamento secundário), isto é, formando um córtex secundário (Cattai & Menezes, 2010).

Segundo Stevens (2001), a presença/ausência e a natureza do periciclo, assim como detalhes da distribuição e da natureza da endoderme caulinar e foliar podem ter grande interesse sistemático.

Espécies da família Bromeliaceae, principalmente representantes da subfamília Tillandsioideae são um bom modelo para o estudo do papel da endoderme na morfoanatomia do caule, já que apresentam uma imensa gama de hábitos. Adicionalmente há pouca informação existente referente a esse assunto disponível para o grupo, representando assim um bom substrato para o estudo do espessamento primário em monocotiledôneas.

A família Bromeliaceae é um dos principais exemplos de adaptação a condições extremas, ocorrendo desde ambientes oligotróficos e áridos até áreas muito úmidas, desde o nível do mar até o alto da Cordilheira dos Andes (Rauh & Temple, 1990). Estas plantas possuem um corpo vegetativo em geral pouco desenvolvido, hábito principalmente rizomatoso, caule com cavidade armazenadora de água (fitotelma ou “tanque”), e tricomas foliares capazes de absorver água (Benzing, 2000).

A capacidade de armazenar água entre as bainhas das folhas (presença de fitotelma) permite às bromélias capturar a água da chuva e acumular a matéria orgânica disponibilizada pelo ambiente externo, como as cinzas, pólen e esporos que se encontram suspensos no ar (Leopoldo Coutinho 1970) ou proveniente dos diferentes organismos (anfíbios, répteis, insetos e etc) que podem habitar tais cavidades (Benzing 2000, Nievola et al., 2005).

Neste contexto, o objetivo geral deste trabalho é o estudo do espessamento primário em monocotiledôneas desde o ponto de vista morfoanatômico e de expressão gênica, utilizando como modelo espécies que serão escolhidas durante a análise anatômica.

Referências

- ALVES, V. G., G. F. MELO-DE-PINNA, R. C. ARRUDA, C. G. SILVA, E. SCREMIM DIAS, AND N. L. MENEZES. 2005. Pericycle and endodermis in monocotyledons. *Abstracts: XVII International Botanical Congress Vienna, Austria, Europe*.
- BALL, E. 1941. The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chaub., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. And *Trachycarpus excelsa* Wendl. *American Journal of Botany* 28: 820-832.
- BENZING, D. H. 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Cambridge University Press.
- BOLLE, C. 2004. The role of GRAS proteins in plant signal transduction and development. *Planta* 218: 683-692.
- CATTAL, M. B., AND N. L. MENEZES. 2010. Primary and secondary thickening in the stem of *Cordyline fruticosa* (Agavaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 653-662.
- CHAKRAVERTI, D. N. 1939a. The occurrence of fugacious cambium in the rizoma of *Curcuma longa* L. *The Philippine Journal of Science* 69: 191-195.
- CHEADLE, V. I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain Monocotyledons. *Botanical Gazette* 98: 535-555.
- COUTINHO, L. M. 1970. Sobre a assimilação noturna de CO₂ em orquídeas e bromélias. *Ciência e Cultura* 22: 364-368.
- DEMASON, D. A. 1979a. Function and development of the primary thickening meristem in the Monocotyledon, *Allium cepa* L. *Botanical Gazette* 140: 51-66.
- _____. 1979b. Histochemistry of the primary thickening meristem in the vegetative stem of *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 66: 347-350.
- _____. 1980. Localization of cell division activity in the primary thickening meristem in *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 67: 393-399.
- DEMASON, D. A., M. A. WILSON. 1985. The continuity of primary and secondary growth in *Cordyline terminalis* (Agavaceae). *Canadian Journal of Botany* 63: 1907-1913.

- DI LAURENZIO, L., J. WYSOCKA-DILLER, J. E. MALAMY, L. PYSH, Y. HELARIUTTA, G. FRESHOUR, M. G. HAHN, K. A. FELDMANN, AND P. N. BENFEY. 1996. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root. *Cell* 86: 423-433.
- DIGGLE, P. K., D. A. DEMASON. 1983. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. I. Histology of the mature vegetative stem. *American Journal of Botany* 70: 1195-1204.
- EAMES, A. J., E. L. H. MACDANIELS. 1947. An Introduction to Plant Anatomy. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York and London.
- ELBL, P. M. 2008. Estudos em Commelinaceae (Monocotiledôneas): O papel da endoderme e do periciclo na formação do corpo primário. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- ELBL, P. M., AND N. L. d. Menezes. 2007. Espessamento primário em caule e raiz de *Tradescantia zebrina* (Comelinaceae): endoderme e periciclo. *58º Congresso Nacional de Botânica São Paulo - SP*.
- ESAU, K. 1965. Plant anatomy New York : Wiley.
- ECKARDT T. 1941. Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen MIT Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. *Botanisches archiv* 42:289-334.
- FAHN, A. 1967. Plant Anatomy. Oxford; New York : Pergamon Press.
- FUKAKI, H., J. WYSOCKA-DILLER, T. KATO, H. FUJISAWA, P. N. BENFEY, AND M. TASAKA. 1998. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 14: 425-430.
- GIFFORD, E. M., AND D. E. BAYER. 1995. Developmental anatomy of *Cyperus esculentus* (Yellow Nutsedge). *International Journal of Plant Sciences* 156: 622-629.
- GUILLAUD, A. 1878. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les monocotylédones. *Annals Sci Nat Bot Ser* 6 1-176.
- HELM J. 1936. Das Erstarkungswachstum der Palmer und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstums der Monokotylen überhaupt. *Planta* 26:319-364.

- KAMIYA, N., J. I. ITOH, A. MORIKAMI, Y. NAGATO, AND M. MATSUOKA. 2003. The SCARECROW gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants. *Plant Journal* 36: 45-54.
- LAAJANEN, K., I. VUORINEN, V. SALO, J. JUUTI, AND M. RAUDASKOSKI. 2007. Cloning of *Pinus sylvestris* SCARECROW gene and its expression pattern in the pine root system, mycorrhiza and NPA-treated short roots. *New Phytologist* 175: 230-243.
- LEE, M.-H., B. KIM, S.-K. SONG, J.-O. HEO, N.-I. YU, S. LEE, M. KIM, D. KIM, S. SOHN, C. LIM, K. CHANG, M. LEE, E J. LIM. 2008. Large-scale analysis of the GRAS gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology* 67: 659-670.
- LIM, J., Y. HELARIUTTA, C. D. SPECHT, J. JUNG, L. SIMS, W. B. BRUCE, S. DIEHN, AND P. N. BENFEY. 2000. Molecular analysis of the SCARECROW gene in maize reveals a common basis for radial patterning in diverse meristems. *The Plant Cell* 12: 1307-1318.
- LIM, J., J. JUNG, C. LIM, M.-H. LEE, B. KIM, M. KIM, W. BRUCE, AND P. BENFEY. 2005. Conservation and Diversification of SCARECROW in Maize. *Plant Molecular Biology* 59: 619-630.
- LIMA, V. F. G. A., AND N. L. D. MENEZES. 2008. Morpho-Anatomical Analysis of the Rhizome in Species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae) from Serra do Cipó (MG). *Brazilian Archives of Biology and Technology*.
- MANGIN, L. 1882. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. *Ann Sci Nat Bot* 14: 216-363.
- MELO-DE-PINNA, G. F. A., E N. L. MENEZES. 2002. Vegetative organ anatomy of *Ianthopappus corymbosus* Roque & Hind (Asteraceae-Mutisieae). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 505-514.
- MELO-DE-PINNA, G. F. A., E N. L. MENEZES. 2003. Meristematic endodermis and secretory structures in adventitious roots of *Richtera* Kuntze (Mutisieae-Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 1-10.
- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L., D. C. SILVA, AND G. F. A. MELO-DE-PINNA. 2003. Folha. In B. Appezzato-da-Glória and S. M. Carmelo-Guerreiro [eds.], *Anatomia Vegetal*, 303-325. UFV, Viçosa.
- MENEZES, N. L. D., D. C. SILVA, R. C. O. ARRUDA, G. F. MELO-DE-PINNA, V. A. CARDOSO, N. M. CASTRO, V. L. SCATENA, E E. SCREMIN-DIAS. 2005. Meristematic

activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening in monocotyledons: considerations on the "PTM". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77: 259-274.

- MENEZES, N. L. D., P. M. ELBL, G. CURY, B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA, K. L. M. SASAKI, C. G. DA SILVA, G. R. COSTA, AND V. G. A. LIMA. 2011. The meristematic activity of the endodermis and the pericycle and its role in the primary thickening of stems in monocotyledonous plants. *Plant Ecology and Diversity* First: 1-13.
- NAKAJIMA, K., G. SENA, T. NAWY, AND P. N. BENFEY. 2001. Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning. *Nature* 413: 307-311.
- PENG, J., P. CAROL, D. E. RICHARDS, K. E. KING, R. J. COWLING, G. P. MURPHY, AND N. P. HARBERD. 1997. The Arabidopsis GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes & Development* 11: 3194-3205.
- PYSH, L. D., J. W. WYSOCKA-DILLER, C. CAMILLERI, D. BOUCHEZ, AND P. N. BENFEY. 1999. The GRAS gene family in Arabidopsis: Sequence characterization and basic expression analysis of the SCARECROW-LIKE genes. *Plant Journal* 18: 111-119.
- RUDALL, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *Botanical Review* 57: 150-163.
- RAUH, W., AND P. TEMPLE. 1990. The Bromeliad Lexicon. Blandford.
- RODRIGUES, A. C., AND M. E. M. ESTELITA. 2002. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl rhizome (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 25: 251-258.
- SAJO, M. J., AND P. J. RUDALL. 1999. Systematic vegetative anatomy and ensiform leaf development in *Xyris* (Xyridaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 130: 171-182.
- SASSA, N., Y. MATSUSHITA, T. NAKAMURA, AND H. NYUNOYA. 2001. The Molecular Characterization and in situ Expression Pattern of Pea SCARECROW Gene. *Plant Cell Physiol.* 42: 385-394.
- SCHLEIDEN MJ. 1842. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- SILVA, C. G., AND N. L. MENEZES. 2006 O espessamento primário em caule de *Curculigo capitulata* (Lour.) Kuntze (Hypoxidaceae). *57º Congresso Nacional de Botânica*. Gramado-RS.

- _____. 2007. O espessamento primário em rizoma de *Zingiber officinale* (Zingiberaceae). *58º Congresso Nacional de Botânica* São Paulo.
- SILVA, C. G. D. 2009. O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo. Mestrado em Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SILVA, D. C. 2000. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Lagenocarpus* (Cyperaceae), Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- STEVENS, P. F. 2001 Angiosperm Phylogeny Group, June 2008 [and more or less continuously updated."http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.
- STEVENSON, D. W., AND J. B. FISHER. 1980. The Developmental Relationship between Primary and Secondary Thickening Growth in *Cordyline* (Agavaceae). *Botanical Gazette* 141: 264-268.
- TOMLINSON, P. B. 1969. III - Commelinales-Zingiberales. In *Anatomy of the Monocotyledons* (C.R. Metcalfe, ed.). Clarendon Press Oxford, .
- VAN FLEET, D. S. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. *The Botanical Review* 27: 165-220.
- WILLIAMS, B. C. 1947. The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. *American Journal of Botany* 34: 455-462.
- WYSOCKA-DILLER, J. W., Y. HELARIUTTA, H. FUKAKI, J. E. MALAMY, AND P. N. BENFEY. 2000. Molecular analysis of SCARECROW function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot. *Development* 127: 595-603.

6 Conclusões

- ✓ As espécies estudadas apresentaram muitas semelhanças morfológicas e anatômicas. Dentre estas, a presença da endoderme e do periciclo como camadas promovedoras do processo de espessamento primário do caule. No entanto, a atividade desses tecidos apresentou-se desigual no espaço e no tempo. A endoderme com um singular padrão de divisão possui como produto único o córtex radiado composto de células derivadas dessa endoderme, enquanto meristemática. Já o periciclo, por sua vez, com divisões desiguais produz feixes caulinares com metaxilema e metafloema e raízes adventícias, ambos localizados na periferia do cilindro central, ou seja, no próprio periciclo.
- ✓ Verificou-se também, que a atividade da endoderme e do periciclo contribuem para a forma final do caule.
- ✓ Além dos diferentes tecidos produzidos, a endoderme e o periciclo apresentam uma variação temporal no processo de diferenciação, pois enquanto a endoderme já produziu todas as derivadas e se diferenciou, o periciclo continua a produzir feixes e raízes. Reunindo todas as características comuns e não comuns entre as espécies estudadas, foram identificados morfotipos extremos para análise de expressão gênica de um possível marcador de atividade endoderme que será tratado no capítulo 2.
- ✓ As espécies escolhidas foram *Vriesea gigantea* e *Tillandsia usneoides*. *V. gigantea* foi escolhida como a representante das espécies que possuem espessamento conspícuo, gravitropismo negativo e alta produção de raízes adventícias; e com padrão totalmente diferenciado, *T. usneoides* foi escolhida por apresentar filotaxia dística, agravitropismo, ausência de raízes na fase adulta e ausência de espessamento do caule. As duas primeiras características conferem a esta espécie o status de neotênica, pois mantém as características juvenis quando adulta.

7 Referências

- ALONI, R. 1987. Differentiation of vascular tissues. *Annual review of plant physiology* 38: 179-204.
- BALL, E. 1941. The development of the shoot apex and of the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chaub., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. And *Trachycarpus excelsa* Wendl. *American Journal of Botany* 28: 820-832.
- BARFUSS, M. H. J., R. SAMUEL, W. TILL, e T. F. STUESSY. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92: 337-351.
- BENZING, D. H. 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Cambridge University Press.
- BENZING, D. H., K. HENDERSON, B. KESSEL, e J. A. SULAK. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany*: 1009-1014.
- BORCHERT, R. 1966. Innere Wurzeln als Festigungselement der epiphytischen Bromeliacee *Tillandsia incarnata* H. *BK Ber. dtsh. bot. Ges* 79: 253-258.
- BREBNER, G. 1902. On the anatomy of *Danaea* and other Marattiaceae. *Annals of Botany* 16: 517-552.
- BROWN, G. K., e E. M. C. LEME. 2005. The re-establishment of *Andrea* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a monotypic genus from Southeastern Brazil threatened with extinction. *Taxon* 54: 63-70.
- CATTAL, M. B., e N. L. MENEZES. 2010. Primary and secondary thickening in the stem of *Cordyline fruticosa* (Agavaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 653-662.
- CHAKRAVERTI, D. N. 1939a. The occurrence of fugacious cambium in the rizoma of *Curcuma longa* L. *The Philippine Journal of Science* 69: 191-195.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, P. J. RUDALL, M. F. FAY, W. H. HAHN, S. SULLIVAN, J. JOSEPH, M. MOLVRAY, P. J. KORES, T. J. GIVNISH, J. SYSTMA, e C. PIRES. 2000. Higherlevel systematic of the monocotyledons: an assesmentof current knowledge and a new classification. In K. L. Wilson and D. A. Morrinson [eds.], *Monocots: Systematic and Evolution*, 3-16. CSIRO Melbourne.

- CHEADLE, V. I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain Monocotyledons. *Botanical Gazette* 98: 535-555.
- CRAYN, D. M., K. WINTER, e J. A. C. SMITH. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 3703-3708.
- DEMASON, D. A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in Monocotyledons. *American Journal of Botany* 70: 955-962.
- DEMASON, D. A., e M. A. WILSON. 1985. The continuity of primary and secondary growth in *Cordyline terminalis* (Agavaceae). *Canadian Journal of Botany* 63: 1907-1913.
- DETTMER, J., A. ELO, e Y. HELARIUTTA. 2009. Hormone interactions during vascular development. *Plant molecular biology* 69: 347-360.
- ECKARDT T. 1941. Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen MIT Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. *Botanisches archiv* 42:289-334.
- ELBL, P. M. 2008. Estudos em Commelinaceae (Monocotiledôneas): O papel da endoderme e do periciclo na formação do corpo primário. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo,.
- ESAU, K. 1965. *Plant anatomy* New York : Wiley.
- FAHN, A., e F. D. CUTLER. 1992. Xerophytes. *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Berlin: Gebruder Borntraeger.
- FARIA, A. P. G., T. WENDT, e G. K. BROWN. 2004. Cladistics Relationship of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals Missouri Botanic Garden* 91: 303-319.
- FERREIRA, A. G e FETT-NETO, A.G. 2004. Movimento em plantas. In: Kerbauy, G. B. 2004. *Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan.
- FRESCHI, L.; TAKAHASHI, C.A.; CAMBUÍ, C.A.; SEMPREBOM, T.R.; CRUZ, A.B.; MIOTO, P.T.; VERSIEUX, L.M.; CALVENTE, A.; LATANSIO-AIDAR, S.R.; AIDAR, M.P.M.; MERCIER, H. (2010a). Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. *Journal of Plant Physiology*, 167 (7): 526-533
- FRESCHI, L.; RODRIGUES, M.A.; TINÉ, M.A.S.; MERCIER, H. (2010b). Correlation between citric acid and nitrate metabolisms during CAM cycle in the

- atmospheric bromeliad *Tillandsia pohliana*. *Journal of Plant Physiology*, 167: 1577-1583.
- FRESCHI L.; RODRIGUES, M.A.; DOMINGUES, D.S.; PURGATTO, E.; VAN SLUYS, M.A.; MAGALHÃES, J.R.; KAISER, W.M.; MERCIER, H. (2010c) Nitric oxid mediates the hormonal control of crassulacean acid metabolism expression in young pineapple plants. *Plant physiology* 4: 1971-1985.
- GILMARTIN, A. J., e G. K. BROWN. 1986. Cladistic Tests of Hypotheses Concerning Evolution of Xerophytes and Mesophytes within *Tillandsia* Subg. *Phytarrhiza* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73: 387-397.
- GIVNISH, T. J., K. C. MILLIAM, P. E. BERRY, e K. J. SYTSMA. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3-26.
- GIVNISH, T. J., T. M. EVANS, M. L. ZJHRA, T. B. PATTERSON, P. E. BERRY, e K. J. SYTSMA. 2000. Molecular Evolution, Adaptive Radiation, And Geographic Diversification in the Amphiatlantic Family Rapateaceae: Evidence From *Ndhf* Sequences And Morphology. *Evolution* 54: 1915-1937.
- GUILLAUD, A. 1878. Recherches sur l'anatomie comparée et le developpement des tissus de la tige dans les monocotylédones. *Annals Sci Nat Bot Ser* 6 1-176.
- HAMANN, T., E. BENKOVA, I. BEURLE, M. KIENZT, e G. JÜRGENS. 2002. The *Arabidopsis* *BODENLOS* gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning. *Genes & development* 16: 1610-1615.
- HASLAM, R.; BORLAND, A.; MAXWELL, K.; GRIFFITHS, H. 2003. Physiological responses of the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *Journal of Plant Physiology*, 160: 627-634.
- HELM J. 1936. Das Erstarkungswachstum der Palmer und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstum der Monokotylem überhaupt. *Planta* 26:319-364.
- HILU, K. W., T. BORSCH, K. MULLER, D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, V. SAVOLAINEN, M. W. CHASE, M. P. POWELL, L. A. ALICE, E R. EVANS. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *American Journal of Botany* 90: 1758.
- HOLTUM, R. E. 1955. Growth-habits of monocotyledons-variations on a theme. *Phytomorphology* 5: 399-413.

- JACQUES-FÉLIX, H. 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* 21: 118-124.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- KRAUS, J. E., e M. ARDUIN. 1997 Manual Básico de Métodos em Anatomia Vegetal. EDUR (Ed. Universidade Rural), Rio de Janeiro.
- KRAUSS, B. H. 1948. Anatomy of the Vegetative Organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr Merr. I. Introduction, Organography, the Stem, and the Lateral Branch or Axillary Buds. *Botanical Gazette* 110: 159-217.
- LERSTEN, N. R. 1997. Occurrence of endodermis with a casparian strip in stem and leaf.(Interpreting Botanical Progress). *The Botanical Review* 63: 265-268.
- LINDER, H. P., e P. J. RUDALL. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107-124.
- LUTHER, H. E. 2004. An Alphabetical List of Bromeliad Binomials. *The Bromeliad Society International* 9th ed: Sarasota, Florida, USA.
- LUX, A., e M. LUXOVÁ. 2003. Growth and Differentiation of Root Endodermis in *Primula acaulis* Jacq. *Biologia Plantarum* 47: 91-97.
- MANGIN, L. 1882. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. *Ann Sci Nat Bot* 14: 216-363.
- MARTIN, C. E., D. A. GRAVATT, e V. S. LOESCHEN. 1994. Crassulacean Acid Metabolism in Three Species of Commelinaceae. *Annals of Botany* 74: 457-463.
- MAXWELL, C.; GRIFFITHS, H.; YOUNG, A.J. (1994) Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophyll cycle. *Functional Ecology*, 8:746-754.
- MEDINA, E. 1974. Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. *Evolution*: 677-686.
- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L. D., D. C. SILVA, R. C. O. ARRUDA, G. F. MELO-DE-PINNA, V. A. CARDOSO, N. M. CASTRO, V. L. SCATENA, e E. SCREMIN-DIAS. 2005. Meristematic activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening

- in monocotyledons: considerations on the "PTM". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77: 259-274.
- MENEZES, N. L. D., P. M. ELBL, G. CURY, B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA, K. L. M. SASAKI, C. G. DA SILVA, G. R. COSTA, e V. G. A. LIMA. 2011. The meristematic activity of the endodermis and the pericycle and its role in the primary thickening of stems in monocotyledonous plants. *Plant Ecology and Diversity* First: 1-13.
- MERCIER, H., G. B. KERBAUY, B. SOTTA, e E. MIGINIAC. 1997. Effects of NO₃⁻, NH₄⁺ and urea nutrition on endogenous levels of IAA and four cytokinins in two epiphytic bromeliads. In W. O. Library [ed.], 387-392. *Plant Cell & Environment*.
- MORITA, M. T., C. SAITO, A. NAKANO, e M. TASAKA. 2007. Endodermal-amyloplast less 1 is a novel allele of SHORT-ROOT. *Advances in Space Research* 39: 1127-1133.
- NANDI, O. I., M. W. CHASE, e P. K. ENDRESS. 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using rbcL and non-molecular data sets. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 137-212.
- NELSON, E. A., T. L. SAGE, e R. F. SAGE. 2005. Functional leaf anatomy of plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant Biology* 32: 409-419.
- NIEVOLA, C. C., J. E. KRAUS, L. FRESCHI, B. M. SOUZA, e H. MERCIER. 2005. Temperature determines the occurrence of CAM or C 3 photosynthesis in pineapple plantlets grown in vitro, 832-837. IN VITRO CELLULAR & DEVELOPMENTAL BIOLOGY - PLANT.
- NIEVOLA, C.C.; MERCIER, H.; MAJEROWICZ, N. (2001) Levels of nitrogen assimilation in bromeliads with different growth habits. *Journal of Plant Nutrition* 24(9): 1387-1398.
- PEREIRA, P. N. 2012. Divisão espacial da atividade das enzimas PEPC e NR e sua regulação por citocininas em folhas de *Guzmania monostachia* induzidas ao CAM. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. 66 p.
- PITA, P. B. 1997. Estudo anatômico dos órgãos vegetativos de *Dyckia Schultz f.* e *Encholirium Mart ex Schultz f.*(Bromeliaceae) da Serra do Cipó-MG, Dissertação (Mestrado)-Universidade de São Paulo, São Paulo.
- PITA, P. B., e N. L. MENEZES. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia Schult. f.* e *Encholirium Mart. ex Schult. & Schult. f.*(Bromeliaceae,

- Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 25-34.
- PITTENDRIGH, C. S. 1948. The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution*: 58-89.
- POPP, M.; JANETT, H.P.; LÜTTGE, U.; MEDINA, E. (2003) Metabolite gradients and carbohydrate translocation in rosette leaves of CAM and C3 bromeliads. *New Phytologist*. 157:649-656.
- PROENÇA, S. L., e M. D. G. SAJO. 2008. Anatomy of the floral scape of Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 399-408.
- PRYCHID, C. J., P. J. RUDALL, e M. GREGORY. 2004. Systematics and Biology of Silica Bodies in Monocotyledons. *The Botanical Review* 69: 377-440.
- RANKER, T. A., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, e A. J. GILMARTIN. 1990. Subfamilial phylogenetic relationships of the Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Systematic Botany* 15: 425-434.
- RAUH, W., e P. TEMPLE. 1990. The Bromeliad Lexicon. Blandford.
- RUDALL, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *Botanical Review* 57: 150-163.
- SACK, F. D. 1987. The structure of the stem endodermis in etiolated pea seedlings. *Canadian journal of botany. Journal canadien de botanique* 65: 1514-1519.
- _____. 1991. Plant gravity sensing. *International Review of Cytology* 127: 193-252.
- SASS, J. E. 1951. Botanical Microtechnique Iowa State College Press.
- SCHLEIDEN MJ. 1842. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- SEGECIN, S., e V. L. SCATENA. 2004a. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 253-260.
- _____. 2004b. Anatomia de escapos de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 515-525.
- SILVA, C. G. D. 2009. O espessamento primário no sistema caulinar e a continuidade entre esses tecidos nos órgãos vegetativos de

Zingiberaceae e Costaceae: enfoque nos tecidos endoderme e periciclo. Mestrado em Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo.

- SILVA, D. C. 2000. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Lagenocarpus* (Cyperaceae), Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SILVA, I. V., e V. L. SCATENA. Anatomy of the roots of nine species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon, Mato Grosso, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 618-627.
- SLESIAK, I.; KARPINSKA, B.; SURÓWKA, E.; MISZALSKI, Z.; KARPINSKI, S. 2003 Redox changes in the chloroplast and hydrogen peroxide are essential for regulation of C3-CAM transition and photooxidative stress responses in the facultative CAM plant *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Plant Cell Physiol.* 44: 573-581.
- SMITH, L. B. 1934. Geographical evidence on the lines of evolution in the Bromeliaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 66: 446-468.
- SMITH, L. B., e R. J. DOWNS. 1974. Pitcairnoideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 1-658.
- _____. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 1493-2142.
- SMITH, L. B., e W. TILL. 1998. Bromeliaceae. In K. Kubitzki [ed.], The Families and Genera of Vascular Plants. IV Flowering Plants - Monocotyledons, Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). 584. Springer, Berlin.
- STEVENS, P. F. 2001 Angiosperm Phylogeny Group, June 2008 [and more or less continuously updated since]." will do. [http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/..](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/)
- STEVENSON, D. W., e R. A. POPHAM. 1973. Ontogeny of the primary thickening meristem in seedlings of *Bougainvillea spectabilis*. *American Journal of Botany* 60: 1-9.
- TAKAHASHI, C. A., e H. MERCIER. 2011. Nitrogen metabolism in leaves of a tank epiphytic bromeliad: Characterization of a spatial and functional division. *Journal of Plant Physiology* 168: 1208-1216.
- TERRY, R. G., G. K. BROWN, e R. G. OLMSTEAD. 1997. Examination of Subfamilial Phylogeny in Bromeliaceae Using Comparative Sequencing of the Plastid Locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 84: 664-670.

- TILL, W. 2000. *Tillandsia* and *Racinaea*. In H. Benzig [ed.], *Bromeliaceae, profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. Cambridge, 573-586.
- TOMLINSON, P. B., e M. H. ZIMMERMANN. 1969. Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth- an introduction. . *Journal Arnold Arbor* 50: 159-179.
- TOMLINSON, P.B. 1970. Monocotyledons-Towards an understanding of morphology and anatomy. Pp. 205- 292 in *Advances in botanical research*, vol. 3, ed. R.D. Preston. London and New York: Academic Press
- TOMLINSON, P. B., e R. SPANGLER. 2002. Developmental features of the discontinuous stem vascular system in the rattan palm *Calamus* (Arecaceae-Calamoideae-Calamineae). *American Journal of Botany* 89: 1128-1141.
- VAN FLEET, D. S. 1942a. The development and distribution of the endodermis and an associated oxidase system in monocotyledonous plants. *American Journal of Botany* 29: 1-15.
- _____. 1942b. The significance of oxidation in the endodermis. *American Journal of Botany* 29: 747-755.
- _____. 1950a. A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in Vascular Plants. *American Journal of Botany* 37: 721-725.
- _____. 1950b. The cell forms, and their common substance reactions, in the parenchyma-vascular boundary. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 77: 340-353.
- _____. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. *The Botanical Review* 27: 165-220.
- VERSIEUX, L. M., e M. D. G. L. WANDERLEY. 2007. Two new species of *Alcantarea* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) from Brazil. *Brittonia* 59: 57-64.
- VERSIEUX, L. M., T. BARBARA, M. DAS GRAÇAS LAPA WANDERLEY, A. CALVENTE, M. F. FAY, e C. LEXER. 2012. Molecular phylogenetics of the Brazilian giant bromeliads (*Alcantarea*, Bromeliaceae): implications for morphological evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 177-189.
- WATANABE, H., M. SAIGUSA, e S. MORITA. 2006. Identification of Casparian bands in the mesocotyl and lower internodes of rice (*Oryza sativa* L.)

seedlings using fluorescence microscopy. *Plant Production Science* 9: 390-394.

XIFREDA, C. C. 1990. Sobre la presencia de una vaina cristalifera en el tallo de algunas especies de *Dioscorea* (DIOSCOREACEAE). *Darwiniana (ARGENTINA)* 30: 137-142.

YAMAMOTO, R., S. FUJIOKA, T. DEMURA, S. TAKATSUTO, S. YOSHIDA, e H. FUKUDA. 2001. Brassinosteroid levels increase drastically prior to morphogenesis of tracheary elements. *Plant physiology* 125: 556-563.

ZIMMERMANN, M. H., e P. B. TOMLINSON. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum* 48: 122-142.

Capítulo II

6 Conclusões

- ✓ Foi possível organizar o desenvolvimento do corpo primário de *Zea mays* em seis fases.
- ✓ Em *Zea mays* e *V. gigantea* a expressão do gene *SCR* esteve sempre associada à endoderme meristemáticamente ativa, ou seja, durante a produção de córtex, ao redor dos traços foliares e no surgimento das raízes.
- ✓ Nem o periciclo nem os feixes caulinares derivados da sua atividade apresentaram expressão de *SCR* reforçando que *SCARECROW* é um marcador de atividade endodérmica.
- ✓ Em *T. usneoides* todo o caule apresentou expressão do gene marcador, não sendo possível distinguir a camada de endoderme do periciclo. Desta forma, as evidências indicam que o córtex é produto da divisão celular desordenada da endoderme e que essas células não se diferenciam daquelas que lhes deram origem.
- ✓ A análise dos dados obtidos juntamente com dados bibliográficos permitiu propor modelos moleculares que permitem explicar o papel do gene *SCR* na formação dos tecidos fundamentais e dos feixes vasculares.

7 Referências

- AIDA, M., D. BEIS, R. HEIDSTRA, V. WILLEMSSEN, I. BLILOU, C. GALINHA, L. NUSSAUME, Y. NOH, R. AMASINO, e B. SCHERES. 2004. The PLETHORA genes mediate patterning of the *Arabidopsis* root stem cell niche. *Cell* 119: 109-120.
- ALONSO, A. A., M. A. MORAES-DALLAQUA, e N. L. DE MENEZES. 2004. Endoderme com atividade meristemática em raiz de *Canna edulis* Kerr-Gawler (Cannaceae). *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 693-699.
- ALVES, V. G., G. F. MELO-DE-PINNA, R. C. ARRUDA, C. G. SILVA, E. SCREMIM DIAS, e N. L. MENEZES. 2005. Pericycle and endodermis in monocotyledons. *Abstracts: XVII International Botanical Congress Vienna, Austria, Europe*.
- BLÁZQUEZ, M., C. FERRÁNDIZ, F. MADUEÑO, e F. PARCY. 2006. How Floral Meristems are Built. *Plant Molecular Biology* 60: 855-870.
- BOLLE, C. 2004. The role of GRAS proteins in plant signal transduction and development. *Planta* 218: 683-692.
- BURGER, J. C., M. A. CHAPMAN, e J. M. BURKE. 2008. Molecular insights into the evolution of crop plants. *Am. J. Bot.* 95: 113-122.
- CARLSBECKER, A., JI-YOUNG LEE, CHRISTINA J ROBERTS, JAN DETTMER, SATU LEHESRANTA, OVE LINDGREN, MIGUEL A. MORENO-RISUENO, ANNE VATEN, SIRIPONG THITAMADEE, ANA CAMPILHO, JOSE SEBASTIAN, JOHN L. BOWMAN, YKA HELARIUTTA, e P. BENFEY. 2010. Mobile miRNA165/6 target HD-ZIP III in the root stele periphery for proper xylem patterning. 21ST INTERNATIONAL CONFERENCE ON ARABIDOPSIS RESEARCH, Yokohama - Japão, 501737440.
- CATTAL, M. B., e N. L. MENEZES. 2010. Primary and secondary thickening in the stem of *Cordyline fruticosa* (Agavaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 82: 653-662.
- CHAKRAVERTI, D. N. 1939a. The occurrence of fugacious cambium in the rizoma of *Curcuma longa* L. *The Philippine Journal of Science* 69: 191-195.
- CHANDLER, J., J. NARDMANN, e W. WERR. 2008. Plant development revolves around axes. *Trends in Plant Science* 13: 78-84.

- CHEADLE, V. I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain Monocotyledons. *Botanical Gazette* 98: 535-555.
- CRUZ-RAMÍREZ, A., S. DÍAZ-TRIVIÑO, I. BLILOU, V. GRIENEISEN, R. SOZZANI, C. ZAMIOUDIS, P. MISKOLCZI, J. NIEUWLAND, R. BENJAMINS, P. DHONUKSHE, J. CABALLERO-PÉREZ, B. HORVATH, Y. LONG, A. P. MÄHÖNEN, H. ZHANG, J. XU, J. A. H. MURRAY, P. N. BENFEY, L. BAKO, A. F. M. MARÉE, e B. SCHERES. 2012. A Bistable Circuit Involving SCARECROW-RETINOBLASTOMA Integrates Cues to Inform Asymmetric Stem Cell Division. *Cell* 150: 1002-1015
- CUI, H., e P. N. BENFEY. 2009a. Cortex proliferation: Simple phenotype, complex regulatory mechanisms. *Plant signaling & behavior* 4: 551-553.
- _____. 2009b. Interplay between SCARECROW, GA and LIKE HETEROCHROMATIN PROTEIN 1 in ground tissue patterning in the Arabidopsis root. *The Plant Journal* 58: 1016-1027.
- CUI, H., M. P. LEVESQUE, T. VERNOUX, J. W. JUNG, A. J. PAQUETTE, K. L. GALLAGHER, J. Y. WANG, I. BLILOU, B. SCHERES, e P. N. BENFEY. 2007. An evolutionarily conserved mechanism delimiting SHR movement defines a single layer of endodermis in plants. *Science* 316: 421-425.
- DEMASON, D. A. 1979a. Function and development of the primary thickening meristem in the Monocotyledon, *Allium cepa* L. *Botanical Gazette* 140: 51-66.
- _____. 1979b. Histochemistry of the primary thickening meristem in the vegetative stem of *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 66: 347-350.
- DENGLER, N. G. 2006. The shoot apical meristem and development of vascular architecture This review is one of a selection of papers published on the Special Theme of Shoot Apical Meristems. *Canadian Journal of Botany* 84: 1660-1671.
- DI LAURENZIO, L., J. WYSOCKA-DILLER, J. E. MALAMY, L. PYSH, Y. HELARIUTTA, G. FRESHOUR, M. G. HAHN, K. A. FELDMANN, e P. N. BENFEY. 1996. The SCARECROW gene regulates an asymmetric cell division that is essential for generating the radial organization of the *Arabidopsis* root. *Cell* 86: 423-433.
- DOLAN, L. 2007. Scarecrows at the border. *Science* 316: 377-378.

- DORNELAS, M. C. 2003. Transdução de sinal, divisão celular, diferenciação e desenvolvimento: mecanismos unificadores para padrão de formação em plantas. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 15: 1-8.
- ELBL, P. M. 2008. Estudos em Commelinaceae (Monocotiledôneas): O papel da endoderme e do periciclo na formação do corpo primário. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo,.
- ELBL, P. M., e N. L. D. MENEZES. 2006. Endoderme e Periciclo em Caule e Raiz de *Floscopa glabrata* (Kunth) Hassk.(Commelinaceae). *57º Congresso Nacional de Botânica*. Gramado-RS.
- ENGSTROM, E. M., C. M. ANDERSEN, J. GUMULAK-SMITH, J. HU, E. ORLOVA, R. SOZZANI, e J. L. BOWMAN. Arabidopsis Homologs of the Petunia HAIRY MERISTEM Gene Are Required for Maintenance of Shoot and Root Indeterminacy. *Plant Physiology* 155: 735-750.
- ECKARDT T. 1941. Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen MIT Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. *Botanisches archiv* 42:289-334.
- ERDELSKA O, VIDOVENCOVA Z. 1993. Development of adventitious seminal root primordia during embryogenesis. *Biologia, Bratislava* 48: 85-88.
- ESAU, K. 1965. *Plant anatomy* New York : Wiley.
- FELDMAN L. 1994. The maize root. In: Freeling M, Walbot V, eds. *The maize handbook*. New York: Springer.
- FRIEDMAN, W. E., R. C. MOORE, e M. D. PURUGGANAN. 2004. The evolution of plant development, 1726-1741.
- FRIML, J. 2003. Auxin transport de shaping the plant. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 7-12.
- FUKAKI, H., J. WYSOCKA-DILLER, T. KATO, H. FUJISAWA, P. N. BENFEY, e M. TASAKA. 1998. Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal* 14: 425-430.
- FULTON, T. M., J. CHUNWONGSE, e S. D. TANKSLEY. 1995. Microprep protocol for extraction of DNA from tomato and other herbaceous plants. *Plant Molecular Biology Reporter* 13: 207-209.
- GALLAGHER, K. L., A. J. PAQUETTE, K. NAKAJIMA, e P. N. BENFEY. 2004. Mechanisms Regulating SHORT-ROOT Intercellular Movement. *Current Biology* 14: 1847-1851.

- GARCIA BELLIDO, A., P. RIPOLL, e G. MORATA. 1976. Developmental compartmentalization in the dorsal mesothoracic disc of *Drosophila*. *Developmental Biology* 48: 132-147.
- GIFFORD, E. M., e D. E. BAYER. 1995. Developmental anatomy of *Cyperus esculentus* (Yellow Nutsedge). *International Journal of Plant Sciences* 156: 622-629.
- GREB, T., O. CLARENZ, E. SCHÄFER, D. R. MÜLLER, R. N. HERRERO, G. SCHMITZ, e K. THERES. 2003. Molecular analysis of the LATERAL SUPPRESSOR gene in *Arabidopsis* reveals a conserved control mechanism for axillary meristem formation. *Genes & Development* 17: 1175-1187.
- GUILLAUD, A. 1878. Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les monocotylédones. *Annals Sci Nat Bot Ser* 6 1-176.
- HAECKER, A., R. GROß-HARDT, B. GEIGES, A. SARKAR, H. BREUNINGER, M. HERRMANN, e T. LAUX. 2004. Expression dynamics of WOX genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Development* 131: 657-668.
- HAYWARD, HE, 1938. The structure of economic plants. Macmillan, New York.
- HECKEL, T., K. WERNER, W. F. SHERIDAN, C. DUMAS, e P. M. ROGOWSKY. 1999. Novel phenotypes and developmental arrest in early embryo specific mutants of maize. *Planta* 210: 1-8.
- HELARIUTTA, Y., H. FUKAKI, J. WYSOCKA-DILLER, K. NAKAJIMA, J. JUNG, G. SENA, M. T. HAUSER, e P. N. BENFEY. 2000. The SHORT-ROOT Gene Controls Radial Patterning of the *Arabidopsis* Root through Radial Signaling. *Cell* 101: 555-567.
- HELM J. 1936. Das Erstarkungswachstum der Palmer und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstarkungswachstum der Monokotylen überhaupt. *Planta* 26:319-364.
- HEO, J.-O., K. S. CHANG, I. A. KIM, M.-H. LEE, S. A. LEE, S.-K. SONG, M. M. LEE, e J. LIM. 2011. Funneling of gibberellin signaling by the GRAS transcription regulator SCARECROW-LIKE 3 in the *Arabidopsis* root. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 2166-2171.
- IKEDA, A., M. UEGUCHI-TANAKA, Y. SONODA, H. KITANO, M. KOSHIOKA, Y. FUTSUHARA, M. MATSUOKA, e J. YAMAGUCHI. 2001. slender Rice, a Constitutive Gibberellin Response Mutant, Is Caused by a Null Mutation of the SLR1 Gene, an Ortholog of the Height-Regulating Gene GAI/RGA/RHT/D8. *The Plant Cell Online* 13: 999-1010.

- JÜRGENS, G., M. GREBE, e T. STEINMANN. 1997. Establishment of cell polarity during early plant development. *Current Opinion in Cell Biology* 9: 849-852.
- KAMIYA, N., J. I. ITOH, A. MORIKAMI, Y. NAGATO, e M. MATSUOKA. 2003. The SCARECROW gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants. *Plant Journal* 36: 45-54.
- KIESELBACH TA. 1949. The structure and reproduction of corn. Nebraska Agriculture Experiment Station Research Bulletin 161: 3-96.
- KOENTGES, G. 2008. Evolution of anatomy and gene control. *Nature* 451: 658-663.
- LAAJANEN, K., I. VUORINEN, V. SALO, J. JUUTI, e M. RAUDASKOSKI. 2007. Cloning of *Pinus sylvestris* SCARECROW gene and its expression pattern in the pine root system, mycorrhiza and NPA-treated short roots. *New Phytologist* 175: 230-243.
- LAWSON WE, HANWAY JJ. 1977. Corn production. In: Sprague GF, ed. Corn and corn improvement. Madison: American Society of Agronomy Publishers, 625-669.
- LEE, M.-H., B. KIM, S.-K. SONG, J.-O. HEO, N.-I. YU, S. LEE, M. KIM, D. KIM, S. SOHN, C. LIM, K. CHANG, M. LEE, e J. LIM. 2008. Large-scale analysis of the GRAS gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology* 67: 659-670.
- LIM, J. 2001. Molecular-genetic Analysis of *Zea mays* SCARECROW (*ZmSCR*) in Maize. New York University, Graduate School of Arts and Science.
- LIM, J., Y. HELARIUTTA, C. D. SPECHT, J. JUNG, L. SIMS, W. B. BRUCE, S. DIEHN, e P. N. BENFEY. 2000. Molecular analysis of the SCARECROW gene in maize reveals a common basis for radial patterning in diverse meristems. *The Plant Cell* 12: 1307-1318.
- LIM, J., J. JUNG, C. LIM, M.-H. LEE, B. KIM, M. KIM, W. BRUCE, e P. BENFEY. 2005. Conservation and Diversification of SCARECROW in Maize. *Plant Molecular Biology* 59: 619-630.
- LIMA, V. F. G. A., e N. L. D. MENEZES. 2009. Morpho-Anatomical Analysis of the Rhizome in Species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae) from Serra do Cipó (MG). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52 (6): 1473-1483
- LIMA, V. G. A., e N. L. D. MENEZES. 2008. Endodermis with meristematic activity in roots of species of *Scleria* Berg. (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 1-6.

- MA, H.-S., D. LIANG, P. SHUAI, X.-L. XIA, e W.-L. YIN. 2010. The salt- and drought-inducible poplar GRAS protein SCL7 confers salt and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* 61: 4011-4019.
- MANGIN, L. 1882. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les monocotylédones. *Ann Sci Nat Bot* 14: 216-363.
- MAYER, U., e G. JÜRGENS. 1998. Pattern formation in plant embryogenesis: A reassessment. *Seminars in Cell & Developmental Biology* 9: 187-193.
- MAYER, U., G. BUTTNER, e G. JURGENS. 1993. Apical-basal pattern formation in the *Arabidopsis* embryo: studies on the role of the *gnom* gene. *Development* 117: 149-162.
- MENEZES, N. L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. *Ciência e Cultura* 23: 389-409.
- MENEZES, N. L. D., D. C. SILVA, R. C. O. ARRUDA, G. F. MELO-DE-PINNA, V. A. CARDOSO, N. M. CASTRO, V. L. SCATENA, e E. SCREMIN-DIAS. 2005. Meristematic activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening in monocotyledons: considerations on the "PTM". *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77: 259-274.
- MENEZES, N. L. D., P. M. ELBL, G. CURY, B. APPEZZATO-DA-GLÓRIA, K. L. M. SASAKI, C. G. DA SILVA, G. R. COSTA, e V. G. A. LIMA. 2011. The meristematic activity of the endodermis and the pericycle and its role in the primary thickening of stems in monocotyledonous plants. *Plant Ecology and Diversity* First: 1-13.
- MEYEROWITZ, E. M. 1997. Genetic control of cell division patterns in developing plants. *Cell* 88: 299-308.
- MOROHASHI, K., M. MINAMI, H. TAKASE, Y. HOTTA, e K. HIRATSUKA. 2003. Isolation and Characterization of a Novel GRAS Gene That Regulates Meiosis-associated Gene Expression. *J. Biol. Chem.* 278: 20865-20873.
- MURASHIGE, T., e F. SKOOG. 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia plantarum* 15: 473-497.
- NAKAJIMA, K., G. SENA, T. NAWY, e P. N. BENFEY. 2001. Intercellular movement of the putative transcription factor SHR in root patterning. *Nature* 413: 307-311.
- PENG, J., P. CAROL, D. E. RICHARDS, K. E. KING, R. J. COWLING, G. P. MURPHY, e N. P. HARBERD. 1997. The *Arabidopsis* GAI gene defines a signaling pathway

- that negatively regulates gibberellin responses. *Genes & Development* 11: 3194-3205.
- PETRICKA, J. J., e P. N. BENFEY. 2008. Root layers: complex regulation of developmental patterning. *Current Opinion in Genetics & Development* 18: 354-361.
- PHILLIPS WS, 1937. Seedling anatomy of *Cynara scolymus*. *Bot Gaz* 98:711–23
- PINHEIRO, J., D. BATES, S. DEBROY, e D. SARKAR. The R Development Core Team 2011 nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-102. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>.*
- PIZZOLATO, T. D., e M. D. SUNDBERG. 2002. Initiation of the Vascular System in the Shoot of *Zea mays* L. (Poaceae). II. The Procambial Leaf Traces. *International Journal of Plant Sciences* 163: 353–367
- PYSH, L. D., J. W. WYSOCKA-DILLER, C. CAMILLERI, D. BOUCHEZ, e P. N. BENFEY. 1999. The GRAS gene family in *Arabidopsis*: Sequence characterization and basic expression analysis of the SCARECROW-LIKE genes. *Plant Journal* 18: 111-119.
- RASBAND, W. S. 1997. ImageJ, US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT, e S. E. EICHHORN. 2004. *Biology of plants*. WH Freeman.
- RUDALL, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *Botanical Review* 57: 150-163.
- RUZIN, S. E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Blackwell Synergy.
- SABATINI, S., R. HEIDSTRA, M. WILDWATER, e B. SCHERES. 2003. SCARECROW is involved in positioning the stem cell niche in the *Arabidopsis* root meristem, 354-358. Cold Spring Harbor Lab.
- SAITOU, N., e M. NEI. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution* 4: 406-425.
- SANCHEZ, C., J. S. M. VIELBA, E. FERRO, G. COVELO, A. SOLÉ D. ABARCA, B. N. S. DE MIER, e C. DIAZ-SALA. 2007. Two SCARECROW-LIKE genes are induced in response to exogenous auxin in rooting-competent cuttings of distantly related forest species 27: 1459-1470.

- SASS JE. 1977. Morphology. In: Sprague GF, ed. Corn and corn improvement. Madison: American Society of Agronomy Publishers.
- SASSA, N., Y. MATSUSHITA, T. NAKAMURA, e H. NYUNOYA. 2001. The Molecular Characterization and in situ Expression Pattern of Pea SCARECROW Gene. *Plant Cell Physiol.* 42: 385-394.
- SCHERES, B., e P. N. BENFEY. 1999. Asymmetric cell division in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 505-537.
- SCHERES, B., L. DI LAURENZIO, V. WILLEMSSEN, M. T. HAUSER, K. JANMAAT, P. WEISBEEK, e P. N. BENFEY. 1995. Mutations affecting the radial organisation of the Arabidopsis root display specific defects throughout the embryonic axis. *Development* 121: 53-62.
- SCHUMACHER, K., T. SCHMITT, M. ROSSBERG, G. SCHMITZ, e K. THERES. 1999. The Lateral suppressor (Ls) gene of tomato encodes a new member of the VHIID protein family. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 290-295.
- SHERIDAN, W. F. 1995. Genes and embryo morphogenesis in angiosperms. *Developmental genetics* 16: 291-297.
- SILVA, C. G., e N. L. MENEZES. 2006 O espessamento primário em caule de *Curculigo capitulata* (Lour.) Kuntze (Hypoxidaceae). *57º Congresso Nacional de Botânica*. Gramado-RS.
- _____. 2007. O espessamento primário em rizoma de *Zingiber officinale* (Zingiberaceae). *58º Congresso Nacional de Botânica* São Paulo.
- SILVA, D. C. 2000. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Lagenocarpus* (Cyperaceae), Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- SILVERSTONE, A. L., C. N. CIAMPAGLIO, e T.-P. SUN. 1998. The Arabidopsis RGA Gene Encodes a Transcriptional Regulator Repressing the Gibberellin Signal Transduction Pathway. *The Plant Cell Online* 10: 155-170.
- SCHLEIDEN MJ. 1842. Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig: Wilhelm Engelmann.
- STEVENS, P. F. 2001 Angiosperm Phylogeny Group, June 2008 [and more or less continuously updated since]." will do. [http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/..](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/)
- SUN, X., B. XUE, W. JONES, E. RIKKERINK, A. DUNKER, e V. UVERSKY. 2011. A functionally required unfoldome from the plant kingdom: intrinsically disordered N-terminal domains of GRAS proteins are involved in

- molecular recognition during plant development. *Plant Molecular Biology* 77: 205-223.
- TIAN, C., P. WAN, S. SUN, J. LI, e M. CHEN. 2004. Genome-wide analysis of the GRAS gene family in rice and Arabidopsis. *Plant molecular biology* 54: 519-532.
- TOMESCU, A. M. F. 2008. The endodermis: A horsetail's tale. *New Phytologist* 177: 291-295.
- TOMLINSON, P. B. 1961. Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *J. Linn. Soc.(Bot.)* 58: 55-78.
- VAN TIEGHEM, P. H. 1898. *Éléments de Botanique. I Botanique Générale*. Masson Et Cie, Paris.
- WIKSTRÖM, N., V. SAVOLAINEN, e M. W. CHASE. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 268: 2211-2220.
- WOLFE, K. H., M. GOUY, Y. W. YANG, P. M. SHARP, e W. H. LI. 1989. Date of the monocot-dicot divergence estimated from chloroplast DNA sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86: 6201-6205.
- WOLTERS, H., e G. JÜRGENS. 2009. Survival of the flexible: Hormonal growth control and adaptation in plant development. *Nature Reviews Genetics* 10: 305-317.
- WYSOCKA-DILLER, J. W., Y. HELARIUTTA, H. FUKAKI, J. E. MALAMY, e P. N. BENFEY. 2000. Molecular analysis of SCARECROW function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot. *Development* 127: 595-603.
- YOSHIDA, S., T. MANDEL, e C. KUHLEMEIER. 2012. Stem cell activation by light guides plant organogenesis. *Genes & Development* 25: 1439-1450.
- ZIMMERMANN, M. H., e P. B. TOMLINSON. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum* 48: 122-142.