

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ADRIANA HISSAE HAYASHI

**MORFO-ANATOMIA DE SISTEMAS SUBTERRÂNEOS DE ESPÉCIES
HERBÁCEO-SUBARBUSTIVAS E ARBÓREAS, ENFATIZANDO A
ORIGEM DAS GEMAS CAULINARES**

**Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas
para obtenção do título de Doutor em
Biologia Vegetal.**

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Appezzato-da-Glória

Campinas

2003

Data da defesa: Campinas, 19 de dezembro de 2003.

BANCA EXAMINADORA:

Profª. Dra. Beatriz Appezzato-da-Glória
Orientadora - ESALQ/USP

Profª. Dra. Nanuza Luiza de Menezes
IB/USP

Profª. Dra. Silvia Rodrigues Machado
IB/UNESP - Botucatu

Prof. Dr. Roberto Antonio Rodella
IB/UNESP - Botucatu

Profª. Dra. Sandra Maria Carmello-Guerreiro
IB/UNICAMP

Profª. Dra. Marília de Moraes Castro
IB/UNICAMP

Profª. Dra. Marina A. Moraes Dallaqua
IB/UNESP - Botucatu

Dedico este trabalho aos meus pais, Shinsaku e Kazuko, com muito amor e carinho.

AGRADECIMENTOS

À Profa. Dra. Beatriz Appezzato-da-Glória, pela valiosa orientação e pelos ensinamentos transmitidos durante a realização deste trabalho.

Ao PqC. Dr. Marcos Mecca Pinto, responsável pela Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi Guaçu do Instituto de Botânica (IBt) da Secretaria do Meio Ambiente (SMA), pela atenção dispensada, pelo apoio técnico e pela permissão da coleta do material botânico.

Ao Engenheiro Agrônomo Luis Fernando Sanglade Marchiori, responsável pela Fazenda Areão da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP), pela permissão para a instalação do experimento de campo.

Ao PqC. Dr. Luiz Antonio Ferraz Matthes do Centro de Análise e Pesquisa Tecnológica do Agronegócio de Horticultura (Centro APTA de Horticultura) do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), por possibilitar a coleta de material botânico na mata Santa Elisa, Campinas (SP).

Ao Prof. Dr. Vinicius Castro Souza (Depto de Ciências Biológicas, ESALQ/USP), Marta D. Moraes (Doutoranda – Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, UNICAMP) e Prof. Dr. João Semir (Depto de Botânica, Instituto de Biologia, UNICAMP), pela identificação taxonômica do material botânico de Asteraceae, e à Dra. Lúcia Rossi (Seção de Curadoria do Herbário, IBt), pela identificação de *Hymenaea courbaril*.

À farmacêutica Sra. Marli K. M. Soares, técnica do Laboratório de Anatomia Vegetal do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, pela amizade e pelo apoio técnico durante as atividades práticas.

À Marta D. Moraes (Doutoranda/UNICAMP), Srs. Paulo B. Silva e Samuel Barnoevo (Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi Guaçu, IBt), Sr. Clemente J. Campos (UNESP/Botucatu), Sr. Sebastião J. Albuquerque (Centro APTA de Horticultura/IAC), pelos auxílios prestados durante a coleta de material botânico.

Ao Prof. Dr. Gilberto Barbante Kerbauy e Profa. Dra. Verônica Angyalossy Alfonso (Depto de Botânica, Instituto de Biociências, USP), pela bibliografia fornecida.

Ao Sr. Osvaldo J. S. Soares, pelos serviços fotográficos prestados.

À Sylvia e Agmar Vitti, pela revisão do Summary.

Aos professores, pesquisadores e funcionários do Departamento de Botânica (UNICAMP), Centro APTA de Horticultura (IAC) e, em especial, aos professores Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira e Dr. Ricardo R. Rodrigues e aos funcionários Srs. José F. Rodrigues (Pequeno), José A. Zandoval e Francisco C. Antonioli do Departamento de Ciências Biológicas (ESALQ/USP), pela amizade, ensinamentos e auxílios prestados.

Aos funcionários da secretaria de pós-graduação do Instituto de Biologia da UNICAMP e da secretaria do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, pela amizade e pela colaboração durante o desenvolvimento do presente trabalho.

Aos funcionários da Biblioteca Central (ESALQ/USP) e da Biblioteca do Instituto de Biologia (UNICAMP), pela amizade e pelos auxílios prestados.

Aos Professores Dra. Marina A. Moraes Dallaqua, Dr. Roberto Antonio Rodella e Dra. Sandra Maria Carmello-Guerreiro, pelas sugestões e críticas da pré-banca.

À Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da UNICAMP, por ter possibilitado a realização do presente trabalho.

Ao Departamento de Ciências Biológicas (ESALQ/USP), pelas condições fornecidas para a execução deste trabalho no Laboratório de Anatomia Vegetal.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES), pela bolsa de estudo concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Projeto Biota/Cerrado (Processo 00/12469-3), pelo apoio financeiro.

Aos meus amigos Juliana A. Fernando, Lucimara R. Antonioli, Larissa A. Moraes, Adônis Moreira, Ilana Urbano Bron, Carina Kozera, Divina A. A. Vilhalva, Patrícia Milan, Simone Pacheco Lombardi, Samira I. Elias, Lindolpho Capellari Júnior e Alessandra S. Penha, pela convivência agradável, pela amizade e companheirismo, pelo constante apoio e pelos auxílios prestados.

Às minhas irmãs Telma e Paula e ao meu cunhado Carlos, pelo incentivo e pelos auxílios prestados, e às minhas sobrinhas Carolina e Isabela, pelos agradáveis momentos de descontração.

Aos meus pais, Shinsaku e Kazuko, pelo carinho e pelo constante apoio.

E a todos que, direta ou indiretamente, incentivaram e colaboraram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	viii
SUMMARY.....	x
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1 Estudos morfo-anatômicos.....	4
2.2 Aspectos ecológicos e fisiológicos.....	9
2.3 Propagação vegetativa.....	13
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	16
3.1 Material botânico e caracterização das áreas de coleta.....	16
3.2 Estacas radiculares.....	18
3.3 Indução das raízes à formação de gemas em duas espécies arbóreas	18
3.4 Microscopia de luz.....	19
3.5 Germinação de sementes.....	20
4 RESULTADOS.....	21
4.1 Anatomia dos sistemas subterrâneos gemíferos de três espécies arbóreas florestais.....	21
4.1.1 Descrição sumária da anatomia da raiz gemífera.....	21
4.1.2 Origem das gemas.....	22
4.2 Indução e formação de gemas em sistemas radiculares de duas espécies arbóreas.....	24
4.3 Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos gemíferos de espécies herbáceo-subarbusivas do Cerrado.....	25
5 DISCUSSÃO.....	32
6 CONCLUSÕES.....	47
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	49
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51
ILUSTRAÇÕES.....	65

RESUMO

Os estudos sobre a morfologia externa e interna dos sistemas subterrâneos são de extrema importância para a identificação da sua natureza estrutural, pois permitem a utilização correta da terminologia que, muitas vezes, é empregada de maneira errônea. A ocorrência de sistemas subterrâneos gemíferos está estritamente relacionada com a sobrevivência das espécies em condições desfavoráveis do ambiente, favorecendo a regeneração dos ramos aéreos e/ou a propagação vegetativa das plantas. Esses conhecimentos fornecem subsídios para o manejo adequado dessas espécies em áreas perturbadas e para a propagação vegetativa de espécies de interesse econômico. Nesse contexto, este trabalho teve como objetivos: (1) estudar a origem das gemas em estacas radiculares das espécies arbóreas florestais *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) e *Bauhinia forficata* Link (Caesalpiaceae) a fim de verificar sua natureza reparativa ou adicional; (2) induzir a formação de gemas nos sistemas radiculares através do corte da parte aérea da planta ou do anelamento ou seccionamento das raízes laterais das espécies arbóreas florestais *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae) e *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpiaceae) para entender os possíveis fatores de indução; (3) caracterizar a natureza estrutural dos sistemas subterrâneos gemíferos das espécies herbáceo-subarbustivas *Baccharis subdentata* DC., *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC., *E. squalidum* DC., *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire, *Vernonia brevifolia* Less., *V. grandiflora* Less., *V. herbacea* (Vell.) Rusby e *V. platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae) ocorrentes no Cerrado para definir a terminologia correta destes sistemas, além de identificar a origem de suas gemas. Os resultados obtidos revelaram que as gemas formadas nas estacas radiculares das três espécies arbóreas são de origem reparativa, visto que são exógenas e se formam a partir do calo ou da proliferação do parênquima floemático, não sendo observados traços vasculares da gema no xilema secundário. Fragmentos da casca da raiz de *Bauhinia forficata* também formam gemas reparativas a partir do felogênio de cicatrização formado no calo localizado na face

interna da casca. No ensaio para induzir a formação de gemas em sistemas radiculares, *Hymenaea courbaril* não respondeu a nenhum dos testes de indução aplicados enquanto as raízes de *Esenbeckia febrifuga* formaram brotos quando houve a remoção da parte aérea da planta ou quando as raízes foram seccionadas, isolando-as da planta de origem. Os estudos dos sistemas subterrâneos gemíferos das espécies do Cerrado permitiram verificar a ocorrência de xilopódio em *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximilianii*, *E. squalidum* e *Vernonia grandiflora*, de raiz tuberosa em *Vernonia brevifolia* e de rizóforos em *Lucilia lycopodioides*, *Vernonia herbacea* e *V. platensis*. Nessas espécies, as gemas possuem diferentes sítios de iniciação, podendo ser de origem axilar ou a partir do câmbio vascular, do periciclo proliferado ou da proliferação do parênquima cortical.

SUMMARY

External and internal morphology studies of subterranean systems are extremely important to the identification of their structural origin because they allow the correct use of the terminology, which is frequently misused. The occurrence of bud-forming subterranean systems is strictly related to the survival of species in unfavorable environmental conditions, favoring shoot regeneration and/or the vegetative propagation of plants. This knowledge enables suitable management of these species in disturbed areas and the vegetative propagation of economically interesting species. In view of this, the present study aimed at: (1) studying the origin of buds on root cuttings of the forest tree species *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) and *Bauhinia forficata* Link (Caesalpinaceae) to verify their reparative or additional origin; (2) inducing bud formation on root systems through shoot cutting or lateral roots girdling or sectioning of the forest tree species *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae) and *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinaceae) to understand possible induction factors; (3) characterizing the structural origin of bud-forming subterranean systems of the herbaceous-undershrub species *Baccharis subdentata* DC., *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC., *E. squalidum* DC., *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire, *Vernonia brevifolia* Less., *V. grandiflora* Less., *V. herbacea* (Vell.) Rusby and *V. platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae) from the Cerrado to define the correct terminology for these systems, besides identifying the buds origin. Results showed that buds formed on root cuttings of the three tree species studied are reparative, as they are exogenous and formed from callus or from phloematic parenchyma proliferation with no bud vascular traces being observed in the secondary xylem. Fragments of *Bauhinia forficata* root bark also form reparative buds from healing phellogen formed in callus in the bark's inner side. In the attempt of bud induction on root systems, *Hymenaea courbaril* did not respond to any of the induction tests, while *Esenbeckia febrifuga* roots formed suckers when the shoot was cut or roots were sectioned and isolated from the original plant. The study of bud-forming subterranean systems of species from the

Cerrado evidenced the occurrence of xylopodium in *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximilianii*, *E. squalidum* and *Vernonia grandiflora*, tuberous root in *Vernonia brevifolia* and rhizophores in *Lucilia lycopodioides*, *Vernonia herbacea* and *V. platensis*. Buds in these species have different initiation sites and can either be of axillary origin or originated from the vascular cambium, the proliferated pericycle or the cortical parenchyma proliferation.

1 INTRODUÇÃO

A ocorrência de sistemas subterrâneos gemíferos tem sido verificada em numerosas espécies da flora mundial (Rizzini & Heringer, 1961, 1962, 1966; Lacey & Johnston, 1990; Jeník, 1994).

A formação de gemas em sistemas subterrâneos geralmente tem sido observada e associada às espécies que estão sujeitas a algum tipo de perturbação ambiental (Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Lacey & Johnston, 1990; Tourn et al., 1999). A presença de tais sistemas permite a sobrevivência das plantas durante os períodos ou condições desfavoráveis através do armazenamento de água (Rawitscher & Rachid, 1946; Rachid, 1947; Rizzini & Heringer, 1961; Paviani, 1977) e de compostos de reserva (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981; Dietrich & Figueiredo-Ribeiro, 1985; Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Dietrich et al., 1988; Figueiredo-Ribeiro, 1993; Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Carvalho & Dietrich, 1996) e como estruturas de propagação vegetativa (Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Lacey & Johnston, 1990).

As gemas presentes nos sistemas subterrâneos ficam protegidas no interior do solo (Rawitscher & Rachid, 1946; Coutinho, 1980) e, desse modo, possibilitam a regeneração da parte aérea morta devido a uma seca prolongada (Ferri, 1944) ou a ação do fogo (Rachid-Edwards, 1956; Coutinho, 1976, 1990a,b, 2002; Machado, 1991; Penha, 1998; Hayashi et al., 2001) ou, simplesmente, devido ao ciclo fenológico da planta (Barroso, 1986; Carvalho, 1991).

No Brasil, a ocorrência de raízes gemíferas em espécies arbóreas florestais tem sido verificada em ambientes sujeitos à ação do fogo (Rodrigues et al., 1990; Matthes, 1992; Castellani & Stubblebine, 1993; Penha, 1998; Hayashi et al., 2001). As queimadas provocam injúrias ou até mesmo a morte da parte aérea da planta (Lacey & Johnston, 1990; Penha, 1998), interferindo no fenômeno da dominância apical (Eliasson, 1961, 1969, 1971a,b; Farmer, 1962; Lacey & Johnston, 1990). Outros fatores que influenciam a formação de gemas em raízes são o corte da parte aérea da planta (Farmer, 1962; Lacey & Johnston,

1990; Paukkonen et al., 1992), as lesões ou injúrias provocadas na raiz (Priestley & Swingle, 1929; Rizzini & Heringer, 1966; Burrows, 1990; Lacey & Johnston, 1990; Baird et al., 1992; Bell, 1993) e a exposição da raiz à luz (Carlson et al., 1964; Charlton, 1965; Lacey & Johnston, 1990; Saner et al., 1995).

No Cerrado e em campos rupestres, a formação de gemas nos diversos tipos de sistemas subterrâneos está relacionada à estratégia adaptativa das plantas aos períodos de seca e à ação dos fogos periódicos (Rachid-Edwards, 1956). Nestes ambientes, os principais tipos de sistemas subterrâneos gemíferos são as raízes gemíferas, raízes tuberosas, xilopódios, sóboles e rizóforos (Rachid, 1947; Rizzini & Heringer, 1961, 1962, 1966; Rizzini, 1965; Paviani, 1977, 1978, 1987; Menezes et al., 1979; Sajo & Menezes 1986a,b; Apezato-da-Glória & Estelita, 1995, 2000; Paviani & Magalhães, 1996).

A fragmentação dos sistemas subterrâneos gemíferos pode levar à propagação vegetativa das plantas (Rizzini & Heringer, 1961, 1966; Carvalho, 1991), sendo de grande importância na natureza, visto que muitas espécies que possuem tais sistemas não produzem sementes ou as produzem em pequenas quantidades (Graziano, 1990; Carvalho, 1991). Além da importância ecológica, a formação de gemas em sistemas subterrâneos também tem relevância quando se trata de propagar plantas de interesse econômico, como as espécies que acumulam compostos de reserva em seus sistemas subterrâneos (Dietrich et al., 1988; Graziano, 1990; Rocha & Menezes, 1997).

Um dos aspectos pouco explorado pelos pesquisadores diz respeito à natureza dos sistemas subterrâneos, tanto em relação aos estudos organográficos como anatômicos, mesmo em plantas brasileiras (Andreatta & Menezes, 1999). Em geral, as observações morfológicas externas utilizadas para a classificação de tais sistemas muitas vezes não são esclarecedoras (Rocha & Menezes, 1997), além de existir uma ampla variedade de termos para designar estas estruturas subterrâneas. Devido a esses fatores, o mesmo sistema pode estar citado na literatura com diferentes terminologias (Graziano, 1990; Rocha & Menezes, 1997; Andreatta & Menezes, 1999; Apezato-da-Glória & Estelita, 2000).

Os sistemas subterrâneos possuem diferentes características morfo-anatômicas (Dietrich & Figueiredo-Ribeiro, 1985; Sajo & Menezes, 1986b), podendo apresentar natureza estrutural complexa. Visto que os sistemas subterrâneos podem ter origem radicular, caulinar ou mista, as observações baseadas somente na morfologia externa são

insuficientes para identificar sua natureza estrutural e, conseqüentemente, análises anatômicas são fundamentais.

Considerando-se a importância ecológica dos sistemas subterrâneos gemíferos e visando ampliar os conhecimentos morfo-anatômicos de tais sistemas, o presente trabalho teve como objetivos:

- estudar a origem das gemas em estacas radiculares das espécies arbóreas florestais *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) e *Bauhinia forficata* Link (Caesalpiniaceae) a fim de verificar sua natureza reparativa ou adicional;
- induzir a formação de gemas nos sistemas radiculares através do corte da parte aérea da planta ou do anelamento ou seccionamento das raízes laterais das espécies arbóreas florestais *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae) e *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpiniaceae) para entender os possíveis fatores de indução;
- caracterizar a natureza estrutural dos sistemas subterrâneos gemíferos das espécies herbáceo-subarbustivas *Baccharis subdentata* DC., *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC., *E. squalidum* DC., *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire, *Vernonia brevifolia* Less., *V. grandiflora* Less., *V. herbacea* (Vell.) Rusby e *V. platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae) ocorrentes no Cerrado para definir a terminologia correta destes sistemas, além de identificar a origem de suas gemas.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Estudos morfo-anatômicos

As observações sobre os sistemas subterrâneos gemíferos são, em geral, baseadas na sua morfologia externa, sendo necessária a realização de estudos anatômicos para a identificação de sua natureza estrutural (Rizzini & Heringer, 1966).

No Brasil, inicialmente, os trabalhos sobre a morfologia externa dos sistemas subterrâneos gemíferos foram realizados em plantas provenientes, principalmente, do Cerrado (Rawitscher & Rachid, 1946; Rachid, 1947; Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Rizzini, 1965, entre outros). Posteriormente, as investigações passaram a incluir análises anatômicas, destacando-se os trabalhos de Menezes et al. (1969, 1979), Figueiredo (1972), Paviani (1977, 1978, 1987), Achutti (1978), Kirizawa (1981), Sajo & Menezes (1986a,b), Machado (1991), Appezzato-da-Glória & Estelita (1995, 2000), entre outros.

Ao observar que os diversos trabalhos sobre sistemas subterrâneos encontravam-se dispersos na literatura, Appezzato-da-Glória (2003) reuniu os principais trabalhos em seu livro intitulado “Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil”. Nesse livro, a autora descreve o início dos estudos sobre os sistemas subterrâneos no Brasil até o presente momento, além de enfatizar as principais características que diferenciam os diversos tipos de sistemas existentes. É uma importante referência, uma vez que esclarece diversas dúvidas e reúne os principais trabalhos sobre os sistemas subterrâneos.

Os sistemas subterrâneos gemíferos apresentam diferentes características morfo-anatômicas (Appezzato-da-Glória, 2003) e, portanto, recebem diferentes denominações. Alguns tipos encontrados são:

a) Raiz gemífera

As raízes gemíferas correspondem às raízes longas, superficiais, paralelas à superfície do solo, originadas na porção superior da raiz pivotante ou na região de transição

entre o caule e a raiz. São capazes de formar gemas adventícias e, portanto, emitir ramos caulinares aéreos. Do ponto de vista anatômico, a estrutura radicular é confirmada pela ausência de medula na porção central da estrutura, que é ocupada pelo xilema exarco (Rizzini & Heringer, 1962, 1966).

Geralmente, os estudos das espécies arbóreas que apresentam raízes gemíferas estão relacionados aos aspectos ecológicos e fitossociológicos (Lacey & Johnston, 1990; Rodrigues et al., 1990; Castellani & Stubblebine, 1993; Penha, 1998; Rodrigues, 1999), sendo que os estudos anatômicos de espécies da floresta tropical brasileira são escassos (Hayashi, 1998; Hayashi et al., 2001).

Os sítios de formação das gemas nas raízes variam amplamente entre as espécies, sendo que diversos tecidos da raiz podem estar envolvidos na formação do primórdio de gema. Conseqüentemente, os padrões de desenvolvimento variam consideravelmente dependendo da região da raiz na qual ocorre a formação da gema (Peterson, 1975).

Peterson (1975) reconhece 6 sítios de formação de gemas em raízes: (1) periciclo (Taylor, 1926; Sandberg, 1951; Myers et al., 1964; Bonnett & Torrey, 1966; Bosela & Ewers, 1997); (2) felogênio e outros tecidos derivados do periciclo (Murray, 1957; Bakshi & Coupland, 1959; Burrows, 1990); (3) córtex, relacionado às raízes laterais (Wilson, 1927; Bakshi & Coupland, 1960; Charlton, 1965, 1966; Polowick & Raju, 1982; Baird et al., 1992); (4) córtex, não relacionado às raízes laterais (Wardlaw, 1953; Bell, 1993); (5) ápice radicular (Peterson, 1970); (6) calo radicular (Priestley & Swingle, 1929; Lacey & Johnston, 1990; Bell, 1993; Hayashi, 1998; Hayashi et al., 2001).

Quanto à forma de origem, as gemas podem ser adicionais ou reparativas, de acordo com a classificação de Wittrock (1884, apud Raju et al., 1966). As gemas adicionais são formadas durante o crescimento inicial das raízes não injuriadas, tendem a ser endógenas, formando-se em frente aos pólos de protoxilema e ao acompanhar o crescimento secundário da raiz, localizam-se nas proximidades do câmbio vascular, de modo que traços vasculares contínuos com o centro da raiz são formados no xilema secundário (Sandberg, 1951; Bosela & Ewers, 1997). Por outro lado, as gemas reparativas são formadas *de novo* a partir de tecidos radiculares pré-existentes ou a partir do calo em resposta a senescência, injúria ou outros tipos de perturbação, em qualquer período do crescimento secundário da raiz, sendo

de origem exógena, podendo os traços vasculares serem ausentes ou, se presentes, não atingirem o centro da raiz (Bosela & Ewers, 1997).

b) Raiz tuberosa

As raízes de reserva são tuberosas por causa da abundância de tecido parenquimático de reserva, o qual é permeado pelo tecido vascular (Esau, 1965).

A formação de gemas em raízes tuberosas tem sido descrita para algumas espécies. Em *Cochlospermum regium* (Mart. & Schr.) Pilger (Cochlospermaceae), a raiz tuberosa é constituída pelo eixo hipocótilo-radicular, que apresenta grande produção de parênquima xilemático devido à atividade do câmbio vascular. Quando o eixo subterrâneo é seccionado em vários níveis, as gemas se formam na superfície do corte e também ao longo do sistema subterrâneo. Na porção radicular, a gema se origina entre o parênquima cortical e a faixa cambial (Kirizawa, 1981).

Em *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae), a tuberização da raiz também é decorrente da produção de tecidos vasculares secundários com grandes quantidades de células parenquimáticas a partir do câmbio vascular. Em alguns exemplares dessas espécies, o hipocótilo pode constituir uma pequena parte do órgão tuberoso (Apezzato-da-Glória & Estelita, 2000). Nessas duas espécies, as raízes tuberosas formam gemas a partir do câmbio vascular, sendo que *Mandevilla illustris* apresenta um segundo sítio de formação de gemas, ou seja, o câmbio vascular de nódulos vasculares localizados no parênquima cortical (Apezzato-da-Glória & Estelita, 1995).

c) Rizóforo

Corresponde à porção caulinar subterrânea das plantas que apresentam sistema de ramificação caulinar bipolar, ou seja, um sistema aéreo e um subterrâneo; possui gemas e é responsável pela formação do sistema radicular adventício (Menezes et al., 1979). Origina-se pelo desenvolvimento da gema cotiledonar ou pelo intumescimento do hipocótilo, ocorrendo tanto em monocotiledôneas quanto em dicotiledôneas (Menezes et al., 1979; Sajo & Menezes, 1986a,b; Rocha & Menezes, 1997; Andreatta & Menezes, 1999; Melo-de-Pinna, 2000; Cardoso, 2001).

Este sistema subterrâneo gemífero foi descrito para as angiospermas, primeiramente, em *Vernonia psilophylla* DC. e *V. linearifolia* Less. (Asteraceae) por Menezes et al. (1979), que observaram a ocorrência do sistema de ramificação caulinar bipolar nessas plantas. Estes autores sugeriram o termo rizóforo para tal sistema caulinar subterrâneo por ser portador de raízes e por apresentar crescimento geotrópico positivo, em analogia com o que ocorre em *Selaginella*. Após este trabalho, a ocorrência de rizóforos foi registrada em outras espécies de Asteraceae (Sajo & Menezes, 1986a,b; Melo-de-Pinna, 2000), em Dioscoreaceae (Rocha & Menezes, 1997; Cardoso, 2001) e em Smilacaceae (Andreatta & Menezes, 1999).

Sajo & Menezes (1986a) constataram que o espessamento do rizóforo de *Vernonia psilophylla* DC., *V. linearis* (Spreng.) e *V. sessilifolia* Less. (Asteraceae) resulta do crescimento secundário, não usual, por meio da formação de câmbios acessórios concêntricos no xilema. Em trabalho subsequente, Sajo & Menezes (1986b) verificaram que, nessas espécies, os primeiros rizóforos se originam a partir do desenvolvimento das gemas cotiledonares, as quais apresentam crescimento geotrópico positivo. As gemas axilares presentes nos rizóforos formam, em geral, novos rizóforos, mas se estes sistemas subterrâneos forem mantidos na presença de luz, essas gemas se desenvolvem em caules aéreos.

Menezes (1993, apud Rocha & Menezes, 1997) também emprega o termo rizóforo em substituição às raízes suportes de *Rhizophora mangle* L., visto que tais “raízes suportes”, na realidade, apresentam natureza estrutural caulinar e contêm, na extremidade, cordões de procâmbio e periciclo capazes de desenvolver raízes ao tocar o substrato.

Em Dioscoreaceae, o sistema subterrâneo pode apresentar grande diversidade morfológica (Cardoso, 2001). De acordo com o estudo de Rocha & Menezes (1997), os rizóforos de *Dioscorea kunthiana* Uline ex R. Knuth são constituídos por um eixo não espessado que forma, de espaço em espaço, estruturas tuberizadas e achatadas dorsiventralmente. Apesar de não ter sido estudada a origem de tal sistema subterrâneo, estas autoras sugerem como sendo formado a partir de uma gema cotiledonar, diferentemente do fato observado por Cardoso (2001) em *D. anomala* (Kunth) Gris e *D. debilis* Ex. R. Knuth, cujo rizóforo se origina pelo crescimento do hipocótilo. Em *D. kunthiana*, o rizóforo possui nós e entrenós nítidos, características não visualizadas nos rizóforos de *D. anomala* e *D. debilis*. Nestas três espécies, a presença de gemas adventícias foi observada nos rizóforos, os

quais carecem de um meristema apical e cujo desenvolvimento é devido à atividade do meristema de espessamento secundário (MES).

Em *Smilax quiquenervia* (Smilacaceae), o rizóforo se origina no nó cotiledonar, a partir de uma gema protegida pela bainha cotiledonar. O espessamento do órgão resulta da atividade do meristema de espessamento primário através da formação de feixes vasculares (Andreatta & Menezes, 1999).

Melo-de-Pinna (2000), estudando 11 espécies de *Richtera* (*R. amplexifolia*, *R. angustifolia*, *R. arenaria*, *R. conduplicata*, *R. hatschbachii*, *R. lanata*, *R. polymorpha*, *R. polyphylla*, *R. radiata*, *R. riparia* e *R. stenophylla*) de campos rupestres, verificou que o rizóforo dessas espécies de Asteraceae origina-se a partir do crescimento do próprio hipocótilo. A presença de rizóforo também foi observada em *Ianthopappus corymbosus*, mas a autora não faz nenhuma referência em relação à sua origem.

d) Xilopódio

O xilopódio é um órgão túbero-lenhoso, perene, gemífero, formado pela tuberização do hipocótilo ou deste juntamente com a porção superior da raiz primária. Sobrevive às estações secas e rebrota no início das estações chuvosas a partir dos restos de ramos persistentes da porção superior do órgão, se a parte aérea for eliminada durante o período da seca (Rizzini, 1965).

De acordo com Rizzini (1965), o tipo de germinação da semente pode influenciar o processo de tuberização do xilopódio. Se a germinação for hipógea, não havendo hipocótilo individualizado, o xilopódio se forma a partir da tuberização da porção superior da raiz primária. Caso contrário, se a germinação for epígea, a tuberização inicia-se pelo hipocótilo e, posteriormente, estende-se à porção superior da raiz primária.

A presença de xilopódio tem sido registrada para várias espécies, sendo que estudos anatômicos foram realizados em *Ocimum nudicaule* Benth. (Lamiaceae) por Figueiredo (1972), em *Brasilia sickii* G.M. Barroso (Asteraceae) por Paviani (1977, 1978, 1987), em *Styrax camporum* Pohl. (Styracaceae) por Machado (1991), em *Baccharis pseudotenuifolia* Teodoro (Asteraceae) por Marinho (1996), *Marcetia taxifolia* (St. Hill.) DC. (Melastomataceae) por Vale (1999), em *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e *M. velutina* (Mart. ex Stedelm.) Woodson (Apocynaceae) por Appezzato-da-Glória & Estelita (2000) e

em *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae) por Milanez (2002). O xilopódio, em geral, possui mais de um eixo de simetria devido ao processo de auto-enxertia natural da base dos ramos aéreos (Apezzato-da-Glória, 2003).

A presença de gemas é uma das principais características do xilopódio. No xilopódio de *Brasilia sickii*, a gema está sempre associada a uma área parenquimática, sendo que sua presença é mais freqüente no nível do hipocótilo do que no nível da estrutura radicular (Paviani, 1987). Em *Marcetia taxifolia*, o xilopódio possui um grande número de gemas que, inicialmente, surgem de acordo com a filotaxia, mas com o desenvolvimento do xilopódio, este padrão deixa de existir devido à distribuição desordenada dos tecidos meristemáticos caulinares e radiculares (Vale, 1999).

2.2 Aspectos ecológicos e fisiológicos

Após as queimadas, muitos indivíduos arbóreos remanescentes ao fogo rebrotam a partir de gemas formadas na base do tronco ou nos sistemas subterrâneos (Armando, 1994; Hoffmann, 1998, 1999; Rodrigues, 1999). Em regiões sujeitas à ação de fogos periódicos ou a outros tipos de distúrbios, o desenvolvimento de brotos em sistemas subterrâneos é uma característica vantajosa ao promover o rápido restabelecimento da cobertura vegetal (Uhl, 1982; Lacey & Johnston, 1990; Rodrigues, 1999).

Em geral, a ocorrência de raízes gemíferas está relacionada a algum tipo de perturbação ambiental (Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Lacey & Johnston, 1990; Tourn et al., 1999), sendo que vários fatores podem influenciar a indução das gemas (Lacey & Johnston, 1990).

Algumas espécies são capazes de emitir brotos a partir dos sistemas radiculares se o tronco caulinar for morto devido à alta intensidade do fogo durante as queimadas (Lacey & Johnston, 1990). Rodrigues et al. (1990), Matthes (1992), Castellani & Stubblebine (1993), Penha (1998), Rodrigues (1999) e Hayashi et al. (2001) observaram que certas espécies arbóreas e arbustivas de florestas semidecíduas brasileiras regeneram através das raízes gemíferas, logo após a ocorrência de fogo.

No levantamento realizado em um remanescente florestal atingido por freqüentes incêndios, Penha (1998) e Rodrigues (1999) verificaram, respectivamente, a ocorrência de

10 e 27 espécies arbóreas apresentando raízes gemíferas. Segundo estes autores, a maioria dessas espécies são características dos estádios iniciais do processo de sucessão secundária, sendo classificadas como pioneiras e secundárias iniciais. Em uma área de floresta tropical, Kauffman (1991) também observou a formação de brotos em espécies arbóreas a partir de sistemas subterrâneos como resposta à ação do fogo.

O intervalo entre as queimadas é um fator importante para o restabelecimento das espécies arbóreas, sendo que intervalos curtos podem reduzir a população dessas espécies (Armando, 1994) ou selecionar as espécies que apresentam raízes gemíferas em detrimento das espécies não tolerantes ao fogo (Hoffmann, 1998). O fogo é um fator que influencia não somente as características estáticas das comunidades, mas também a sua dinâmica (Coutinho, 1976).

Segundo Hartmann et al. (1997), em muitas espécies lenhosas, as gemas formam-se em raízes de plantas intactas, como verificado por Brown (1977a) em *Liquidambar styraciflua*. Entretanto, em outras, as gemas se formam se o sistema radicular for injuriado (Priestley & Swingle, 1929; Rizzini & Heringer, 1966; Burrows, 1990; Lacey & Johnston, 1990; Baird et al., 1992; Bell, 1993), com as gemas se diferenciando no calo formado na região do ferimento (Priestley & Swingle, 1929; Lacey & Johnston, 1990; Bell, 1993). Em *Araucaria cunninghamii*, o desenvolvimento das gemas está condicionado às raízes injuriadas (Burrows, 1990).

A exposição à luz é um outro fator que favorece a formação de gemas nas raízes de *Linaria vulgaris* (Charlton, 1965; Saner et al., 1995) e *Liquidambar styraciflua* (Brown, 1977a). Em *Pediomelum subacaule*, Baskin & Baskin (1990) verificaram que a temperatura está relacionada com a formação de gemas nas raízes. Nesta espécie, embora as gemas sejam ativadas na primavera, atravessam o verão com baixos níveis de desenvolvimento, provavelmente devido às altas temperaturas, e somente no outono encontram condições adequadas de umidade e temperatura.

O mecanismo fisiológico que regula a formação de gemas nas raízes está relacionado ao fenômeno da dominância apical (Eliasson, 1961, 1969, 1971a,b; Farmer, 1962; Lacey & Johnston, 1990). Carlson (1965) sugere que os reguladores vegetais provenientes da parte aérea (auxinas) e raízes (citocininas) interagem no controle da formação de gemas nas raízes

e, em geral, o desenvolvimento de brotos nas raízes é inibido pela auxina translocada da parte aérea para o sistema radicular (Eliasson, 1969, 1971a,b; Farmer, 1962).

Em *Populus tremuloides*, a capacidade de emitir brotos a partir do sistema radicular é aumentada após o corte da parte aérea ou o seccionamento da raiz (Sandberg, 1951). Em experimentos com anelamento das raízes laterais de *Liquidambar styraciflua*, as gemas são liberadas da dormência no lado distal do sistema radicular (Brown, 1977a). Segundo Farmer (1962), em espécies de *Populus*, o anelamento do caule ou da raiz ou o seccionamento da raiz estimulam a formação de gemas nas raízes ao interromper o movimento basípeto da auxina. Tratamentos como a remoção do ápice e das gemas axilares e a paralisação do crescimento da parte aérea relacionada com o fotoperíodo também induzem a formação de brotos nas raízes (Carlson et al., 1964; Carlson, 1965; Eliasson, 1971b) ao reduzir os níveis de auxina nos sistemas radiculares (Eliasson, 1971b).

Quanto às citocininas, é difícil afirmar se estes hormônios influenciam diretamente na formação das gemas ou somente induzem a produção do calo no qual as gemas se formam (Peterson, 1975). Em estacas radiculares, a aplicação de citocininas geralmente promove a formação de brotos, mas pode inibir o desenvolvimento das raízes (Kefford & Caso, 1972; MacDonald, 1993). Entretanto, em algumas espécies não foi verificado nenhum efeito das citocininas no número de gemas (Charlton, 1965).

Da mesma forma que as raízes gemíferas, a remoção da dominância apical, por meio do desfolhamento ou de danos causados geralmente pelo fogo ou corte, estimula a brotação das gemas do 'lignotuber' (Mibus & Sedgley, 2000).

Em relação às plantas do Cerrado, nas camadas mais superficiais do solo, que podem secar durante certa época do ano, encontram-se sistemas subterrâneos espessados, geralmente lignificados e, ao mesmo tempo, ricos em água e substâncias de reserva (Rawitscher & Rachid, 1946). Muitas espécies só vegetam na época das chuvas, ou seja, no verão, permanecendo no período da seca subterraneamente sob a forma de xilopódios (Ferri, 1944). Os tubérculos iniciais, sendo órgãos de reserva, permitem o estabelecimento da planta nas fases em que as raízes ainda não alcançam as camadas mais profundas do solo, as quais garantem a sobrevivência de muitas espécies (Jeronymo & Paviani, 1992). Segundo Rachid-Edwards (1956), sistemas subterrâneos como xilopódios, bulbos, rizomas, tubérculos e raízes tuberosas conferem a certas plantas resistência às condições desfavoráveis, como a

seca e o fogo. O aquecimento da superfície do solo pela radiação solar pode ter sido a primeira causa que levou as plantas a se adaptarem à vida dentro do solo, seguido posteriormente pelo fator fogo (Rawitscher & Rachid, 1946).

A formação do xilopódio é determinada principalmente pelo patrimônio genético da espécie ou pela interação entre o genótipo e os fatores ambientais (Rizzini, 1965). Em *Mimosa multipinna* Benth, a formação do xilopódio depende do fator edáfico, sendo que o clima exerce papel secundário, apenas no sentido de favorecer ou retardar o desenvolvimento do órgão (Rizzini, 1963). De acordo com Machado (1991), a formação do xilopódio em *Styrax camporum* Pohl. está relacionada ao fator genético. Comparando populações de *Marctia taxifolia* (St. Hill.) DC. em duas áreas distintas, Vale (1999) observou a presença do xilopódio somente em indivíduos da população da Serra do Cipó (MG), enquanto os sistemas subterrâneos dos indivíduos da Restinga de Maricá (RJ) eram constituídos pelas raízes pivotantes. Esse autor acredita que, para essa espécie, a formação do xilopódio e o fenótipo da parte aérea da planta são devido a três motivos: (1) potencialidade genotípica da espécie para desenvolver tal estrutura como resposta aos fatores ambientais; (2) presença de fogo periódico; (3) condições edáficas, devido à grande quantidade de cascalho e pedregulhos de quartzito branco da Serra do Cipó.

Em experimentos realizados por Coutinho (1976), a temperatura da superfície do solo, durante uma queimada no Cerrado, atingiu o valor máximo de 74°C. Entretanto, em pequenas profundidades (2-5 cm abaixo do nível do solo), a temperatura se eleva em alguns graus e, por esta razão, a camada superficial do solo funciona como um perfeito isolante térmico, protegendo os sistemas subterrâneos e, conseqüentemente, permitindo que estas estruturas consigam sobreviver e brotar poucos dias após a passagem do fogo (Coutinho, 1990a).

Segundo Rachid-Edwards (1956), *Imperata brasiliensis* Trin. e *Tristachya leiostachya* N. ab. E. são duas espécies de gramíneas muito resistentes às queimadas. A regeneração da parte aérea ocorre através da formação de novos brotos a partir dos sistemas subterrâneos denominados, pela autora, de rizoma e xilopódio, respectivamente. Em *Mandevilla illustris* e *M. velutina*, as raízes tuberosas formam gemas sob condições normais ou de injúria (Apezzato-da-Glória & Estelita, 1995). Em espécies de *Vernonia*, a luz induz o desenvolvimento de caules aéreos a partir das gemas axilares dos rizóforos, as quais

normalmente dariam origem a novas ramificações dos rizóforos sob ausência de luz (Sajo & Menezes, 1986b).

Muitas espécies do Cerrado apresentam crescimento estacional e possuem sistemas subterrâneos gemíferos que acumulam compostos de reserva (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981; Dietrich & Figueiredo-Ribeiro, 1985; Dietrich et al., 1988; Figueiredo-Ribeiro, 1993; Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Carvalho & Dietrich, 1996). O conteúdo dos carboidratos de reserva do xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981) e dos rizóforos de *Vernonia herbacea* (Carvalho, 1991; Asega, 2003) varia de acordo com a fenologia da planta. Devido à importância ecológica e econômica dos compostos de reserva, estudos bioquímicos de tais compostos e suas relações com o ciclo estacional das plantas têm sido realizados para diversas espécies do Cerrado (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981; Dietrich & Figueiredo-Ribeiro, 1985; Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Carvalho, 1991; Asega, 2003).

2.3 Propagação vegetativa

Em muitos casos, os sistemas subterrâneos gemíferos podem ser utilizados como estruturas de propagação vegetativa (Rizzini & Heringer, 1961, 1966; Carvalho, 1991; Bell, 1993).

Em relação às raízes gemíferas, a perturbação do ambiente interfere na reprodução por sementes e estimula a gemação radicular. Tais raízes gemíferas ficam protegidas no solo e em conexão com o sistema subterrâneo axial capaz de nutri-las continuamente, o que não ocorre com as plântulas provenientes de sementes, que precisam se estabelecer no habitat, enfrentando as condições adversas do ambiente (Rizzini & Heringer, 1966).

Hoffmann (1998, 1999), estudando os efeitos do fogo sobre a reprodução sexuada e a propagação vegetativa no Cerrado brasileiro, verificou que o fogo estimula a produção de brotos em raízes de *Myrsine guianensis*, *Roupala montana* e *Rourea induta* mas reduz a reprodução por sementes. Segundo esse autor, isto ocorre porque: (1) os brotos formados nas raízes são mais tolerantes às queimadas do que as plântulas originadas a partir das sementes; (2) o fogo destrói as sementes, flores ou estruturas reprodutivas em desenvolvimento e (3) os indivíduos que se reproduzem vegetativamente possuem tamanho menor do que aqueles que

precisam atingir a maturidade para a reprodução sexuada, sendo que estes últimos, muitas vezes, nem atingem a maturidade sexual devido aos fogos periódicos.

A formação de populações clonais é uma característica das espécies que apresentam raízes gemíferas (Hoffmann, 1999; Rodrigues, 1999). Após o desenvolvimento do broto, pode ocorrer o rompimento da raiz na porção situada entre o broto e a planta de origem através do necrosamento dos tecidos radiculares (Penha, 1998; Rodrigues, 1999) e o desenvolvimento de raízes adventícias na base do caule dos brotos jovens (Rodrigues, 1999). As raízes de *Piptocarpha rotundifolia*, quando danificadas e isoladas da planta de origem, formam gemas adventícias que favorecem a propagação vegetativa e condicionam a formação de agrupamentos de plantas em diversas fases de desenvolvimento (Achutti, 1978). Uma outra forma de propagação vegetativa é a utilização de estacas radiculares de espécies que apresentam potencial gemífero, como observado em *Machaerium stipitatum* e *Centrolobium tomentosum* por Hayashi (1998).

Segundo Mibus & Sedgley (2000), as gemas presentes no 'lignotuber' constituem uma fonte de propágulos clonais, uma vez que são derivadas de tecidos ontogeneticamente jovens na base do caule.

Annona pygmaea propaga-se vegetativamente por meio dos sóboles (Paviani, 1978) enquanto *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. pode ser propagada por meio de fragmentos de xilopódio (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981).

Nas espécies de *Vernonia* estudadas por Sajo & Menezes (1986b) e em *Vernonia herbacea* (Carvalho, 1991), o rizóforo constitui uma importante unidade de propagação vegetativa da planta, uma vez que a maior parte dos aquênios formados por essas espécies não possui sementes no seu interior. Segundo Sasaki et al. (1999), as sementes de *V. herbacea* apresentam baixa taxa de germinação pois apenas 15% das sementes possuem embrião. A propagação vegetativa dessa espécie por meio de fragmentos de rizóforos pode ser obtida durante o ano todo, embora a brotação seja mais eficiente durante a primavera (Carvalho, 1991).

As raízes tuberosas de certas espécies, quando seccionadas, também são capazes de formar gemas, como em *Cochlospermum regium* (Kirizawa, 1981) e em *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apezzato-da-Glória & Estelita, 1995), podendo ser utilizadas como estruturas de propagação vegetativa.

Em *Solanum tuberosum* (batata inglesa), os tubérculos são usados para propagação, sendo que os novos tubérculos se originam nas extremidades de longos estolões (Hayward, 1953). Em plantas que formam bulbos ou cormos, as gemas localizadas nas axilas das folhas podem se desenvolver em novas estruturas, ou seja, em novos bulbos ou cormos, respectivamente (Bell, 1993). Em *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae), na axila das escamas mais internas, formam-se estolões que possuem bulbilhos na sua extremidade e, quando estes estolões se degeneram, os bulbilhos tornam-se independentes, originando novos indivíduos (Estelita-Teixeira, 1977).

Graziano (1990), estudando o potencial de propagação vegetativa de *Xanthosoma sagittifolium* L., uma arácea comestível, constatou que o sistema subterrâneo dessa planta é constituído por três unidades diferentes: cormo, estolão e cormilho (intumescimento da base do pecíolo). Segundo essa autora, qualquer região do órgão subterrâneo pode ser utilizada na propagação vegetativa da espécie, sendo uma forma fácil e rápida de se obter novas plantas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material botânico e caracterização das áreas de coleta

As espécies estudadas no presente trabalho estão listadas na Tabela 1, assim como o local de coleta e o herbário em que o material botânico foi depositado. O material botânico corresponde à coleta de fragmentos da parte aérea ou a planta inteira, para a confecção das exsiccatas, e de sistemas subterrâneos ou fragmentos deles, para os estudos anatômicos. O número de exemplares foi coletado de acordo com a disponibilidade do material botânico e pelo menos um exemplar foi depositado nos herbários.

Tabela 1. Relação das espécies estudadas, indicando a família, o local da coleta e o herbário em que as exsiccatas foram depositadas.

Espécie	Família	Local da coleta	Herbário*
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (St. Hil.) Juss. ex Mart.	Rutaceae	Campinas	UEC 35777
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	Mimosaceae	Campinas	UEC 35781
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Caesalpiniaceae	Piracicaba	ESA 81064 (parque)
<i>Bauhinia forficata</i> Link	Caesalpiniaceae	Piracicaba	ESA 81065 (mata do Pomar)
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Caesalpiniaceae	Piracicaba	não incluída**
<i>Baccharis subdentata</i> DC.	Asteraceae	Botucatu	ESA 81067
<i>Eupatorium maximilianii</i> Schrad. ex DC.	Asteraceae	Mogi Guaçu	UEC 118442
<i>Eupatorium squalidum</i> DC.	Asteraceae	Mogi Guaçu	UEC 118440
<i>Lucilia lycopodioides</i> (Less.) S.E. Freire	Asteraceae	Botucatu	ESA 81070
<i>Vernonia brevifolia</i> Less.	Asteraceae	Mogi Guaçu	ESA 81071
<i>Vernonia grandiflora</i> Less.	Asteraceae	Pratânia	ESA 82474
<i>Vernonia herbacea</i> (Vell.) Rusby	Asteraceae	Mogi Guaçu	UEC 118434
<i>Vernonia platensis</i> (Spreng.) Less.	Asteraceae	Botucatu	ESA 81068

* UEC – Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas.

ESA – Herbário do Departamento de Ciências Biológicas da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo.

**não incluída em herbário pois a espécie encontrava-se na fase vegetativa.

Para a confecção das estacas radiculares, segmentos de raiz de *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae) e *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) foram coletados na mata Santa Elisa, um remanescente de Floresta Estacional Semidecidual localizado no Centro Experimental de Campinas do Instituto Agrônomo, município de Campinas, Estado de São Paulo, entre as coordenadas 22°54'S e 47°05'W, a uma altitude média de 694 m (Penha, 1998).

O material botânico de *Bauhinia forficata* Link (Caesalpiniaceae) foi coletado no Parque “Philippe Westin Cabral de Vasconcellos” (parte aérea para confecção da exsicata e segmentos de raiz para a confecção de estacas) e na mata do Pomar (parte aérea para confecção de exsicata e fragmentos da casca da raiz para estudos anatômicos), sendo ambas as áreas pertencentes à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP), município de Piracicaba, Estado de São Paulo, entre as coordenadas 22°42'S e 47°38'W.

A escolha dessas espécies foi baseada no levantamento realizado por Penha (1998), que identificou as espécies arbóreas que apresentam raízes gemíferas em um fragmento florestal, após a ocorrência de incêndio. A natureza estrutural radicular de várias dessas espécies foi estudada por Hayashi et al. (2001) mas a origem das gemas não foi determinada para todas as espécies, pois estas não possuíam gemas em estágio inicial de desenvolvimento, somente brotos em diferentes fases de crescimento. Desse modo, no presente trabalho, estacas de raiz foram confeccionadas com a finalidade de se obter gemas em fase inicial de desenvolvimento para determinar quais tecidos estão envolvidos na sua formação.

A coleta das espécies herbáceo-subarbustivas de Asteraceae foi realizada nas seguintes áreas de Cerrado (*lato sensu*) ocorrentes no Estado de São Paulo:

- Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi Guaçu, localizada no município de Mogi Guaçu, entre as coordenadas 22°18'S e 47°11'W, a 680 m de altitude média (Tertuliano, 1995). A área do Cerrado apresenta predomínio de fisionomias abertas que vão do campo Cerrado ao Cerrado *stricto sensu* (Mantovani & Martins, 1993).
- Propriedade particular “Fazenda Botignoli” e arredores da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de Botucatu, município de Botucatu, entre as coordenadas 22°52'S e 48°26'W. A primeira área corresponde a um pasto, com predomínio

de gramíneas e de árvores e arbusto com distribuição esparsa. A segunda área localiza-se nas proximidades da estrada de ferro, com vegetação constituída predominantemente por gramíneas.

- Propriedade particular “Fazenda Palmeira da Serra”, município de Pratânia, entre as coordenadas 22°48’S e 48°44’W. A vegetação, em sua maior parte, é constituída por Cerrado *stricto sensu* e algumas áreas mais abertas, caracterizando o campo sujo.

3.2 Estacas radiculares

A confecção das estacas radiculares foi realizada a partir de segmentos de raízes laterais superficiais de *Esenbeckia febrifuga*, *Inga laurina* e *Bauhinia forficata*, com o objetivo de verificar o potencial gemífero dessas estacas e a origem das gemas (reparativas ou adicionais). As amostras foram coletadas nas áreas descritas conforme o item 3.1. As raízes foram escavadas com o auxílio de pá e enxada, lavadas em água corrente e segmentadas em estacas. Dez estacas radiculares com aproximadamente 20 cm de comprimento e 1 cm de diâmetro foram plantadas horizontalmente em caixas plásticas, contendo areia como substrato, e mantidas em casa de vegetação no Horto Experimental do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP.

3.3 Indução das raízes à formação de gemas em duas espécies arbóreas

O plantio das mudas das espécies arbóreas *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae) e *Esenbeckia febrifuga* (Rutaceae), com 7 e 10 meses de idade, respectivamente, foi realizado na Fazenda Areão (ESALQ/USP) em dezembro de 1998. Essas mudas foram adquiridas no viveiro Valeverde, em Limeira, e suas respectivas idades foram fornecidas pelos viveiristas.

Essas espécies foram selecionadas para esse ensaio, considerando-se os levantamentos de espécies que apresentam raízes gemíferas realizados por Rodrigues et al. (1990) e Penha (1998). Em dezembro de 2001, após o período de estabelecimento e crescimento dessas plantas no campo, com 43 e 46 meses de idade, respectivamente, 11 exemplares de cada espécie foram mantidos intactos ou submetidos ao corte da parte aérea

da planta ou ao anelamento ou seccionamento das raízes laterais superficiais, totalizando 44 exemplares de cada espécie.

O corte da parte aérea da planta correspondeu à remoção do eixo caulinar a uma altura de aproximadamente 15 cm da superfície do solo. Para o anelamento e seccionamento das raízes laterais superficiais, foram selecionadas duas raízes de cada planta dos 11 exemplares de *Hymenaea courbaril* e de *Esenbeckia febrifuga* com cerca de 1,9 cm e 1,3 cm de diâmetro, respectivamente. O anel consistiu na retirada da casca (1,5 cm de largura), com o auxílio de um canivete de enxertia, a uma distância de 5,0 cm da região basal do tronco da planta. O seccionamento das raízes laterais superficiais foi feito a uma distância de 15 cm da base do tronco, utilizando-se um facão. Tais procedimentos visaram a indução das gemas.

Inicialmente, o ensaio foi monitorado quinzenalmente até que o número de brotos formados nas raízes se mantivesse constante. Após esse período, o monitoramento passou a ser mensal.

3.4 Microscopia de luz

O estudo anatômico para determinar a origem das gemas e a natureza dos sistemas subterrâneos espessados foi realizado de acordo com a disponibilidade de material botânico. Dessa forma, as gemas de *Esenbeckia febrifuga* e *Inga laurina* foram analisadas a partir das estacas radiculares. As gemas de *Bauhinia forficata* foram provenientes de estacas radiculares e de fragmentos de casca de raiz. Para as espécies herbáceo-subarbustivas de Asteraceae, as análises anatômicas foram baseadas no variado número de exemplares coletados para cada espécie, os quais foram seccionados em vários níveis conforme mostrado nas ilustrações do item Resultados.

As amostras foram fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940) ou em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965) e, posteriormente, levadas a uma bomba de vácuo para a retirada do ar contido nos tecidos. Em seguida, as amostras foram estocadas em álcool etílico 70%.

Os cortes transversais feitos à mão-livre e em micrótomo de deslize (35-90 µm de espessura) foram clarificados com hipoclorito de sódio a 20%, lavados com água destilada,

corados com Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser, 1972), desidratados através da série etílica e acetato de butila 50 e 100%, sendo as lâminas montadas com resina sintética.

As amostras para seccionamento em micrótomo rotativo foram desidratadas através da série etílica e infiltradas em resina plástica (Leica Historesin). Os blocos obtidos foram seccionados transversal e/ou longitudinalmente, em série, a 5-7 μm de espessura. Em seguida, o material foi corado com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato e ácido cítrico pH 4,5 (Sakai, 1973) e as lâminas permanentes foram montadas com resina sintética.

Os testes histoquímicos foram realizados utilizando-se material fixado e não fixado. Os cortes foram feitos à mão-livre com auxílio de lâmina de barbear. O amido foi identificado pelo emprego de cloreto de zinco iodado (Strasburger, 1913) e os lipídeos totais pelo Sudan IV (Jensen, 1962). Para a detecção dos cristais de inulina, as amostras foram fixadas em álcool etílico 70%, sendo os cortes observados em microscópio de luz polarizada e também submetidos ao timol 15% em solução alcoólica e ácido clorídrico (Johansen, 1940).

As fotomicrografias dos materiais preparados em lâminas foram feitas com câmera fotográfica Nikon FX-35DX acoplada ao fotomicroscópio Nikon Labophot ou ao estereomicroscópio Nikon SMZ-2T, com as escalas micrométricas fotografadas e ampliadas nas mesmas condições ópticas utilizadas.

3.5 Germinação das sementes

Para a análise da origem e desenvolvimento dos sistemas subterrâneos, aquênios de *Eupatorium maximilianii*, *Lucilia lycopodioides*, *Vernonia brevifolia*, *V. herbacea* e *V. platensis* foram colocados para germinar em placas de Petri forradas com papel de filtro umedecido com água destilada e mantidas sob temperatura ambiente. Somente as sementes de *V. herbacea* e *V. platensis* germinaram e, após a emergência dos cotilédones, as plântulas foram transferidas para copos plásticos contendo uma mistura de substrato (vermiculita: areia: pó de xaxim) na proporção de 1:1:1 (Sajo & Menezes, 1986b) e, posteriormente, para vasos contendo o mesmo tipo de substrato.

4 RESULTADOS

4.1 Anatomia dos sistemas subterrâneos gemíferos de três espécies arbóreas florestais

4.1.1 Descrição sumária da anatomia da raiz gemífera

O estudo anatômico dos sistemas subterrâneos gemíferos de *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart., *Inga laurina* (Sw.) Willd. e *Bauhinia forficata* Link foi realizado a partir de amostras provenientes de estacas radiculares e/ou de fragmentos de raiz, conforme descrito no item 3.1.

As raízes das três espécies estudadas apresentam estrutura secundária, tendo como tecido de revestimento a periderme (Figuras 5, 15 e 21). Em *Esenbeckia febrifuga*, observa-se a presença de periciclo proliferado abaixo da periderme (Figura 5). Em *Inga laurina*, abaixo da periderme e em contato direto com o floema secundário, encontra-se um anel esclerenquimático contínuo formado por três a quatro camadas de células (Figura 15).

Nas três espécies estudadas, observou-se que o sistema vascular é constituído pelo floema secundário, câmbio vascular e xilema secundário (Figuras 5, 17 e 24). Em corte transversal, o floema secundário apresenta fibras em faixas intercaladas com os elementos de tubo crivado, células companheiras e células do parênquima axial (Figuras 5, 15 e 21). As células parenquimáticas dos raios floemático e xilemático acumulam amido. O xilema secundário, em corte transversal, apresenta elementos de vaso solitários ou múltiplos (Figuras 5, 17 e 24). Numerosos tilos estão presentes nos elementos condutores do xilema secundário de *Inga laurina* (Figuras 17 e 18) e *Bauhinia forficata* (Figuras 22 e 24). Na região central do órgão, observa-se o xilema primário, que apresenta maturação centrípeta (xilema exarco), confirmando a natureza radicular.

4.1.2 Origem das gemas

Nas estacas radiculares das três espécies estudadas, as gemas desenvolvem-se tanto na extremidade proximal (aquela voltada para o tronco da árvore de origem) como ao longo das estacas (Figuras 4, 11-14, 19 e 20), apresentando desenvolvimento assincrônico (Figuras 2, 13 e 20). A formação das gemas resulta em modificações na estrutura anatômica das raízes, conforme será descrito para cada uma das espécies.

As estacas radiculares de *Esenbeckia febrifuga*, visualmente, apresentam setores intactos e outros lesados, esses últimos decorrentes da manipulação durante a confecção das mesmas. As gemas formam-se tanto nas regiões intactas (Figura 1) como nas áreas lesadas (Figuras 2 e 3) e, em ambos os casos, a formação de um calo é visível. O calo forma-se logo abaixo da periderme a partir de divisões das células do periciclo e do parênquima floemático (Figuras 5 e 8). As gemas originam-se na região periférica desse calo (Figuras 5-7) e estabelecem a conexão vascular com a raiz de origem através da diferenciação acrópeta e basípeta dos elementos vasculares (Figuras 8-10). A diferenciação vascular acrópeta resulta da formação de um meristema, que no presente trabalho recebe a denominação de meristema de conexão vascular (Figuras 8-10), responsável pela formação dos elementos vasculares. Esse meristema forma-se ao longo da periferia de raios floemáticos dilatados, cuja dilatação resulta de divisões anticlinais das células do raio (Figura 10). Além disso, na região em que ocorre a dilatação dos raios, o câmbio vascular apresenta atividade diferencial produzindo maior quantidade de parênquima em relação aos demais tipos celulares no xilema secundário (Figura 10).

Nas estacas radiculares de *Inga laurina*, as gemas têm origem exógena a partir de meristemóides formados no parênquima floemático proliferado, localizado abaixo do anel esclerenquimático; os meristemóides originam-se próximos uns dos outros (Figura 15) ou isoladamente (Figura 16) e, posteriormente, se desenvolvem em gemas (Figuras 17 e 18), confirmando a proximidade dos brotos visualizados nas Figuras 11-14. Com o desenvolvimento das gemas, ocorre a sua conexão vascular com a raiz de origem e a ruptura do anel esclerenquimático e da periderme desse órgão, possibilitando sua emergência para o meio externo (Figuras 17 e 18).

Em *Bauhinia forficata*, inicialmente, nota-se o intumescimento de determinadas regiões da estaca radicular e, posteriormente, a ruptura da casca devido à emergência das gemas. Nessa região, há a formação de uma fissura na raiz (Figuras 19 e 20). Os cortes anatômicos revelam que a fissura se estende da periderme até o limite com o xilema secundário (Figuras 21-22), o qual fica parcialmente exposto com o rompimento da casca (Figuras 25-28). No floema secundário localizado nas superfícies laterais da fissura, ou seja, aquelas expostas ao ambiente, as células dos parênquimas axial e radial tornam-se alongadas (Figuras 21-23 e 27). Entre essas células alongadas e o floema secundário que não sofreu nenhum tipo de alteração, ocorre a formação do felogênio de cicatrização (Figura 23), que se encontra localizado paralelamente à superfície exposta da fissura. Esse felogênio torna-se contínuo com o felogênio da periderme original das regiões intactas da raiz.

Na região do xilema secundário exposto, as células mais externas desse tecido condutor encontram-se rompidas ou obliteradas (Figuras 22 e 26-28); observa-se o acúmulo de substâncias e a tilose intensifica-se nos elementos de vaso subjacentes (Figuras 22, 24 e 26-27). Próximo à região da fissura, observa-se que o câmbio vascular apresenta atividade diferencial, formando um pequeno calo constituído por células parenquimáticas de tamanho e formato variados (Figuras 25-28). As gemas se originam a partir de meristemóides formados na periferia desse pequeno calo (Figuras 26-27), com os ápices caulinares podendo apresentar orientações distintas de tal forma que as gemas podem se desenvolver em sentidos opostos (Figuras 21-22 e 28).

Ao analisar os fragmentos de raiz de *Bauhinia forficata* coletados no campo (Figuras 29-31), os cortes transversais mostraram tratar-se apenas da casca da raiz constituída pela periderme, pelo floema secundário e pelas alterações anatômicas decorrentes do processo de fragmentação (Figura 32). No floema secundário localizado do lado oposto ao da periderme original, as células do parênquima floemático sofrem alongamento e divisão, resultando numa proliferação parenquimática, ou seja, na formação de um calo (Figuras 32 e 37). Na região periférica desse calo, assim como em toda a periferia do floema secundário exposto ao ambiente, instala-se o felogênio de cicatrização (Figuras 33-35 e 36-37), que se torna contínuo com o felogênio da periderme original. As gemas originam-se exogenamente na periferia do calo a partir de meristemóides formados por divisões do felogênio de cicatrização (Figuras 34 e 35). Entre as células parenquimáticas do calo, encontram-se

nódulos vasculares (Figuras 33 e 36-38) formados nas proximidades da base das gemas. Os nódulos são constituídos pelo câmbio vascular, que produz floema para fora e xilema para dentro (Figuras 33 e 36-38); a conexão vascular entre as gemas e o calo ocorre através desses nódulos (Figura 36).

4.2 Indução e formação de gemas em sistemas radiculares de duas espécies arbóreas

No ensaio de observação (Figuras 39-49) realizado na Fazenda Areão (ESALQ/USP) com o objetivo de induzir a formação de gemas em sistemas radiculares, as espécies *Hymenaea courbaril* L. e *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. responderam diferentemente ao corte da parte aérea da planta (Figura 43), ao anelamento (Figura 44) ou ao seccionamento das raízes laterais superficiais (Figuras 45 e 48).

Em *Hymenaea courbaril*, o sistema radicular não emitiu nenhum broto em quaisquer dos testes de indução aplicados. Além disso, dos 11 exemplares submetidos ao corte da parte aérea da planta, quatro morreram no decorrer do experimento.

Por outro lado, inúmeros brotos se desenvolveram nas raízes de *Esenbeckia febrifuga* em resposta ao corte da parte aérea da planta (Figuras 46 e 47) e ao seccionamento induzido nas raízes laterais superficiais (Figura 48). Seis dos 11 exemplares submetidos ao corte da parte aérea da planta formaram brotos ao longo do sistema radicular superficial (Figuras 46 e 47), o qual possuía aproximadamente 0,3 cm de diâmetro. Os brotos se desenvolveram em várias raízes laterais superficiais da planta e, também, nas ramificações dessas raízes, totalizando 89 brotações, a uma distância de 61,7 cm da base do tronco da planta e a 1,8 cm abaixo do nível do solo, no ponto de inserção dos brotos (Tabela 2). Em alguns casos, verificou-se que a porção da raiz gemífera compreendida entre o broto formado e a porção distal da raiz apresentava-se intumescida em relação à porção localizada entre o broto e a planta de origem.

Dos 11 exemplares que tiveram suas raízes laterais superficiais seccionadas, seis formaram brotos nos sistemas radiculares (Figura 48), sendo que quatro exemplares formaram brotos nas duas raízes selecionadas e dois exemplares formaram brotos somente em uma das raízes seccionadas, num total de 30 brotos formados. Os brotos formaram-se geralmente na extremidade proximal das raízes seccionadas, ou seja, naquela voltada para o

tronco da árvore de origem, e, eventualmente, ao longo da raiz (Figura 48). As raízes possuíam cerca de 1,3 cm de diâmetro, localizando-se a 6,3 cm de profundidade do nível do solo no ponto de inserção dos brotos e a 17,5 cm de distância da planta de origem (Tabela 2). Os brotos desenvolveram-se individualmente ou em agrupamentos com várias brotações.

Tanto nas plantas submetidas ao anelamento das raízes laterais superficiais como para aquelas que se mantiveram intactas, não houve a formação de nenhum broto no sistema radicular de *Esenbeckia febrifuga*.

Durante a escavação do sistema radicular das plantas de *Hymenaea courbaril* e de *Esenbeckia febrifuga* para o anelamento ou o seccionamento das raízes laterais superficiais, várias raízes foram seccionadas acidentalmente e, portanto, tornaram-se desligadas da planta de origem. Em *Esenbeckia febrifuga*, dos 44 indivíduos, 14 formaram um total de 79 brotos em tais raízes (Figura 49), as quais possuíam aproximadamente 0,4 cm de diâmetro, estando localizadas a uma profundidade de 1,8 cm do nível do solo. Os brotos desenvolveram-se individualmente ou em agrupamentos, a uma distância de 38,4 cm da base do tronco da planta (Tabela 2).

Tabela 2. Resposta ao corte da parte aérea da planta e seccionamento da raiz lateral superficial, além do seccionamento acidental das raízes de *Esenbeckia febrifuga*.

	Nº de indivíduos com brotos	Nº total de brotos	Nº médio de brotos por indivíduo	Diâmetro (cm) médio da raiz	Profundidade (cm) média da raiz	Distância (cm) média do broto à planta de origem
Corte da parte aérea	6	89	14,8	0,3	1,8	61,7
Seccionamento da raiz	6	30	5	1,3	6,3	17,5
Seccionamento acidental da raiz	14	79	5,6	0,4	1,8	38,4

4.3 Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos gemíferos de espécies herbáceo-subarbusivas do Cerrado

Em *Baccharis subdentata* DC., o sistema subterrâneo espessado é constituído por um eixo altamente lignificado, tuberificado e orientado verticalmente em relação à superfície do solo. A porção proximal do sistema subterrâneo possui diâmetro maior, ocorrendo uma

redução gradual do seu diâmetro em direção à porção distal (Figura 50). As gemas ocorrem muito próximas entre si, preferencialmente na porção de maior diâmetro (Figuras 50 e 51) ou apresentam distribuição esparsa e ocorrem em menor número na porção de menor diâmetro (Figura 52). Os caules aéreos são formados nas proximidades da superfície do solo.

Os estudos anatômicos realizados nos níveis indicados na Figura 50 revelam que essa estrutura subterrânea possui natureza mista. Verifica-se auto-enxertia de eixos caulinares no nível A (Figura 53), estrutura caulinar nos níveis B e C (Figuras 54-55, respectivamente) e estrutura radicular no nível D (Figura 56). A periderme reveste o sistema subterrâneo, abaixo da qual encontra-se o cilindro vascular, constituído pelo floema secundário, câmbio vascular e xilema secundário. Dependendo da região seccionada, no centro do órgão pode-se visualizar a medula e o xilema primário endarco, se a estrutura for caulinar (Figuras 53-55), ou o xilema primário exarco, se a estrutura for radicular (Figura 56). As gemas, protegidas pelos catafilos, originam-se a partir do câmbio vascular (Figuras 57-60). O conjunto de características morfo-anatômicas presentes nessa estrutura subterrânea altamente lignificada e gemífera permite denominá-la de xilopódio.

Os sistemas subterrâneos espessados de *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC. e *E. squalidum* DC. são eixos lignificados e tuberificados (Figuras 61-62 e 70-71). Os eixos são orientados verticalmente em relação à superfície do solo e emitem raízes espessas e lenhosas e raízes finas e delicadas (Figuras 61-62 e 70-71). As gemas localizam-se ao longo de todo o eixo (Figuras 62 e 70-71). Em *E. maximilianii*, no exemplar analisado, as gemas distribuem-se próximas uma das outras, reunidas em pequenos agrupamentos (Figuras 66-67), enquanto as gemas de *E. squalidum* localizam-se aleatoriamente e são individualizadas (Figuras 70-72).

As análises anatômicas, baseadas nos níveis indicados nas Figuras 61 e 70, revelam que esses sistemas subterrâneos possuem natureza estrutural mista e altamente complexa em função das auto-enxertias naturais (Figuras 64, 74-75). Esses órgãos subterrâneos são revestidos pela periderme, abaixo da qual encontram-se o floema secundário, o câmbio vascular e o xilema secundário. Dependendo da região seccionada, a porção central pode ser ocupada pela medula ou pelo xilema primário. Nas duas espécies, a estrutura é caulinar na região correspondente ao nível A do sistema subterrâneo (Figuras 63 e 73), com auto-enxertia natural de ramos no nível B (Figuras 64 e 74) e estrutura radicular em *E.*

maximilianii (Figura 65) ou enxertia de ramos e raízes em *E. squalidum*, no nível C (Figuras 75).

Em ambas as espécies, as gemas são protegidas pelos catafilos (Figuras 67 e 79). Com o desenvolvimento das gemas, o meristema presente na axila dos catafilos também pode se desenvolver em gema axilar. Em *E. maximilianii*, verifica-se que as gemas dos agrupamentos têm uma saída comum (Figuras 67 e 68) e que, possivelmente, as gemas (1), (2) e (3) sejam provenientes do meristema axilar dos catafilos. A área indicada pela seta na Figura 67 corresponde à gema “danificada” na Figura 68, o que pode ter levado ao desenvolvimento das gemas na base dos catafilos. A análise das gemas de *E. squalidum*, em diferentes fases do desenvolvimento (Figuras 76-79) confirma a origem cambial das mesmas. Em *E. maximilianii*, a origem provavelmente também seja cambial, dada a análise do traço da gema (comparar Figuras 69 e 79). Nessas duas espécies, as estruturas subterrâneas altamente lignificadas apresentando inúmeras gemas revelam tratar-se de xilopódios.

O sistema subterrâneo espessado de *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire é constituído por um eixo lignificado, orientado paralelamente em relação à superfície do solo, e que apresenta aproximadamente o mesmo diâmetro ao longo do comprimento, podendo se ramificar; as raízes são emitidas ao longo de toda a extensão do sistema subterrâneo (Figuras 80-82). Na superfície do órgão, ocorrem estrias salientes e ramificadas (Figura 82), além das gemas (Figura 83).

A estrutura caulinar do órgão é confirmada pelo xilema primário com maturação centrífuga (xilema endarco) e pela ampla medula (Figura 84). As estrias observadas na Figura 82 correspondem à porção axial do floema secundário, que é altamente lignificada, formando cunhas interrompidas pelo parênquima radial (Figuras 86 e 87). O revestimento nem sempre está intacto nos exemplares analisados. Há setores nos quais visualiza-se a periderme (Figura 86), porém, em outros, as fibras do floema secundário ficam aparentemente em contato direto com as partículas do solo, assim como as demais células desse tecido condutor, que se tornam obliteradas e esmagadas à medida que o caule subterrâneo se desenvolve.

O câmbio vascular produz floema secundário para fora e xilema secundário para o interior do órgão, sendo ambos os tecidos vasculares altamente lignificados. As células

condutoras do floema secundário encontram-se entre as fibras (Figura 87). A medula e o xilema primário endarco encontram-se no centro da estrutura (Figura 84). A disposição alterna espiralada das gemas segue o mesmo padrão dos eixos caulinares aéreos. As gemas de origem axilar são protegidas pelos catafilos (Figuras 84 e 85). Na área da lacuna deixada pela gema, ocorre esclerificação do parênquima (Figura 85). A presença de um sistema de ramificação caulinar bipolar, constituído pelo caule aéreo e pelo caule subterrâneo (Figuras 80 e 81), o qual origina todo o sistema radicular da planta, é uma característica de plantas que possuem rizóforos como caules subterrâneos.

Em *Vernonia brevifolia* Less., o sistema subterrâneo é formado por um eixo tuberoso de consistência macia e carnosa, pouco ramificado e orientado verticalmente no solo (Figuras 88-89). Esse eixo apresenta rugosidades na sua superfície; na sua porção superior são formados eixos caulinares aéreos e, ao longo dele, raízes laterais delgadas (Figura 89). Áreas de contração (Figura 92) ocorrem ao longo do sistema subterrâneo, sendo visualizadas externamente pelas rugosidades na superfície do órgão (Figura 89).

Do ponto de vista anatômico, conforme os níveis de corte indicados na Figura 89, o órgão subterrâneo, entre os níveis A e B, é constituído por auto-enxertia natural de eixos caulinares (Figura 90), e, na porção abaixo do nível B, pode-se verificar a ocorrência de estrutura radicular (Figura 91). A estrutura subterrânea é revestida pela periderme, abaixo da qual localiza-se o parênquima cortical (Figuras 91-93); na porção radicular, a endoderme é conspícua, constituída por células grandes quando comparadas com as células do parênquima cortical (Figuras 91-95); o cilindro vascular, na porção radicular (Figuras 91 e 93), é formado pelo periciclo proliferado, tecidos vasculares secundários e xilema exarco. À medida que o câmbio vascular produz os tecidos vasculares secundários, as células do parênquima cortical e do periciclo proliferado sofrem divisões periclinais e anticlinais para acompanhar o aumento do diâmetro da estrutura subterrânea (Figura 91). Nas áreas de contração, há redução no número de camadas de células do parênquima cortical e do periciclo proliferado (Figura 92).

Substâncias lipídicas são visualizadas no parênquima cortical, na endoderme, no periciclo proliferado e no parênquima do xilema e floema secundários (Figura 93). As gemas da porção superior do sistema subterrâneo (nível A) são de origem axilar (Figura 90) uma vez que provêm da base dos ramos enxertados, enquanto as gemas da porção radicular se

originam a partir do periciclo proliferado (Figuras 94-95), sendo que nessas últimas observa-se uma grande lacuna em direção ao xilema primário (Figura 95). Portanto, o sistema subterrâneo dessa espécie corresponde a uma raiz tuberosa gemífera, a qual tem uma pequena participação do caule na sua constituição.

Vernonia herbacea (Vell.) Rusby e *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. apresentam um conjunto de ramos aéreos em associação com os sistemas subterrâneos espessados. Nessas espécies, tais sistemas subterrâneos são formados por eixos de consistência carnosa (Figuras 96 e 114) que apresentam disposição horizontal e/ou vertical em relação à superfície do solo e que originam todo o sistema radicular. Os eixos carnosos são mais longos e menos espessos em *V. herbacea* (Figura 96) do que em *V. platensis* (Figura 114), sendo que em ambas as espécies, ramificam-se simpodialmente durante o desenvolvimento. Nós e entrenós são evidentes nesses sistemas, além de gemas localizadas nas regiões nodais (Figuras 97-98 e 115-116).

A estrutura caulinar dos sistemas subterrâneos das duas espécies (Figuras 99 e 117) foi verificada por meio das análises anatômicas. A epiderme reveste a estrutura subterrânea (Figura 100). No córtex, a endoderme é constituída por células de tamanho maior quando comparadas com as demais células do parênquima cortical, sendo esta característica mais evidente em *V. herbacea* (Figura 101). No cilindro vascular, o periciclo é unisseriado, o floema e o xilema primários e secundários exibem organização em feixes separados pelos raios e a medula ocupa o centro do órgão (Figuras 99 e 117).

Na epiderme das duas espécies, verifica-se a presença de tricomas glandulares e não glandulares, principalmente nas áreas próximas da gema, e em *V. herbacea*, a ocorrência de estômatos (Figura 100). Substâncias lipídicas estão presentes nas células do parênquima cortical, endoderme, medula e tricomas glandulares (Figuras 101 e 103-104) em *V. herbacea*. Gemas axilares protegidas por catafilos se originam nas regiões nodais dos eixos subterrâneos para as duas espécies (Figuras 99, 102, 106 e 117-121). Cada eixo carnoso apresenta em sua extremidade uma gema terminal (Figura 105). Abaixo das gemas, observa-se a presença de uma lacuna que se estende até a medula (Figuras 99 e 117). Com o desenvolvimento das gemas axilares, a endoderme do sistema subterrâneo apresenta continuidade com a endoderme da nova ramificação (Figura 103), que possui a extremidade pilosa, apresentando tricomas glandulares com conteúdo lipídico (Figura 104). Pelos estudos

realizados, as duas espécies apresentam um sistema de ramificação caulinar bipolar (Figuras 96 e 114), cujos eixos subterrâneos, denominados rizóforos, formam todas as raízes.

Nas duas espécies, quando os sistemas espessados são mantidos enterrados no solo e, portanto, sob condições de ausência de luz, novas ramificações caulinares subterrâneas são originadas (Figuras 98 e 116). Entretanto, em *V. herbacea*, se fragmentos das estruturas espessadas são expostos à luz, caules aéreos são formados em regiões onde, normalmente, se formariam novas estruturas espessadas (Figuras 107-110). Na Figura 110, observa-se uma ramificação do rizóforo que havia iniciado seu crescimento, sendo posteriormente exposto à luz, tornando-se clorofilada e alterando seu geotropismo. As Figuras 105 e 106 ilustram os cortes anatômicos de duas gemas expostas à luz.

O desenvolvimento de *V. herbacea* e *V. platensis*, a partir de sementes, inicia-se com a emergência da radícula e o alongamento do eixo hipocotiledonar. Em estágios subseqüentes, ocorre o desenvolvimento da raiz primária e verifica-se o intumescimento das gemas cotiledonares para a formação dos eixos carnosos (Figuras 111-112 e 122-123) aos 175 e 119 dias, respectivamente, após a germinação da semente. Posteriormente, à medida que ocorre o desenvolvimento de tais estruturas, estas se ramificam, formando novas estruturas espessadas, constituindo os rizóforos (Figuras 113 e 124-126). Com o desenvolvimento, o sistema radicular das plantas passa a ser adventício, originado a partir dessas estruturas subterrâneas espessadas (Figuras 111-113 e 124-126), visto que a raiz primária se degenera à medida que o sistema subterrâneo se desenvolve, confirmando que tal sistema, é de fato, um rizóforo.

Vernonia grandiflora Less. possui sistema subterrâneo espessado de consistência lenhosa e lignificada, constituído por um eixo orientado verticalmente no solo, do qual partem raízes tuberosas adventícias (Figuras 127 e 128). As gemas se originam muito próximas entre si, estando localizadas ao longo do eixo (Figuras 128-130).

A natureza mista do eixo vertical foi verificada através do estudo anatômico, com os níveis de corte indicados na Figura 127. A estrutura apresenta auto-enxertia natural de eixos caulinares no nível A (Figura 131), estrutura caulinar no nível B (Figura 132), região de transição vascular entre os níveis B e C (Figura 133) e estrutura radicular no nível C (Figura 134), confirmada pela posição do protoxilema. A periderme reveste a estrutura e abaixo dela encontram-se o parênquima cortical, a endoderme e o cilindro vascular (Figura 135). As

gemas são axilares com o traço atingindo a medula, quando originadas na base dos eixos caulinares auto-enxertados (Figura 131). Entretanto, ao longo do eixo lignificado, que possui estrutura mista (caulinar e radicular), as gemas originam-se a partir da proliferação do parênquima cortical (Figuras 130 e 136-138). A estrutura anatômica mista, a consistência lignificada e as inúmeras gemas permitem denominar de xilopódio o eixo vertical do sistema subterrâneo desta espécie.

Nas raízes tuberosas adventícias desta espécie (Figuras 127, 128 e 139), o felogênio origina-se superficialmente nas camadas subepidérmicas (Figura 140). O parênquima cortical possui várias camadas de células, entre as quais ocorrem esclereídes (Figura 139). A endoderme apresenta estrias de Caspary evidentes. O cilindro vascular é constituído pelo periciclo unisseriado e pelos tecidos vasculares em crescimento secundário, envolvendo o xilema primário exarco, localizado no centro da estrutura. As raízes tuberosas acumulam frutanos do tipo inulina preferencialmente no parênquima cortical (Figura 141).

5 DISCUSSÃO

A formação de gemas em estacas radiculares foi observada nas três espécies arbóreas estudadas no presente trabalho, *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) e *Bauhinia forficata* Link (Caesalpiniaceae). O potencial gemífero dos sistemas radiculares dessas espécies já havia sido observado em um remanescente florestal após a ocorrência de incêndio (Hayashi, 1998; Penha, 1998; Rodrigues, 1999; Hayashi et al., 2001). *E. febrifuga* e *B. forficata* são espécies comumente encontradas nos fragmentos florestais do interior do Estado de São Paulo (Rodrigues, 1999).

Nas espécies estudadas, as gemas desenvolvem-se assincronicamente, tanto na extremidade proximal quanto ao longo da estaca, exceto na extremidade distal. Segundo Brown (1977a), as raízes possuem polaridade morfológica da mesma forma que o caule, sendo que nos segmentos de raiz, as gemas são formadas na extremidade proximal e as raízes, na extremidade distal (próxima ao ápice radicular), devido ao transporte acrópeto (em direção ao ápice radicular) da auxina nas raízes.

As gemas de *Esenbeckia febrifuga* e *Bauhinia forficata* se originam a partir do calo e as de *Inga laurina*, a partir do parênquima floemático proliferado. A formação do calo antecedendo a origem das gemas também foi verificada em *Machaerium stipitatum* (DC.) Vog. por Hayashi (1998) e Hayashi et al. (2001).

Quando ramos ou troncos em crescimento secundário sofrem lesões, a formação do calo resulta da proliferação de células próximas à superfície da ferida (Esau, 1977). Na região do ferimento de caules de *Hibiscus rosa-sinensis* L. e *Hevea brasiliensis* Müll. Arg., o calo se origina principalmente a partir das células do raio xilemático e floemático (Sharples & Gunnery, 1933). Em *Esenbeckia febrifuga*, a formação do calo ocorre tanto nas regiões intactas como nas regiões lesadas da estaca, a partir do periciclo e do parênquima floemático, indicando que a presença do calo é necessária para a formação das gemas. Da mesma forma, as gemas de *Bauhinia forficata* também se formam a partir do calo, sendo este resultante da atividade diferencial do câmbio vascular. Nestas duas espécies, pode-se

verificar que o calo se forma principalmente com a finalidade de originar gemas e não apenas em resposta a algum tipo de lesão. Entretanto, nos fragmentos da casca da raiz de *Bauhinia forficata*, o calo se forma a partir do parênquima floemático para dar origem ao felogênio de cicatrização e, posteriormente, às gemas.

De acordo com Sharples & Gunnery (1933) e Brown (1977b), quando o calo preenche a região do ferimento, o felogênio e o câmbio vascular são completamente restaurados, diferenciando-se, inicialmente, nas adjacências do felogênio e do câmbio vascular da porção não injuriada da casca em direção à região central do calo, até se tornarem contínuos. Na região lesada da estaca de *Esenbeckia febrifuga*, a formação do calo ocorre somente na superfície do ferimento, não preenchendo a região ferida, e portanto, não havendo a restauração desses dois meristemas. Entretanto, na estaca de *Bauhinia forficata*, o calo proveniente da atividade diferencial do câmbio vascular ocupa parcialmente a região da fissura formada na casca da raiz, com o felogênio se diferenciando somente nas regiões laterais da superfície exposta da fissura.

Nos fragmentos da casca da raiz de *B. forficata*, as gemas formam-se a partir do felogênio de cicatrização na região periférica do calo. Processo similar foi observado por Mello et al. (2000) quando segmentos do hipocótilo dessa mesma espécie foram cultivados *in vitro*, promovendo a diferenciação de gemas a partir das camadas superficiais do calo formado na superfície do explante. A formação de gemas a partir de faixas meristemáticas localizadas periféricamente no calo de explantes cultivados *in vitro* também foi observada em *Cichorium endivia* L. (Vasil & Hildebrandt, 1966) e em *Petunia inflata* R. Fries (Handro et al., 1973).

De acordo com a classificação de Bosela & Ewers (1997), nas três espécies estudadas, as gemas são exógenas e de origem reparativa, visto que não são observados traços vasculares da gema no xilema secundário. Quando as gemas são adicionais, estas são de origem endógena, formam-se em frente aos pólos de protoxilema e ao acompanhar o crescimento secundário da raiz, localizam-se nas proximidades do câmbio vascular e, portanto, formam traços de gema no xilema secundário (Sandberg, 1951; Bosela & Ewers, 1997). A espécie arbórea *Sassafras albidum* (Nuttall) Nees forma tanto gemas reparativas como adicionais (Bosela & Ewers, 1997).

O estabelecimento da conexão vascular entre a gema e a estrutura de origem, em geral, ocorre pela diferenciação dos tecidos vasculares da gema em direção ao sistema vascular existente (Esau, 1977). Em *Esenbeckia febrifuga*, a conexão vascular das gemas com a raiz de origem ocorre através da diferenciação acrópeta e basípeta dos elementos vasculares, assim como observado por Hayashi et al. (2001) em *Machaerium stipitatum*. É interessante observar que a vascularização acrópeta de *E. febrifuga* está relacionada com o meristema de conexão vascular, cuja presença não foi referida por Hayashi et al. (2001). Esse meristema forma-se na região periférica do raio floemático dilatado, a partir do qual se diferenciam os elementos vasculares. De maneira similar, Schwarz et al. (1999) verificaram que a conexão vascular das raízes adventícias formadas nas estacas caulinares de *Acacia baileyana* F. Muell ocorre por meio dos raios vasculares proliferados do floema secundário, mas estes autores também não fazem nenhuma referência ao meristema de conexão vascular.

Em *Esenbeckia febrifuga*, a dilatação do raio floemático da raiz está associada à presença da gema. A formação de gemas e raízes adventícias a partir dos raios dilatados do floema secundário foi observada, respectivamente, por Fink (1983) em caules de *Tilia platyphyllos*, *Fraxinus excelsior* e *Couroupita guianensis*, e por Angeles et al. (1986) em caules de plântulas de *Ulmus americana*. Entretanto, no tronco de várias espécies lenhosas, os primórdios de raízes adventícias latentes levam a dilatação do raio xilemático (Fink, 1982) e não do raio floemático.

Nos fragmentos da casca da raiz de *Bauhinia forficata*, a conexão vascular entre as gemas e o calo ocorre através de nódulos vasculares formados nas proximidades da base das gemas. Esse mesmo tipo de conexão vascular entre a gema e o tecido de origem foi observado por Appezzato-da-Glória (1998) em explantes de *Glycine max* cultivados *in vitro*. Em *Inga laurina* e *Bauhinia forficata*, não foi possível verificar o sentido da vascularização entre as gemas e a estaca radicular. Em *Mollinedia schottiana* Perk, Hayashi et al. (2001) verificaram que as gemas estabelecem a conexão vascular com a raiz de origem por meio da diferenciação acrópeta dos tecidos vasculares. Em diversas espécies arbóreas estudadas por Fink (1983), a conexão vascular entre a gema adventícia e o tronco caulinar ocorre basipetamente.

Geralmente, a emissão de brotos nas raízes tem sido observada em espécies que sofreram injúrias na parte aérea ou no sistema radicular da planta (Rizzini & Heringer, 1966;

Lacey & Johnston, 1990; Penha, 1998). A presença de raízes gemíferas, logo após a ocorrência de fogo, foi verificada por Rodrigues et al. (1990), Kauffman (1991), Matthes (1992), Castellani & Stubblebine (1993), Penha (1998) e Hayashi et al. (2001) em espécies arbóreas e arbustivas de florestas tropicais.

Conforme os estudos realizados por Hoffmann (1998, 1999), em espécies lenhosas de áreas sujeitas ao fogo periódico, a propagação vegetativa tem maior relevância do que a reprodução sexuada, sendo que o fogo contribui positivamente para o crescimento clonal, compensando os efeitos negativos ocasionados pela mortalidade e pelo impacto sobre o crescimento das plantas.

Segundo Rizzini & Heringer (1966), em árvores do Cerrado, a propagação vegetativa a partir de raízes gemíferas tem origem traumática, sendo que as gemas são de natureza reparadora, enquanto em raízes íntegras de subarbustos, as gemas formam-se espontaneamente.

A formação das gemas nos sistemas radiculares está relacionada à dominância apical (Eliasson, 1961, 1969, 1971a,b; Farmer, 1962; Lacey & Johnston, 1990), visto que a auxina, sintetizada na parte aérea e translocada para o sistema radicular da planta, inibe o desenvolvimento de brotos nas raízes (Eliasson, 1969, 1971a,b; Farmer, 1962).

No ensaio realizado com as espécies arbóreas *Hymenaea courbaril* L. (Caesalpinaceae) e *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), as plantas de *H. courbaril* não responderam a nenhum dos testes de indução a que foram submetidas. Entretanto, *E. febrifuga* formou inúmeros brotos nas raízes laterais superficiais em resposta ao corte da parte aérea da planta e ao seccionamento das raízes laterais superficiais.

O corte da parte aérea da planta, o anelamento do caule, o seccionamento ou o anelamento das raízes estimulam a formação de gemas nas raízes (Sandberg, 1951; Brown, 1977a; Farmer, 1962; Fink, 1983) ao interromper o movimento basípeto da auxina no caule (Farmer, 1962) e acrópeto na raiz (Brown, 1977a). Provavelmente, o corte da parte aérea e o seccionamento das raízes laterais de *E. febrifuga* foram eficientes ao interromper a translocação da auxina, interferindo no controle apical e, conseqüentemente, favorecendo a formação dos brotos nas raízes. Entretanto, as raízes aneladas dessa espécie não foram capazes de formar gemas nos sistemas radiculares. Segundo Jones (1998), nas raízes, o transporte acrópeto da auxina ocorre predominantemente através do estelo central e, ao

atingir o ápice da raiz, retorna basipetamente ao longo da raiz através da epiderme e células do córtex adjacente. Talvez isso explique o porquê das raízes aneladas de *E. febrifuga* não terem formado gemas, apesar de contradizer o que foi relatado anteriormente por Farmer (1962), Brown (1977a) e Fink (1983).

No caso de *H. courbaril*, os testes para indução foram ineficientes, pois não houve a emissão de nenhum broto nos sistemas radiculares. Considerando o fato de que *E. febrifuga* já havia florescido aos 10 meses de idade no ensaio realizado, surgiu o questionamento de que talvez as plantas de *H. courbaril* não tenham respondido devido à diferença de maturidade fisiológica. Muitas espécies perenes precisam atingir um estágio mínimo de desenvolvimento antes de serem capazes de florescer (Hopkins, 1995), ou seja, de atingirem maturidade para se reproduzirem sexuadamente. O mesmo autor afirma que a fase juvenil pode variar de poucas semanas a muitos anos e, em geral, é difícil de ser reconhecida, sendo que, na maioria dos casos, pode ser identificada somente pela incapacidade para florescer. De acordo com D.M.S. Rocha (comunicação pessoal), o tempo para *H. courbaril* alcançar a fase adulta no interior da mata talvez seja superior a 12 ou 15 anos. Quando os exemplares de *H. courbaril* do ensaio de campo foram submetidos aos testes de indução, as plantas possuíam aproximadamente 3 anos e 7 meses de idade e até a finalização do ensaio, ainda não tinham florescido (4 anos e 6 meses). Provavelmente, em *H. courbaril* (espécie secundária tardia), a capacidade de rebrota radicular se expresse mais tardiamente com o desenvolvimento da planta, podendo explicar o porquê de não ocorrer a rebrota no ensaio realizado no presente trabalho, uma vez que existem relatos em levantamentos de campo sobre essa capacidade em plantas que já floresceram (Rodrigues, 1999).

No levantamento realizado por Rodrigues (1999), a maioria das espécies com raízes gemíferas é característica das fases iniciais do processo de sucessão secundária, sendo classificadas como secundárias iniciais. Considerando as espécies estudadas no presente trabalho, *Esenbeckia febrifuga* é uma espécie característica do sub-bosque¹ das formações florestais estacionais do interior do Estado de São Paulo, *Bauhinia forficata* é uma espécie

¹ constituído por espécies que completam seu ciclo de vida nesse estrato da floresta e que não são classificadas sucessionalmente pela insuficiência de conhecimento da dinâmica desse estrato, que se define pela baixa luminosidade e incidência de luz infiltrada, pelo menos parte do ano (Floresta Estacional Semidecidual) (Rodrigues, 1999).

pioneira, *Inga laurina* é uma secundária inicial e *Hymenaea courbaril*, uma secundária tardia (Rodrigues, 1999). De acordo com S. Gandolfi (comunicação pessoal), os fragmentos florestais do Estado de São Paulo são constituídos principalmente pelas espécies secundárias iniciais e, por esta razão, pode ser que estas espécies representem a maioria das espécies com raízes gemíferas. Entretanto, Rodrigues (1999) sugere que tanto a riqueza de Leguminosae e Rutaceae quanto a densidade elevada das espécies destas famílias nos diversos fragmentos florestais alterados poderiam ser justificados, entre outros fatores, pelo seu potencial de rebrota a partir de raízes gemíferas.

Um outro tipo de sistema subterrâneo gemífero é o xilopódio, muito freqüente nas espécies de Asteraceae ocorrentes no Cerrado (Barroso, 1986). Dentre as espécies estudadas no presente trabalho, o xilopódio ocorreu em *Baccharis subdentata* DC., *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC., *E. squalidum* DC. e *Vernonia grandiflora* Less. Baseado apenas em análises da morfologia externa, Coutinho (1976) afirma que o sistema subterrâneo de *V. grandiflora* ora se aparenta a um xilopódio, ora a um rizoma ou ainda a um rizóforo. Para o sistema subterrâneo dessa mesma espécie, rizoma lenhoso foi a designação dada por Goodland (1979). Entretanto, Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro (1993) denominaram corretamente de xilopódio os sistemas subterrâneos de *E. maximilianii*, *E. squalidum* e *V. grandiflora*, assim como fez Leitão Filho (1972) para *V. grandiflora*, apesar de não terem realizado estudos anatômicos. Pelo fato de um mesmo sistema subterrâneo receber diferentes denominações, deve-se ressaltar a importância dos estudos anatômicos para a utilização da terminologia correta dos sistemas subterrâneos.

Nas quatro espécies estudadas, esse órgão subterrâneo túbero-lenhoso possui natureza estrutural mista, apresenta auto-enxertia de ramos e produz inúmeras gemas protegidas por catafilos ao longo do seu eixo vertical. Em outras duas espécies de Asteraceae, *Brasilia sickii* (Paviani, 1977, 1978, 1987) e *Baccharis pseudotenuifolia* (Marinho, 1996), também foi observada a ocorrência de xilopódio de natureza estrutural mista, assim como em *Ocimum nudicaule* (Lamiaceae) por Figueiredo (1972), *Styrax camporum* (Styracaceae) por Machado (1991), *Marcetia taxifolia* (Melastomataceae) por Vale (1999), *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apocynaceae) por Appezzato-da-Glória & Estelita (2000) e *Pachyrhizus ahipa* (Fabaceae) por Milanez (2002). Entretanto, a auto-enxertia de ramos foi demonstrada anatomicamente somente nos xilopódios de *Brasilia*

sickii (Paviani, 1977), *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apezatto-da-Glória & Estelita, 2000) e *Pachyrhizus ahipa* (Milanez, 2002).

O xilopódio de *V. grandiflora* forma inúmeras raízes adventícias tuberosas que acumulam frutanos do tipo inulina preferencialmente no parênquima cortical. Nessas raízes, o felogênio tem origem subepidérmica, como nas raízes tuberosas de *Mandevilla illustris* e *M. velutina*, provavelmente devido a sua função de armazenamento, pois a origem superficial do felogênio permite que as células parenquimáticas do córtex não sejam eliminadas (Apezatto-da-Glória & Estelita, 2000).

Em relação às gemas formadas no xilopódio das espécies estudadas, as de *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximilianii* e *E. squalidum* têm origem cambial enquanto as de *Vernonia grandiflora* são axilares ou se originam a partir do parênquima cortical proliferado. Segundo Paviani (1987), no xilopódio de *Brasilia sickii*, a gema encontra-se sempre associada a uma área parenquimática. Em *Baccharis pseudotenuifolia*, as gemas originam-se a partir do câmbio vascular (Marinho, 1996). Na literatura, em geral, os trabalhos somente relatam a presença de gemas no xilopódio, existindo poucos trabalhos que mostrem a origem dessas gemas. Em *Marcetia taxifolia*, inicialmente, as gemas surgem de acordo com a filotaxia, mas com o desenvolvimento do xilopódio, este padrão deixa de existir devido à distribuição desordenada dos tecidos meristemáticos caulinares e radiculares (Vale, 1999). Estudando o papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado, Coutinho (1976) verificou que em *Lantana montevidensis* (Spr.) Briq., *Wedelia glauca* (Ort.) Hoffmann ex Hicken, *Stylosanthes capitata* Vog. e *Vernonia grandiflora* Less., a eliminação dos ramos aéreos pelo fogo ou pela seca induz a conversão das gemas vegetativas presentes nos sistemas subterrâneos para gemas florais, liberando-as da dormência e promovendo a floração destas espécies.

É interessante observar que em *E. maximilianii*, as gemas formam pequenos agrupamentos, fato não observado nas demais espécies estudadas. Agrupamentos de gemas têm sido observados em *Quercus nigra*, podendo surgir do meristema axilar das escamas (Brown, 1977a). De acordo com o autor, em algumas espécies o meristema apical de gemas suprimidas (embebidas na casca) pode abortar ou ser danificada, liberando uma ou mais gemas axilares das escamas, resultando numa ramificação do traço vascular inicial. A comparação das Figuras I-17 e I-18a utilizadas pelo autor para ilustrar tal descrição com as

Figuras 67 e 68 de *E. maximilianii* aqui estudada permite inferir que a gema do xilopódio, a qual não é embebida, ao sofrer algum dano, libera as gemas axilares produzidas nos meristemas axilares dos catafilos. A formação de agrupamentos de gemas também pode ser verificada nas axilas foliares de *Pisum sativum* L. devido ao potencial do meristema axilar para formar gemas supernumerárias (Stafstrom & Sarup, 2000).

Eucalyptus regnans F. Muell. e *E. viminalis* Labill. possuem a capacidade de produzir um grande número de brotos devido à presença do meristema axilar associado aos cordões de meristemas epicórmicos (Cremer, 1972). Os cordões de meristemas epicórmicos são constituídos por várias faixas de células meristemáticas orientadas radialmente no caule, as quais se encontram imersas numa matriz formada por células parenquimáticas. Após receber algum estímulo, essas faixas podem originar numerosos primórdios de gemas (Cremer, 1972; Burrows, 2000). A presença de cordões de meristemas epicórmicos também foi descrita para *E. cladocalyx* (Burrows, 2000) e em 18 espécies de *Eucalyptus*, duas espécies de *Angophora* e em *Lophostemon confertus* (Burrows, 2002). Convém ressaltar que nos xilopódios não há formação destes cordões de meristemas epicórmicos e, portanto, não há gemas acessórias epicórmicas, sendo esta a principal característica utilizada na distinção entre xilopódios e ‘lignotubers’ (Apezzato-da-Glória, 2003).

Segundo as observações de Goodland (1979) e Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro (1993), o sistema subterrâneo de *Vernonia brevifolia* Less. corresponde a um rizoma lenhoso ou a um rizóforo, respectivamente. Entretanto, no presente trabalho, os estudos anatômicos revelaram que o sistema subterrâneo dessa espécie é constituído predominantemente pela raiz tuberosa. Na porção superior do sistema subterrâneo, o que se observa são auto-enxertias dos ramos emitidos na porção proximal da raiz. Pelas suas características morfológicas e anatômicas, esse sistema subterrâneo pode ser considerado uma raiz contrátil, visto que rugosidades são observadas na superfície externa do órgão e, nas áreas de contração, o número de camadas de células do parênquima cortical e do periciclo proliferado é reduzido quando comparado com as áreas não contraídas.

De acordo com Bell (1993), a contração da raiz ocorre pelo encurtamento e expansão das células ou pelo total colapso das células. Em espécies de *Trimezia* (Iridaceae), as células do parênquima cortical intermediário, em um determinado momento, mudam o sentido do crescimento, passando de longitudinal para radial (Chueiri, 1977). Em *Oxalis latifolia* Kunth

(Oxalidaceae), a contração da raiz é realizada pela depleção e colapso das células de fileiras radiais do parênquima floemático, juntamente com o espiralamento do xilema (Estelita-Teixeira, 1978).

As raízes sofrem contração em algum período do seu desenvolvimento, promovendo o deslocamento do sistema subterrâneo para regiões mais profundas do solo, determinando assim, um nível apropriado em relação à superfície do solo (Chueiri, 1977; Esau, 1977). A ocorrência de gemas em regiões mais profundas do solo, resultante da contração radicular, parece indicar um mecanismo adaptativo às condições ambientais adversas (Apezzato-da-Glória, 2003). A contração ocorre geralmente em raízes axiais, laterais ou adventícias, sendo limitada a certas regiões destas raízes (Esau, 1977). No caso de *V. brevifolia*, a raiz contrátil é uma raiz axial tuberosa.

Para acompanhar o aumento em diâmetro da raiz tuberosa dessa espécie, as células do parênquima cortical e do periciclo proliferado sofrem divisões periclinais e anticlinais à medida que o câmbio vascular produz os tecidos vasculares secundários. Entretanto, em *Cochlospermum regium* (Cochlospermaceae), Kirizawa (1981) verificou que a tuberização da raiz é decorrente da grande produção de parênquima no xilema secundário a partir do câmbio vascular. Na raiz tuberosa de *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apocynaceae), o câmbio vascular produz grandes quantidades de células parenquimáticas em ambos os tecidos vasculares secundários (Apezzato-da-Glória & Estelita, 2000).

Na raiz tuberosa de *V. brevifolia*, a presença de substâncias lipídicas detectadas no presente estudo, e de frutanos, identificados por Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro (1993), caracterizam este sistema subterrâneo como sendo de reserva. Provavelmente, essas reservas são utilizadas para a regeneração da parte aérea ou até mesmo para a propagação vegetativa da planta a partir das gemas axilares formadas, em condições normais, na região da auto-enxertia de ramos e das gemas formadas no periciclo proliferado na porção radicular do sistema subterrâneo. Em *Cochlospermum regium*, a raiz tuberosa forma gemas entre o parênquima cortical e a faixa cambial somente quando seccionada (Kirizawa, 1981). Em *Mandevilla illustris* e *M. velutina* (Apocynaceae), as gemas formam-se a partir do câmbio vascular da raiz tuberosa em condições normais ou de injúria. Em *Mandevilla illustris*, gemas também são originadas a partir do câmbio vascular de nódulos vasculares localizados no parênquima cortical (Apezzato-da-Glória & Estelita, 1995).

Em relação à presença de rizóforos em espécies brasileiras, estes sistemas subterrâneos foram inicialmente descritos por Menezes et al. (1979) para duas espécies de dicotiledôneas da família Asteraceae (*Vernonia psilophylla* e *V. linearifolia*). A partir deste trabalho, os rizóforos foram estudados anatomicamente em outras espécies de Asteraceae, ou seja, em *Vernonia linearis*, *V. psilophylla* e *V. sessilifolia* por Sajo & Menezes (1986a) e em 11 espécies de *Richterago* e em *Ianthopappus corymbosus* por Melo-de-Pinna (2000). A presença do rizóforo também foi verificada em monocotiledôneas, como em *Dioscorea kunthiana* por Rocha & Menezes (1997), em *D. anomala* e *D. debilis* por Cardoso (2001), representantes de Dioscoreaceae, e em *Smilax quinquenervia* (Smilacaceae) por Andreatta & Menezes (1999).

Leitão Filho (1972) havia denominado de xilopódio o sistema subterrâneo de *Vernonia herbacea*. Através de observações pessoais, Carvalho (1991) verificou que o sistema subterrâneo espessado dessa espécie possui natureza caulinar. Segundo essa autora, esse sistema é bastante ramificado, apresenta crescimento geotrópico positivo e possui muitas gemas que podem dar origem a novas ramificações subterrâneas ou a ramos aéreos, denominando-o de rizóforo por apresentar muita semelhança com o rizóforo de *Vernonia psilophylla* e *V. linearifolia* descrito por Menezes et al. (1979). Sendo assim, os estudos morfo-anatômicos realizados no presente trabalho confirmam que o sistema subterrâneo de *V. herbacea*, assim como os de *V. platensis* e *Lucilia lycopodioides* são, de fato, rizóforos.

Os rizóforos de *V. herbacea* e *V. platensis* são mais carnosos, enquanto os de *L. lycopodioides* são mais lignificados. Em *V. herbacea* e *V. platensis*, os rizóforos apresentam crescimento horizontal e/ou vertical, diferentemente do que ocorre em outras espécies de *Vernonia* (Sajo & Menezes, 1986b), cujos rizóforos crescem perpendicularmente à superfície do solo. Em *L. lycopodioides*, os rizóforos apresentam disposição horizontal em relação à superfície do solo, assim como observado por Andreatta & Menezes (1999) em *Smilax quinquenervia*. Os rizóforos das três espécies estudadas apresentam ramificação simpodial, como nas outras espécies de *Vernonia* (Menezes et al., 1979; Sajo & Menezes, 1986a,b) e em *Smilax quinquenervia* (Andreatta & Menezes, 1999). Entretanto, nas 11 espécies de *Richterago* e em *Ianthopappus corymbosus*, o rizóforo é pouco desenvolvido, não tendo sido observado crescimento simpodial (Melo-de-Pinna, 2000).

Como nas espécies de *Vernonia* estudadas por Menezes et al. (1979) e Sajo & Menezes (1986b), *V. herbacea* e *V. platensis* também apresentam nós e entrenós nítidos, com as gemas protegidas pelos catafilos. Entretanto, assim como em *Dioscorea anomala* e *D. debilis* (Cardoso, 2001), em *L. lycopodioides* não foi possível visualizar os nós e entrenós nos rizóforos, mas a presença de gemas foi constatada.

Em *V. herbacea* e *V. platensis*, a epiderme reveste o rizóforo. Em *L. lycopodioides*, a superfície do rizóforo é revestida pela periderme mas nas áreas em que esse tecido encontra-se ausente, o floema secundário fica em contato direto com o solo. As células mais externas da porção radial do floema são obliteradas e esmagadas e a porção axial, altamente lignificada, forma as estrias visualizadas externamente na superfície do rizóforo. Também em certas palmeiras, as raízes aéreas possuem periderme incipiente, cujas células podem se tornar suberizadas ou se diferenciar em células escleróticas (Tomlinson, 1990). Segundo Brown (1977b), em muitas espécies de palmeiras, o parênquima da superfície do caule localizado subterraneamente torna-se suberizado para formar o revestimento protetor externo e a parte mais externa do córtex pode sofrer desgaste e ser eliminada nos caules mais velhos.

Em *V. herbacea*, foi verificada a ocorrência de alguns estômatos na epiderme dos rizóforos. Andreato & Menezes (1999) também observaram a presença de estômatos na epiderme do rizóforo de *Smilax quinquenervia*, mas em número muito superior, sugerindo que sua ocorrência poderia representar uma evidência de que esse sistema subterrâneo tenha sido derivado de um órgão ancestral aéreo.

Conforme demonstrado no presente trabalho, o rizóforo de *Vernonia herbacea* e *V. platensis* se origina a partir da gema localizada na axila do cotilédone, como observado em outras espécies de *Vernonia* (Sajo & Menezes, 1986b) e em *Smilax quinquenervia* (Andreato & Menezes, 1999). Entretanto, nas 11 espécies de *Richtera* estudadas por Melo-de-Pinna (2000) e em *Dioscorea anomala* e *D. debilis* (Cardoso, 2001), a formação do rizóforo ocorre a partir do espessamento do hipocótilo.

Hoehne et al. (1952) descreveram para *Calea pinnatifida* Banks. (Asteraceae) a presença de caule aéreo com 2-3 m de altura e de um rizoma cilíndrico, sendo que ambos os caules apresentam características anatômicas muito semelhantes. Visto que a diferença básica entre rizomas e rizóforos está no fato de que estes últimos pertencem a uma planta que possui um sistema de ramificação caulinar bipolar (Menezes et al., 1979), o termo

apropriado para o sistema subterrâneo de *Calea pinnatifida* é rizóforo. A mesma afirmação pode ser feita para *Calathea* aff. *allouia* (Aubl) Lindley e *Maranta bicolor* Ker. Gaul. (Marantaceae), que possuem caule aéreo com nós e entrenós distintos e rizomas, estudadas por Uliana (1999).

Baseado na literatura referente aos sistemas subterrâneos, Tertuliano (1995) sugere que o rizóforo parece ser característico da tribo Vernonieae ou, particularmente, do gênero *Vernonia* (Asteraceae). Através de estudos morfológicos e anatômicos, a ocorrência de rizóforos pôde ser observada em representantes de Dioscoreaceae (Rocha & Menezes, 1997; Cardoso, 2001) e Smilacaceae (Andreatta & Menezes, 1999). Dentre as espécies de *Vernonia* estudadas no presente trabalho, somente *V. herbacea* e *V. platensis* possuem rizóforos, enquanto *V. brevifolia* possui raiz tuberosa e *V. grandiflora* apresenta xilopódio como sistemas subterrâneos espessados e gemíferos.

O rizóforo tem o importante papel de ampliar a rizosfera da planta, além da função de armazenamento e de condução de água e nutrientes das raízes à porção aérea da planta, tratando-se, portanto, de órgão de resistência e de propagação vegetativa (Rocha & Menezes, 1997; Andreatta & Menezes, 1999).

O espessamento dos sistemas subterrâneos está relacionado com o acúmulo de compostos de reserva (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981; Dietrich & Figueiredo-Ribeiro, 1985; Dietrich et al., 1988; Figueiredo-Ribeiro, 1993; Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Carvalho & Dietrich, 1996). Diversas substâncias podem ser acumuladas, como proteínas, gorduras, carboidratos etc. (Graziano, 1990), que são utilizadas pela planta durante o seu ciclo de crescimento estacional (Carvalho, 1991; Asega, 2003).

Os frutanos são carboidratos de reserva encontrados em diversas espécies e, no Brasil, ocorrem nos órgãos subterrâneos de reserva, principalmente, em espécies de Asteraceae do Cerrado (Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Dietrich et al., 1988; Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993; Tertuliano, 1995). Estes carboidratos, além de atuarem como compostos de reserva, podem estar relacionados à tolerância das plantas a estresses ambientais como a seca (Vijn & Smeekens, 1999) e as baixas temperaturas (Hendry, 1987; Pontis, 1989; Figueiredo-Ribeiro, 1993; Livingston & Henson, 1998; Vijn & Smeekens, 1999; Bravo et al., 2001; Alberdi et al., 2002) e, também, no controle da osmorregulação devido às rápidas relações de polimerização e despolimerização (Dietrich et al., 1988;

Figueiredo-Ribeiro, 1993; Vijn & Smeekens, 1999). Em plantas do Cerrado, o alto conteúdo de frutanos e as variações no seu conteúdo e composição através das fases fenológicas sugerem que tais carboidratos, além do papel de reserva, contribuam para as características adaptativas de plantas sujeitas a condições ambientais desfavoráveis em relação ao solo, a água e a temperatura (Figueiredo-Ribeiro et al., 1991).

Do ponto de vista econômico, frutanos do tipo inulina são usados comercialmente para fins alimentícios e medicinais (Carvalho, 1991). Esses carboidratos são passíveis de aproveitamento, sobretudo após a hidrólise, pois a frutose pode substituir com vantagem a sacarose, sendo menos cariogênica, mais doce e menos calórica, além do fato de que o seu metabolismo nos seres humanos independe da insulina, o que a torna um adoçante alternativo para os diabéticos (Dietrich et al., 1988).

Como observado no presente trabalho, as raízes adventícias tuberosas de *Vernonia grandiflora* acumulam frutanos do tipo inulina. Em *V. herbacea*, os rizóforos também acumulam grandes quantidades de frutanos do tipo inulina como o principal carboidrato de reserva (Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Carvalho, 1991; Asega, 2003), que é usado pela planta durante a brotação, para a regeneração dos órgãos aéreos, e também durante as fases de floração e de frutificação (Carvalho, 1991; Asega, 2003). Devido à importância eco-fisiológica e econômica dos frutanos, *V. herbacea* tem sido o alvo de trabalhos sobre germinação de sementes (Sasaki et al., 1999) e estudos bioquímicos e fisiológicos (Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Carvalho, 1991; Carvalho & Dietrich, 1993; Dias-Tagliacozzo et al., 1999; Asega, 2003), além de estudos sobre adubação visando a produção comercial de frutanos (Cuzzuol et al., 2003).

Segundo a hipótese de Raunkiaer (1934 e 1937, apud Appezzato-da-Glória, 2003 e Rocha & Menezes, 1997, respectivamente), a evolução dos vegetais se direcionou no sentido de esconder e proteger as gemas, favorecendo a sobrevivência das plantas às estações desfavoráveis. A formação de gemas nos diversos tipos de sistemas subterrâneos está relacionada à estratégia adaptativa das plantas aos períodos de seca, à ação dos fogos periódicos ou de outros tipos de perturbação (Rachid-Edwards, 1956; Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Lacey & Johnston, 1990; Tourn et al., 1999). Em regiões periodicamente secas, como nos Cerrados, muitas plantas procuram, temporariamente, abrigo dentro do solo, para se protegerem das conseqüências da falta de água (Rawitscher & Rachid, 1946). Desse

modo, os sistemas subterrâneos são considerados como reservatórios de água, permitindo a sobrevivência das plantas durante estes períodos desfavoráveis (Rawitscher & Rachid, 1946; Rachid, 1947; Rizzini & Heringer, 1961).

Os sistemas subterrâneos que apresentam potencial para formar gemas podem constituir importantes estruturas de propagação vegetativa (Rizzini & Heringer, 1962, 1966; Figueiredo-Ribeiro et al., 1986; Lacey & Johnston, 1990), sendo, às vezes, a única forma de perpetuação das plantas que não produzem sementes ou as produzem em pequenas quantidades (Graziano, 1990; Carvalho, 1991). O crescimento clonal geralmente depende da capacidade dos caules em formar raízes e/ou das raízes em formar caules (Groff & Kaplan, 1988).

O fogo afeta tanto a propagação vegetativa quanto a reprodução sexuada, sendo que em algumas espécies estimula a produção de brotos nas raízes e reduz a reprodução por sementes (Hoffmann, 1998, 1999). Além disso, os brotos originados nas raízes são mais tolerantes ao fogo do que as plântulas, contribuindo muito mais para o crescimento da população do que a reprodução sexuada (Hoffmann, 1998).

Na literatura, existem poucas informações sobre a propagação vegetativa de espécies arbóreas a partir de raízes gemíferas em ambientes de florestas tropicais (Rodrigues, 1999). Em *Centrolobium tomentosum*, Penha (1998) verificou o rompimento da raiz na porção situada entre o broto e a planta de origem, levando à formação de um indivíduo independente. Nas espécies estudadas por Rodrigues (1999), também houve o desligamento gradativo entre o broto e a planta de origem, além do desenvolvimento de raízes adventícias na base dos caules destes brotos. A emissão de brotos a partir de raízes gemíferas promove a formação de agrupamentos de plantas e, portanto, gera um padrão de distribuição espacial agregado, como observado em *Piptocarpha rotundifolia* (Achutti, 1978) e em *Machaerium stipitatum* e *Centrolobium tomentosum* (Penha, 1998).

Estacas radiculares de espécies que apresentam potencial gemífero, como *Machaerium stipitatum* e *Centrolobium tomentosum* (Hayashi, 1998), também podem ser utilizadas como estruturas de propagação vegetativa. De acordo com Rodrigues (1999), a propagação vegetativa a partir das raízes gemíferas poderia representar um processo de ocupação espacial eficiente, pois os brotos emitidos não passariam por determinadas fases,

como a germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas, as quais seriam afetadas, dependendo do grau de alteração provocado por qualquer tipo de distúrbio.

Em relação ao xilopódio, a propagação vegetativa de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. pode ser obtida por meio de fragmentos do xilopódio (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981).

A presença de gemas nos rizóforos de *Vernonia herbacea*, *V. platensis* e *Lucilia lycopodioides* pode estar relacionada com a regeneração da parte aérea ou com a propagação vegetativa da planta. Em *V. herbacea*, se fragmentos de rizóforos forem expostos à luz, as gemas axilares que, normalmente, se desenvolveriam em novos rizóforos, desenvolvem-se em ramos aéreos, assim como verificado em outras três espécies de *Vernonia* estudadas por Sajo & Menezes (1986b). Portanto, o rizóforo de *V. herbacea* (Carvalho, 1991), assim como dessas outras três espécies de *Vernonia* (Sajo & Menezes, 1986b), corresponde a uma importante estrutura de propagação vegetativa, reforçada pelo fato de que a maior parte dos aquênios produzidos por essas espécies não possui sementes no seu interior. De fato, ao estudar a germinação das sementes de *V. herbacea*, Sasaki et al. (1999) verificaram que apenas 15% das sementes possuem embrião, apresentando, portanto, baixa taxa de germinação.

6 CONCLUSÕES

- 1 Os sistemas subterrâneos gemíferos estudados no presente trabalho apresentam diversidade morfo-anatômica, podendo ser de origem caulinar, radicular ou mista, sendo representados pelas raízes gemíferas em *Esenbeckia febrifuga* (St. Hil.) Juss. ex Mart. (Rutaceae), *Inga laurina* (Sw.) Willd. (Mimosaceae) e *Bauhinia forficata* Link (Caesalpiniaceae), xilopódio em *Baccharis subdentata* DC., *Eupatorium maximilianii* Schrad. ex DC., *E. squalidum* DC. e *Vernonia grandiflora* Less., raiz tuberosa em *Vernonia brevifolia* Less. e rizóforo em *Lucilia lycopodioides* (Less.) S.E. Freire, *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby e *V. platensis* (Spreng.) Less. Os estudos anatômicos foram imprescindíveis para a correta denominação dos diferentes sistemas subterrâneos analisados.
- 2 As estacas radiculares de *Esenbeckia febrifuga*, *Inga laurina* e *Bauhinia forficata* formam gemas reparativas, sendo que estas se originam a partir do calo em *E. febrifuga* e *B. forficata* e do parênquima floemático proliferado em *I. laurina*.
- 3 O corte da parte aérea e o seccionamento das raízes laterais superficiais de *Esenbeckia febrifuga* promoveram a brotação radicular. Entretanto, os sistemas radiculares de *Hymenaea courbaril* não formaram brotos quando submetidos aos métodos de indução.
- 4 Os sítios de formação das gemas nos diferentes sistemas subterrâneos variam entre as espécies de Asteraceae. As gemas do xilopódio de *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximilianii* e *E. squalidum* formam-se a partir do câmbio vascular, enquanto as gemas do xilopódio de *Vernonia grandiflora* têm origem axilar (base dos ramos auto-enxertados) ou a partir do parênquima cortical proliferado. Na raiz tuberosa de *Vernonia brevifolia*, as gemas têm origem axilar (base dos ramos auto-enxertados) ou no periciclo

proliferado, enquanto as do rizóforo de *Lucilia lycopodioides*, *Vernonia herbacea* e *V. platensis* são exclusivamente axilares.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os estudos morfológicos e anatômicos das espécies estudadas no presente trabalho revelam os diferentes tipos de sistemas subterrâneos gemíferos que ocorrem na natureza. Visto que existem vários termos para designar tais sistemas, muitas vezes empregados incorretamente, estudos morfo-anatômicos são necessários para identificar sua natureza estrutural.

A morfologia dos sistemas subterrâneos pode ter valor diagnóstico, auxiliando os estudos taxonômicos. Por exemplo, os sistemas subterrâneos de *Oxalis latifolia* H.B.K., *O. corymbosa* DC. e *O. oxypetera* Progel diferenciam-se principalmente em relação à organografia dos estolões, forma e estrutura das escamas e morfologia dos bulbos, podendo ser considerados como importantes caracteres taxonômicos (Estelita-Teixeira, 1982). A identificação de *Mandevilla illustris* e *M. velutina* também pode ser realizada por meio de seus sistemas subterrâneos, uma vez que *M. illustris* apresenta a tuberização de algumas raízes laterais, fato não observado em *M. velutina*. Esta é uma característica importante, pois durante os quatro meses que essas espécies não apresentam a parte aérea, estas podem ser reconhecidas pelos sistemas subterrâneos (Appezato-da-Glória & Estelita, 2000).

No presente trabalho foi possível demonstrar a diversidade morfológica dos sistemas subterrâneos em Asteraceae. É interessante observar que essa diversidade pode ser encontrada dentro de um mesmo gênero, como nas espécies de *Vernonia*, que apresentaram xilopódio em *V. grandiflora*, raiz tuberosa em *V. brevifolia* e rizóforo em *V. herbacea* e *V. platensis*.

Os sistemas subterrâneos podem ser considerados como notáveis adaptações às condições ambientais. A presença de gemas nos sistemas subterrâneos evidencia a estratégia de sobrevivência das plantas às condições desfavoráveis do ambiente, como a ocorrência de queimadas em áreas florestais e no Cerrado, sendo muito freqüente nesse último ambiente, principalmente na estação seca. Portanto, o potencial gemífero dos sistemas subterrâneos

pode favorecer a propagação vegetativa de certas espécies, garantindo sua sobrevivência em resposta às condições adversas do ambiente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ACHUTTI, M.H.C. Aspectos morfológicos e anatômicos dos sistemas aéreo e subterrâneo e o óleo essencial das folhas de *Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker (Compositae). São Paulo, 1978. 212p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- ALBERDI, M.; BRAVO, L.A.; GUTIÉRREZ, A.; GIDEKEL, M.; CORCUERA, L.J. Ecophysiology of Antarctic vascular plants. **Physiologia Plantarum**, v.115, n.4, p.479-486, Aug. 2002.
- ANDREATA, R.H.P.; MENEZES, N.L. Morfoanatomia do embrião, desenvolvimento pós-seminal e origem do rizóforo de *Smilax quinquenervia* Vell. (Smilacaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.18, p.39-51, 1999.
- ANGELES, G.; EVERT, R.F.; KOZLOWSKI, T.T. Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. **Canadian Journal of Forest Research**, v.16, p.585-590, 1986.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Aspectos histológicos e ultra-estruturais da organogênese somática in vitro de três espécies de leguminosas. Piracicaba, 1998. 74p. Tese (Livre-docência) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. **Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução do conhecimento no Brasil**. Ribeirão Preto: A.S. Pinto, 2003. 80p.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; ESTELITA, M.E.M. Caracteres anatômicos da propagação vegetativa de *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson e de *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson - Apocynaceae. In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 9., Ilha Solteira, 1995. **Anais**. Ilha Solteira: SBSP, 1995. p.5-13.

- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; ESTELITA, M.E.M. The developmental anatomy of the subterranean system in *Mandevilla illustris* (Vell.) Woodson and *M. velutina* (Mart. ex Stadelm.) Woodson (Apocynaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, n.1, p.27-35, mar. 2000.
- ARMANDO, M.S. O impacto do fogo na rebrota de algumas espécies de árvores do cerrado. Brasília, 1994. 75p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília.
- ASEGA, A.F. Enzimas do metabolismo de frutanos em *Vernonia herbaceae* (Vell.) Rusby. Piracicaba, 2003. 98p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- BAIRD, J.H.; DUTE, R.R.; DICKENS, R. Ontogeny, anatomy, and reproductive biology of vegetative reproductive organs of *Diodia virginiana* L. (Rubiaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v.153, n.3, p.320-328, Sep. 1992.
- BAKSHI, T.S.; COUPLAND, R.T. An anatomical study of the subterranean organs of *Euphorbia esula* in relation to its control. **Canadian Journal of Botany**, v.37, n.4, p.613-620, July 1959.
- BAKSHI, T.S.; COUPLAND, R.T. Vegetative propagation in *Linaria vulgaris*. **Canadian Journal of Botany**, v.38, n.2, p.243-249, Mar. 1960.
- BARROSO, G.M. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. Viçosa: Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, 1986. 326p. 3v.
- BASKIN, J.M.; BASKIN, C.C. Temperature relations for bud growth in the root geophyte *Pediomelum subacaule* and ecological implications. **Botanical Gazette**, v.151, n.4, p.506-509, Dec. 1990.
- BELL, A.D. **Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology**. Oxford: Oxford University Press, 1993. 341p.
- BONNETT JR, H.T.; TORREY, J.G. Comparative anatomy of endogenous bud and lateral root formation in *Convolvulus arvensis* roots cultured *in vitro*. **American Journal of Botany**, v.53, n.5, p.496-507, May/June 1966.
- BOSELA, M.J.; EWERS, F.W. The mode of origin of root buds and root sprouts in the clonal tree *Sassafras albidum* (Lauraceae). **American Journal of Botany**, v.84, n.11, p.1466-1481, Nov. 1997.

- BRAVO, L.A.; ULLOA, N.; ZUÑIGA, G.E.; CASANOVA, A.; CORCUERA, L.J.; ALBERDI, M. Cold resistance in Antarctic angiosperms. **Physiologia Plantarum**, v.111, n.1, p.55-65, Jan. 2001.
- BROWN, C.L. Primary growth. In: ZIMMERMANN, M.H.; BROWN, C.L. (Ed.) **Trees: structure and function**. New York: Springer-Verlag, 1977a. cap. 1, p.1-66.
- BROWN, C.L. Secondary growth. In: ZIMMERMANN, M.H.; BROWN, C.L. (Ed.) **Trees: structure and function**. New York: Springer-Verlag, 1977b. cap. 2, p.67-123.
- BURROWS, G.E. Anatomical aspects of root bud development in hoop pine (*Araucaria cunninghamii*). **Australian Journal of Botany**, v.38, n.1, p.73-78, 1990.
- BURROWS, G.E. An anatomical study of epicormic bud strand structure in *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, v.48, n.2, p.233-245, 2000.
- BURROWS, G.E. Epicormic strand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae) – implications for fire resistance and recovery. **New Phytologist**, v.153, n.1, p.111-131, Jan. 2002.
- CARDOSO, V.A. Estudos anatômicos dos órgãos vegetativos de *Dioscorea anomala* (Kunth) Gris e *Dioscorea debilis* Ex. R. Knuth (Dioscoreaceae). São Paulo, 2001. 43p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- CARLSON, G.E. Photoperiodic control of adventitious stem initiation on roots. **Crop Science**, v.5, n.3, p.248-250, May/June 1965.
- CARLSON, G.E.; SPRAGUE, V.G.; WASHKO, J.B. Effects of temperature, daylength, and defoliation on the creeping-rooted habit of alfafa. **Crop Science**, v.4, n.3, p.284-286, May/June 1964.
- CARVALHO, M.A.M. Variações no conteúdo e na composição de frutanos em rizóforos de *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby. Campinas, 1991. 111p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- CARVALHO, M.A.M.; DIETRICH, S.M.C. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby at different phenological phases. **New Phytologist**, v.123, n.4, p.735-740, Apr. 1993.
- CARVALHO, C.G.S.; DIETRICH, S.M.C. Carbohydrates in tuberous roots of *Cochlospermum regium* (Mart. & Schr.) Pilger at different stages of development. **Revista Brasileira de Botânica**, v.19, n.2, p.127-131, dez. 1996.

- CASTELLANI, T.T.; STUBBLEBINE, W.H. Sucessão secundária inicial em mata tropical mesófila, após perturbação por fogo. **Revista Brasileira de Botânica**, v.16, n.2, p.181-203, 1993.
- CHARLTON, W.A. Bud initiation in excised roots of *Linaria vulgaris*. **Nature**, v.207, n.4998, p.781-782, Aug. 1965.
- CHARLTON, W.A. The root system of *Linaria vulgaris* Mill. I. Morphology and anatomy. **Canadian Journal of Botany**, v.44, n.9, p.1111-1116, Sep. 1966.
- CHUEIRI, I.A. Estudos morfo-anatômicos de espécies de *Trimezia* Salisb. ex Herb. (Iridaceae), com especial referência ao sistema subterrâneo. São Paulo, 1977. 82p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- COUTINHO, L.M. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do cerrado. São Paulo, 1976. 173p. Tese (Livre-Docência) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- COUTINHO, L.M. As queimadas e seu papel ecológico. **Brasil Florestal**, v.10, n.44, p.7-23, out./nov./dez. 1980.
- COUTINHO, L.M. O cerrado e a ecologia do fogo. **Ciência Hoje**, v.12, n.68, p.22-30, nov.1990a.
- COUTINHO, L.M. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: GOLDHAMMER, J.G. **Fire in the tropical biota**. Berlin: Springer-Verlag, 1990b. cap.6, p.82-105.
- COUTINHO, L.M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A.L. (Org.) **Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois**. São Paulo: Unesp/Imprensa Oficial do Estado, 2002. p.77-91.
- CREMER, K.W. Morphology and development of the primary and accessory buds of *Eucalyptus regnans*. **Australian Journal of Botany**, v.20, p.175-195, 1972.
- CUZZUOL, G.R.F.; CARVALHO, M.A.M.; BARBEDO, C.J.; ZAIDAN, L.B.P. Crescimento e conteúdo de frutanos em plantas de *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby submetidas à adubação nitrogenada. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.1, p.81-91, 2003.

- DIAS-TAGLICOZZO, G.M.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; CARVALHO, M.A.M.; DIETRICH, S.M.C. Fructan variation in the rhizophores of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby, as influenced by temperature. **Revista Brasileira de Botânica**, v.22, n.2 (suplemento), p.267-273, out. 1999.
- DIETRICH, S.M.C.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Organos subterraneos y propagacion vegetativa en plantas de los cerrados brasileiros. **Medio Ambiente**, v.7, n.2, p.45-52, 1985.
- DIETRICH, S.M.C.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; CHU, E.P.; BUCKERIDGE, M.S. O açúcar das plantas. **Ciência Hoje**, v.7, n.39, p.42-48, jan./fev. 1988.
- ELIASSON, L. The influence of growth substances on the formation of shoots from aspen roots. **Physiologia Plantarum**, v.14, n.1, p.150-156, 1961.
- ELIASSON, L. Growth regulators in *Populus tremula*. I. Distribution of auxin and growth inhibitors. **Physiologia Plantarum**, v.22, n.6, p.1288-1301, 1969.
- ELIASSON, L. Growth regulators in *Populus tremula*. III. Variation of auxin and inhibitor level in roots in relation to root sucker formation. **Physiologia Plantarum**, v.25, n.1, p.118-121, 1971a.
- ELIASSON, L. Growth regulators in *Populus tremula*. IV. Apical dominance and suckering in young plants. **Physiologia Plantarum**, v.25, n.2, p.263-267, 1971b.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. 2.ed. New York: John Wiley & Sons, 1965. 767p.
- ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550p.
- ESTELITA-TEIXEIRA, M.E. Propagação vegetativa de *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.5, p.13-20, 1977.
- ESTELITA-TEIXEIRA, M.E. Desenvolvimento anatômico do sistema subterrâneo de *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae). II. Sistema radicular. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.6, p.27-38, 1978.
- ESTELITA-TEIXEIRA, M.E. Shoot anatomy of three bulbous species of *Oxalis*. **Annals of Botany**, v.49, p.805-813, 1982.
- FARMER JR, R.E. Aspen root sucker formation and apical dominance. **Forest Science**, v.8, n.4, p.403-410, Dec. 1962.

- FERRI, M.G. Transpiração de plantas permanentes dos “cerrados”. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, v.41, p.155-224, 1944. (Botânica, 4)
- FIGUEIREDO, R.C.L. Sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de *Ocimum nudicaule* Benth. (Labiatae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.44, n.3/4, p.549-570, dez. 1972.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribuição, aspectos estruturais e funcionais dos frutanos, com ênfase em plantas herbáceas do cerrado. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.5, n.2, p.203-208, dez. 1993.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C. Variações estacionais nos compostos de reserva e no metabolismo do xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.4, n.2, p.73-82, dez. 1981.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; ISEJIMA, E.M.; DIAS-TAGLIACOZZO, G.M.; CARVALHO, M.A.M., DIETRICH, S.M.C. The physiological significance of fructan accumulation in Asteraceae from the cerrado. **Ciência e Cultura**, v.43, n.6, p.443-446, nov./dec. 1991.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L.; DIETRICH, S.M.C.; CHU, E.P.; CARVALHO, M.A.M.; VIEIRA, C.C.J.; GRAZIANO, T.T. Reserve carbohydrates in underground organs of native Brazilian plants. **Revista Brasileira de Botânica**, v.9, n.2, p.159-166, dez. 1986.
- FINK, S. Adventitious root primordia – the cause of abnormally broad xylem rays in hard- and softwoods. **IAWA Bulletin**, v.3, n.1, p.31-38, 1982.
- FINK, S. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. **American Journal of Botany**, v.70, n.4, p.532-542, Apr. 1983.
- GOODLAND, R. Análise ecológica da vegetação do cerrado. In: GOODLAND, R.; FERRI, M.G. **Ecologia do cerrado**. Belo Horizonte/São Paulo: Itatiaia/EDUSP, 1979. p.61-161.
- GRAZIANO, T.T. Variações dos compostos de reserva do sistema subterrâneo de *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott (taioba) durante a brotação e desenvolvimento da planta. Campinas, 1990. 189p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.

- GROFF, P.A.; KAPLAN, D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants. **Botanical Review**, v.54, n.4, p.387-422, Oct.-Dec. 1988.
- HANDRO, W.; RAO, P.S.; HARADA, H. A histological study of the development of buds, roots, and embryos in organ cultures of *Petunia inflata* R. Fries. **Annals of Botany**, v.37, p.817-821, 1973.
- HARTMANN, H.T.; KESTER, D.E.; DAVIES JR, F.T.; GENEVE, R.L. **Plant propagation: principles and practices**. 6.ed. New Jersey: Prentice Hall, 1997. cap.10, p.276-328: The biology of propagation by cuttings.
- HAYASHI, A.H. Estudos anatômicos de raízes gemíferas de espécies arbóreas e arbustivas de um fragmento florestal em Campinas (SP), Brasil. Piracicaba, 1998. 63p. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo.
- HAYASHI, A.H., PENHA, A.S.; RODRIGUES, R.R.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Anatomical studies of shoot bud-forming roots of Brazilian tree species. **Australian Journal of Botany**, v.49, p.745-751, 2001.
- HAYWARD, H.E. **Estructura de las plantas utiles**. Trad. de O. Nuñez. Buenos Aires: Acme, 1953. 667p.
- HENDRY, G. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. **New Phytologist**, v.106, n.1, p.201-216, May 1987.
- HOEHNE, W.; GROTTA, A.S.; SCAVONE, O. Contribuição ao estudo morfológico e anatômico de *Calea pinnatifida* Banks. **Anais da Faculdade de Farmácia e Odontologia da Universidade de São Paulo**, v.10, p.9-33, 1952.
- HOFFMANN, W.A. Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. **Journal of Applied Ecology**, v.35, n.3, p.422-433, June 1998.
- HOFFMANN, W.A. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. **Ecology**, v.80, n.4, p.1354-1369, June 1999.
- HOPKINS, W.G. **Introduction to plant physiology**. New York: John Wiley & Sons, 1995. 464p.
- JENÍK, J. Clonal growth in woody plants: a review. **Folia Geobotanica & Phytotaxonomica**, v.29, n.2, p.291-306, 1994.

- JENSEN, W.A. **Botanical histochemistry: principle and practice.** San Francisco: W.H. Freeman, 1962. 408p.
- JERONYMO, A.S.; PAVIANI, T.I. Anatomia da tuberosidade de *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae). In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 8., 1992. **Anais.** p.83-90.
- JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique.** New York: McGraw-Hill Book Company, 1940. 523p.
- JONES, A.M. Auxin transport: down and out and up again. **Science**, v.282, p.2201-2202, Dec. 1998.
- KARNOVSKY, M.J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**, v.27, p.137-138, 1965.
- KAUFFMAN, J.B. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. **Biotropica**, v.23, n.3, p.219-224, 1991.
- KEFFORD, N.P.; CASO, O.H. Organ regeneration on excised roots of *Chondrilla juncea* and its chemical regulation. **Australian Journal of Biological Sciences**, v.25, n.4, p.691-706, Aug. 1972.
- KIRIZAWA, M. Contribuição ao conhecimento morfo-ecológico e do desenvolvimento anatômico dos órgãos vegetativos e de reprodução de *Cochlospermum regium* (Mart. & Schr.) Pilger - Cochlospermaceae. São Paulo, 1981. 437p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- LACEY, C.J.; JOHNSTON, R.D. Woody clumps and clumpwoods. **Australian Journal of Botany**, v.38, n.3, p.299-334, 1990.
- LEITÃO FILHO, H.F. Contribuição ao conhecimento taxonômico da tribo Vernonieae no Estado de São Paulo. Piracicaba, 1972. 217p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- LIVINGSTON III, D.P.; HENSON, C.A. Apoplastic sugars, fructans, fructan exohydrolase, and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. **Plant Physiology**, v.116, n.1, p.403-408, 1998.
- MacDONALD, B. **Practical woody plant propagation for nursery growers.** Portland: Timber Press, 1993. 1v. cap.14, p.391-402: Root cuttings and division.

- MACHADO, S.R. Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos de *Styrax camporum* Pohl. (Styracaceae) em desenvolvimento. São Paulo, 1991. 324p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MANTOVANI, W.; MARTINS, F.R. Florística do cerrado na Reserva Biológica de Moji Guaçu, SP. **Acta Botanica Brasilica**, v.7, n.1, p.33-60, jul. 1993.
- MARINHO, T.C. Anatomia e ultra-estrutura dos órgãos vegetativos de *Baccharis pseudotenuifolia* Teodoro e *B. dracunculifolia* De Candolle (Asteraceae). São Paulo, 1996. 101p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MATTHES, L.A.F. Dinâmica da sucessão secundária em mata, após a ocorrência de fogo - Santa Genebra - Campinas, São Paulo. Campinas, 1992. 216p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- MELLO, M.O.; MELO, M.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. *Bauhinia forficata* Link shoot regeneration: histological analysis of organogenesis pathway. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.43, n.4, p.431-436, 2000.
- MELO-DE-PINNA, G.F.A. Anatomia dos órgãos vegetativos dos gêneros *Richterago* Kuntze e *Ianthopappus* Roque & D.J.N. Hinde (Mutisieae – Asteraceae). São Paulo, 2000. 100p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- MENEZES, N.L.; HANDRO, W.; CAMPOS, J.F.B.M. Estudos anatômicos em *Pfaffia jubata* Mart. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, v.331, p.195-237, 1969. (Botânica, 24)
- MENEZES, N.L.; MÜLLER, C.; SAJO, M.G. Um novo e peculiar tipo de sistema subterrâneo em espécies de *Vernonia* da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.7, p.33-38, 1979.
- MIBUS, R.; SEDGLEY, M. Early lignotuber formation in *Banksia* – investigations into the anatomy of the cotyledonary node of two *Banksia* (Proteaceae) species. **Annals of Botany**, v.86, n.3, p.575-587, Sept. 2000.
- MILANEZ, C.R.D. Morfo-anatomia dos órgãos vegetativos de *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae). Botucatu, 2002. 60p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- MURRAY, B.E. The ontogeny of adventitious stems on roots of creeping-rooted alfafa. **Canadian Journal of Botany**, v.35, n.4, p.463-475, July 1957.

- MYERS, G.A.; BEASLEY, C.A.; DERSCHEID, L.A. Anatomical studies of *Euphorbia esula* L. **Weeds**, v.12, n.4, p.291-295, Oct. 1964.
- PAUKKONEN, K.; KAUPPI, A.; FERM, A. Root and stump buds as structural faculties for reinvigoration in *Alnus incana* (L.) Moench. **Flora**, v.187, p.353-367, 1992.
- PAVIANI, T.I. Estudo morfológico e anatômico de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. II: Anatomia da raiz, do xilopódio e do caule. **Revista Brasileira de Biologia**, v.37, n.2, p.307-324, maio 1977.
- PAVIANI, T.I. Anatomia vegetal e cerrado. **Ciência e Cultura**, v.30, n.9, p.1076-1086, set. 1978.
- PAVIANI, T.I. Anatomia do desenvolvimento do xilopódio de *Brasilia sickii* G.M. Barroso. Estágio inicial. **Ciência e Cultura**, v.39, n.4, p.399-405, abr. 1987.
- PAVIANI, T.I.; MAGALHÃES, M.P. Propagação vegetativa em *Casearia sylvestris* SW. (Flacourtiaceae). In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 47., Nova Friburgo, 1996. **Resumos**. Nova Friburgo: s. ed., 1996. p. 248.
- PENHA, A.S. Propagação vegetativa de espécies arbóreas a partir de raízes gemíferas: representatividade na estrutura fitossociológica e descrição dos padrões de rebrota de uma comunidade florestal, Campinas, São Paulo. Campinas, 1998. 114p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- PETERSON, R.L. Bud development at the root apex of *Ophioglossum petiolatum*. **Phytomorphology**, v.20, n.2, p.183-190, June 1970.
- PETERSON, R.L. The initiation and development of root buds. In: TORREY, J.G.; CLARKSON, D.T. (Ed.) **The development and function of roots**. London: Academic Press, 1975. cap. 7, p.125-161.
- POLOWICK, P.L.; RAJU, M.V.S. The origin and development of root buds in *Asclepias syriaca*. **Canadian Journal of Botany**, v.60, n.10, p.2119-2125, Oct. 1982.
- PONTIS, H.G. Fructans and cold stress. **Journal of Plant Physiology**, v.134, n.2, p.148-150, Mar. 1989.
- PRIESTLEY, J.H.; SWINGLE, C.F. **Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy**. Washington: USDA, 1929. 98p. (Technical Bulletin, 151).

- RACHID, M. Transpiração e sistemas subterrâneos da vegetação de verão dos campos cerrados de Emas. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, v.80, p.1-140, 1947. (Botânica, 5)
- RACHID-EDWARDS, M. Alguns dispositivos para proteção de plantas contra a seca e o fogo. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo**, v.209, p.35-68, 1956. (Botânica, 13)
- RAJU, M.V.S.; COUPLAND, R.T.; STEEVES, T.A. On the occurrence of root buds on perennial plants in Saskatchewan. **Canadian Journal of Botany**, v.44, n.1., p.33-37, Jan. 1966.
- RAWITSCHER, F.K.; RACHID, M. Troncos subterrâneos de plantas brasileiras. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.18, n.4, p.261-280, dez. 1946.
- RIZZINI, C.T. O fator edáfico na formação do xilopódio de *Mimosa multipinna* Benth. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.35, n.1, p.75-77, mar. 1963.
- RIZZINI, C.T. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.37, n.1, p.87-113, mar. 1965.
- RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. **Phyton**, v.17, n.1, p.105-124, set. 1961.
- RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.34, n. 2, p.235-247, jun. 1962.
- RIZZINI, C.T.; HERINGER, E.P. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v.38 (suplemento), p.85-112, dez. 1966.
- ROCHA, D.C.; MENEZES, N.L. O sistema subterrâneo de *Dioscorea kunthiana* Uline ex R. Knuth (Dioscoreaceae). **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v.16, p.1-13, 1997.
- RODRIGUES, R.R. Colonização e enriquecimento de um fragmento florestal urbano após a ocorrência de fogo, Fazenda Santa Elisa, Campinas, SP: avaliação temporal da regeneração natural (66 meses) e do crescimento (51 meses) de 30 espécies florestais

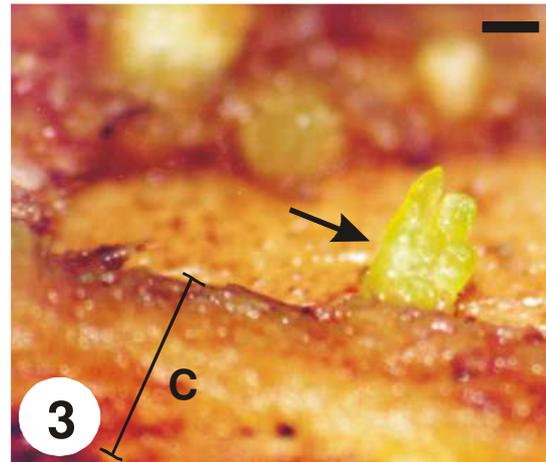
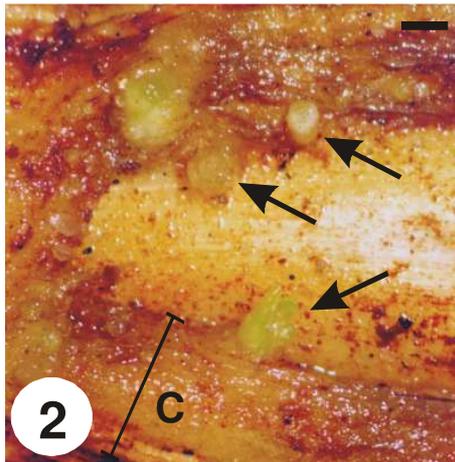
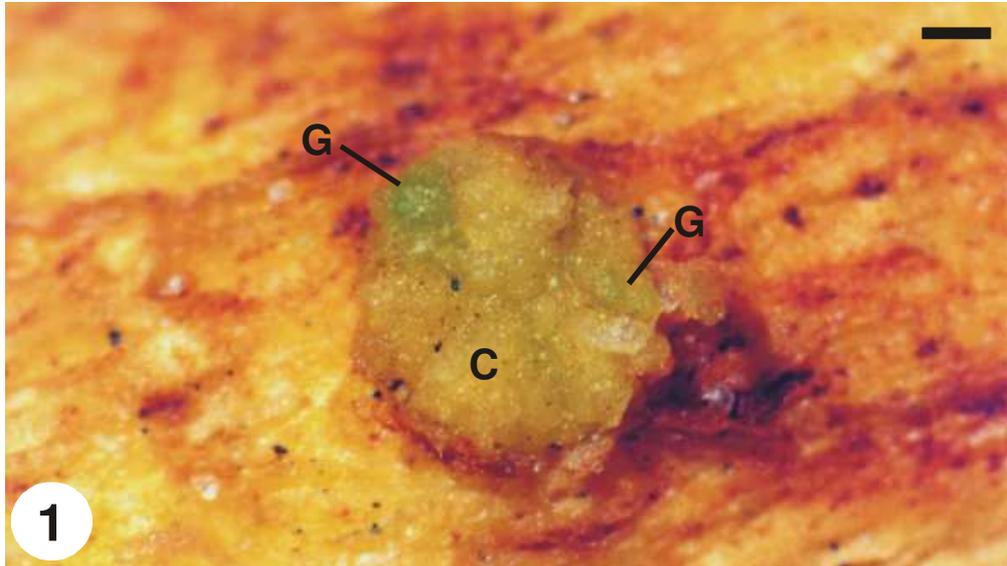
- plantadas em consórcios sucessionais. Piracicaba, 1999. 167p. Tese (Livre Docência) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.
- RODRIGUES, R.R.; MATTHES, L.A.F.; TORRES, R.B. Espécies arbóreas - distribuição agregada ou reprodução vegetativa? In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE BOTÁNICA, 5., Havana, 1990. **Resumos**. Havana: s.ed., 1990. p.122.
- ROESER, K.R. Die nadel der schwarzkiefer-massenprodukt und kunstwert der natur. **Mikrokosmos**, v.61, n.2, p.33-36, 1972.
- SAJO, M.G.; MENEZES, N.L. Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v.46, n.1, p.189-196, fev. 1986a.
- SAJO, M.G.; MENEZES, N.L. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v.46, n.1, p.197-202, fev. 1986b.
- SAKAI, W.S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue O. **Stain Technology**, v.48, n.5, p.247-249, 1973.
- SANDBERG, D. The regeneration of quaking aspen by root suckering. 1951. Master (M.S.) - School of Forestry, University of Minnesota.
- SANER, M.A.; CLEMENTS, D.R.; HALL, M.R.; DOOHAN, D.J.; CROMPTON, C.W. The biology of Canadian weeds. 105. *Linaria vulgaris* Mill. **Canadian Journal of Plant Science**, v.75, n.2, p.525-537, Apr. 1995.
- SASSAKI, R.M.; RONDON, J.N.; ZAIDAN, L.B.P.; FELIPPE, G.M. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. **Revista Brasileira de Biologia**, v.59, n.2, p.271-279, maio 1999.
- SCHWARZ, J.L.; GLOCKE, P.L.; SEDGLEY, M. Adventitious root formation in *Acacia baileyana* F. Muell. **Journal of Horticultural Science & Biotechnology**, v.74, n.5, p.561-565, 1999.
- SHARPLES, A.; GUNNERY, H. Callus formation in *Hibiscus rosa-sinensis* L. and *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. **Annals of Botany**, v.47, n.188, p.827-839, Oct. 1933.
- STAFSTROM, J.P.; SARUP, V.B. Development of supernumerary buds from the axillary meristem of pea, *Pisum sativum* (Fabaceae). **Australian Journal of Botany**, v.48, n.2, p.271-278, 2000.

- STRASBURGER, E. **Handbook of practical botany**. 7.ed. London: George Allen, 1913. 527p.
- TAYLOR, G. The origin of adventitious growth in *Acanthus montanus*. **Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh**, v.29, p.291-296, 1926.
- TERTULIANO, M.F. Frutanos como recurso natural do cerrado. São Paulo, 1995. 85p. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo.
- TERTULIANO, M.F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R.C.L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, v.123, n.4, p.741-749, Apr. 1993.
- TOMLINSON, P.B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press, 1990. 400p.
- TOURN, G.M.; MENVIELLE, M.F.; SCOPEL, A.L.; PIDAL, B. Clonal strategies of a woody weed: *Melia azedarach*. **Plant and Soil**, v.217, n.1-2, p.111-117, 1999.
- UHL, C. Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. **Interciencia**, v.7, n.1, p.19-24, Ene/Feb. 1982.
- ULIANA, V.L.C.R. Morfo-anatomia de espécies de Marantaceae do Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. Rio Claro, 1999. 89p. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- VALE, F.H.A. Comparação morfo-anatômica entre populações de *Marcetia taxifolia* (St. Hill.) DC. (Melastomataceae), localizadas na Serra do Cipó-MG e Restinga de Maricá-RJ. São Paulo, 1999. 112p. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- VASIL, I.K.; HILDEBRANDT, A.C. Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures I. *Cichorium endivia*. **American Journal of Botany**, v.53, n.9, p.860-869, Oct. 1966.
- VIJN, I.; SMEEKENS, S. Fructan: more than a reserve carbohydrate? **Plant Physiology**, v.120, n.2, p.351-359, June 1999.
- WARDLAW, C.W. Endogenous buds in *Ophioglossum vulgatum* L. **Nature**, v.171, n.4341, p.88-89, Jan. 1953.
- WILSON, C.L. Adventitious roots and shoots in an introduced weed. **Bulletin of the Torrey Club**, v.54, p.35-38, 1927.

ILUSTRAÇÕES

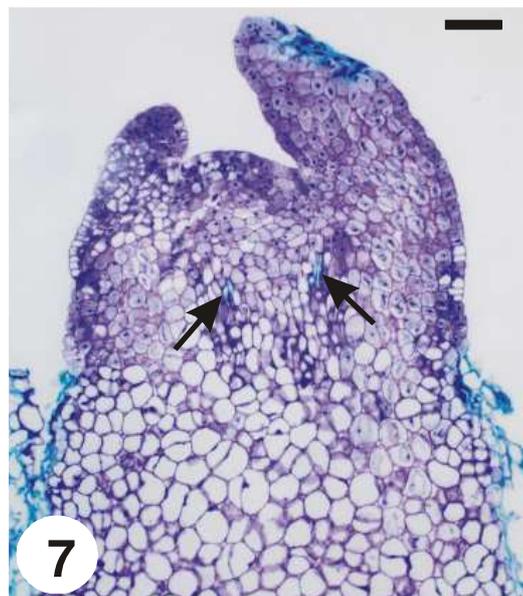
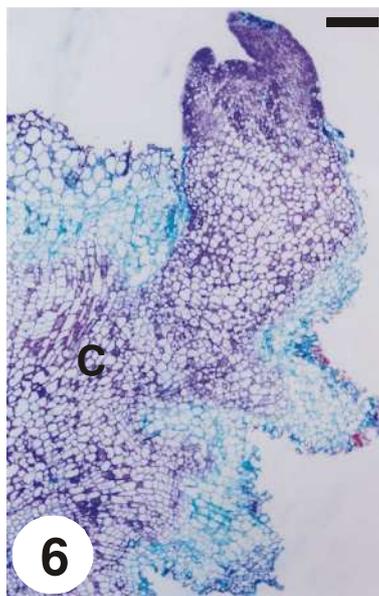
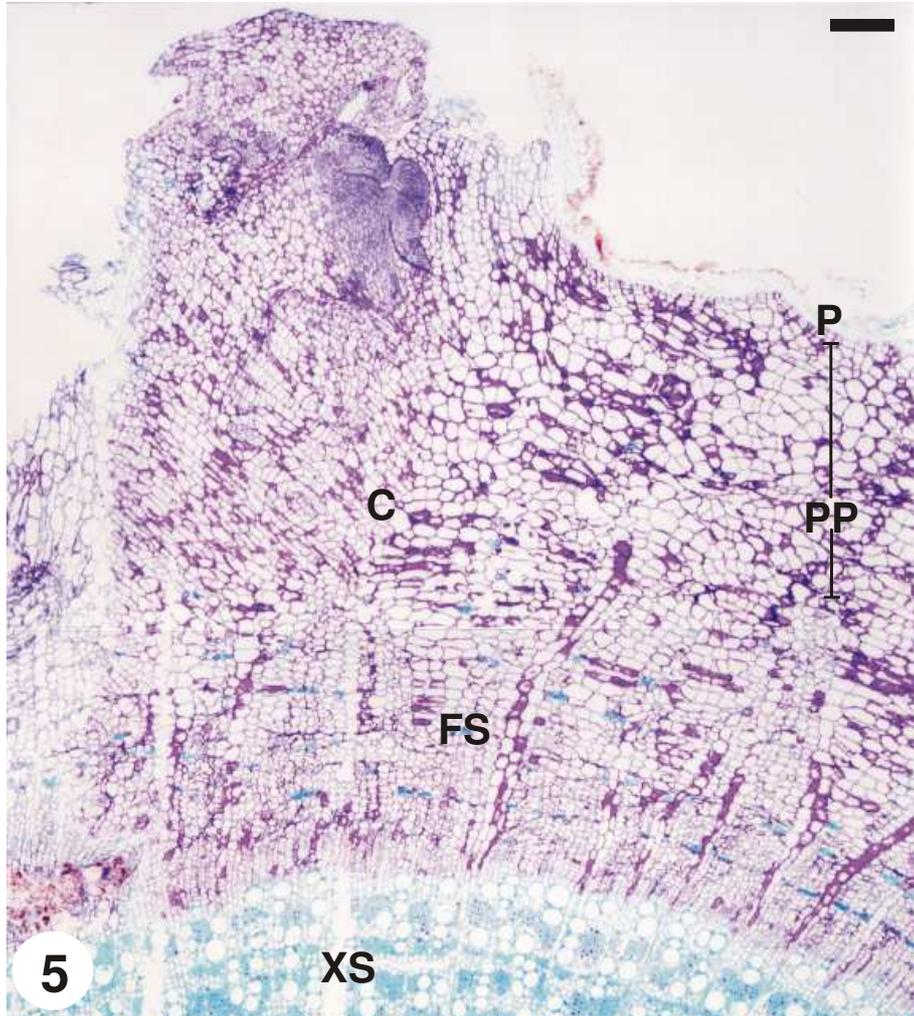
Figuras 1-4. Estacas radiculares de *Esenbeckia febrifuga*. **1.** Desenvolvimento de duas gemas originadas a partir do calo numa região intacta da estaca. **2.** Gemas (setas) em diferentes estágios de desenvolvimento formadas no calo de uma região lesada da estaca. **3.** Detalhe da figura anterior, mostrando uma gema (seta) com primórdios foliares. **4.** Brotos formados ao longo da estaca.

C = calo, G = gema. Barras: 1 = 620 μm ; 2 = 870 μm ; 3 = 510 μm .



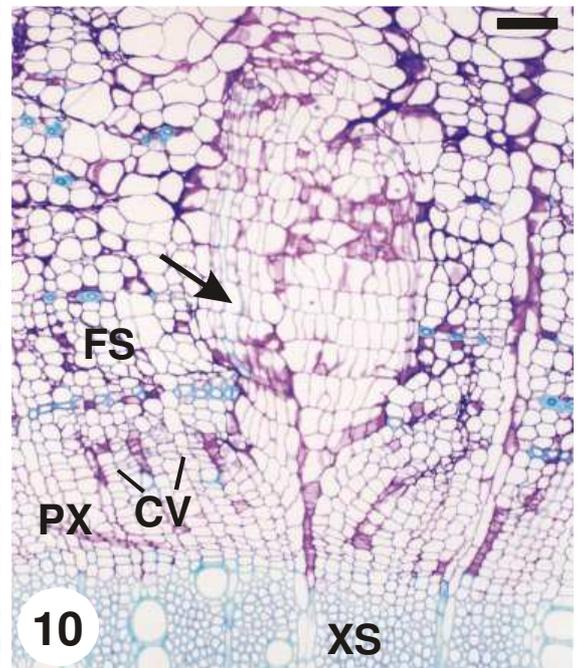
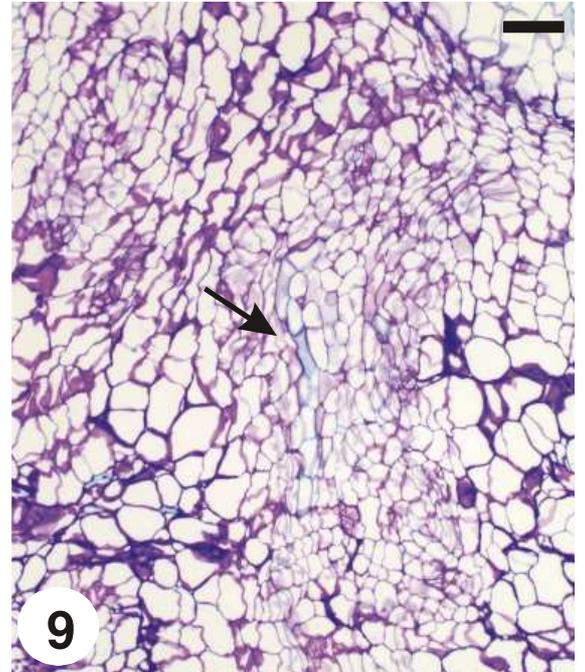
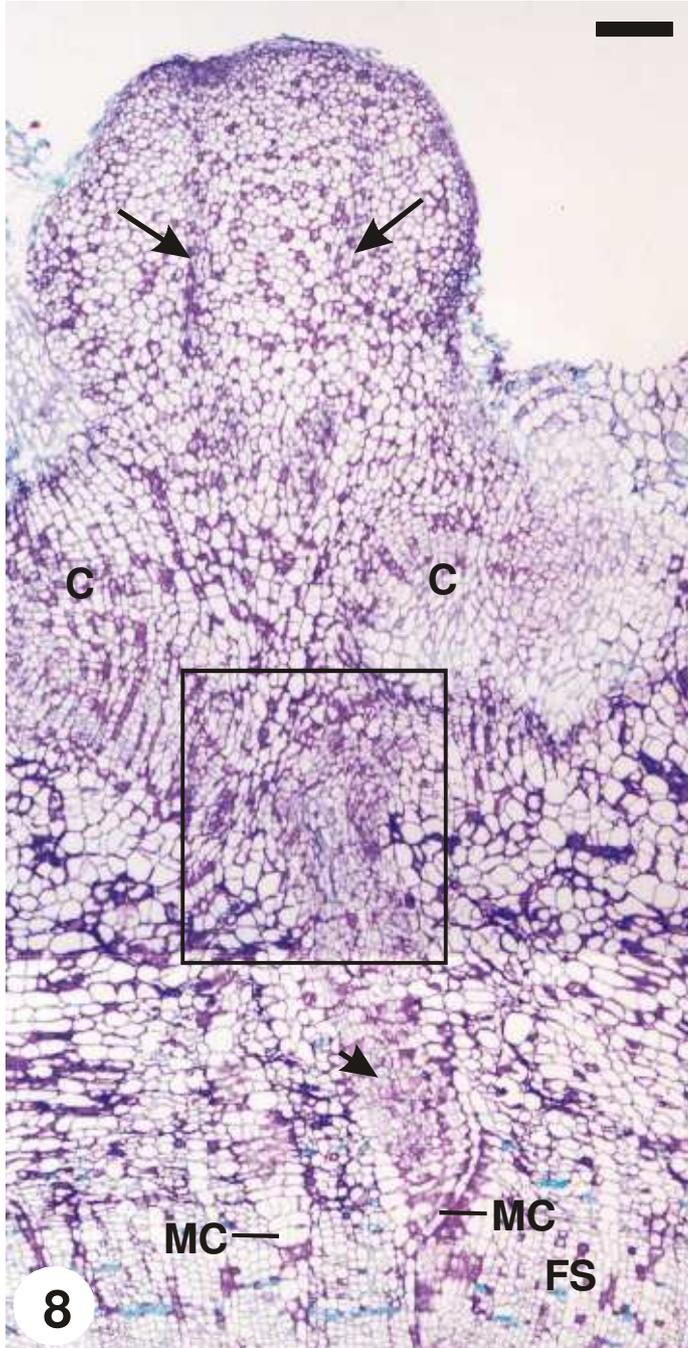
Figuras 5-7. Cortes transversais da estaca radicular de *Esenbeckia febrifuga*. **5.** Formação de uma gema a partir do calo resultante da proliferação do periciclo e do parênquima floemático. **6.** Emergência de uma gema formada numa região lesada da estaca. **7.** Detalhe da figura anterior, evidenciando a diferenciação dos elementos condutores (setas) da gema.

C = calo, FS = floema secundário, P = periderme, PP = periciclo proliferado, XS = xilema secundário. Barras: 5 e 6 = 200 μm ; 7 = 75 μm .



Figuras 8-10. Diferenciação vascular acrópeta e basípeta entre a gema e a estaca radicular de *Esenbeckia febrifuga*. **8.** Diferenciação acrópeta (seta menor) e basípeta (setas maiores) dos tecidos vasculares. **9.** Detalhe da região indicada na figura anterior, mostrando elementos vasculares (seta) formados no meristema de conexão vascular. **10.** Diferenciação dos elementos vasculares a partir do meristema de conexão vascular (seta), na região próxima ao câmbio vascular.

C = calo, CV = câmbio vascular, FS = floema secundário, MC = meristema de conexão vascular, PX = parênquima do xilema, XS = xilema secundário. Barras: 8 = 200 μm ; 9 e 10 = 75 μm .



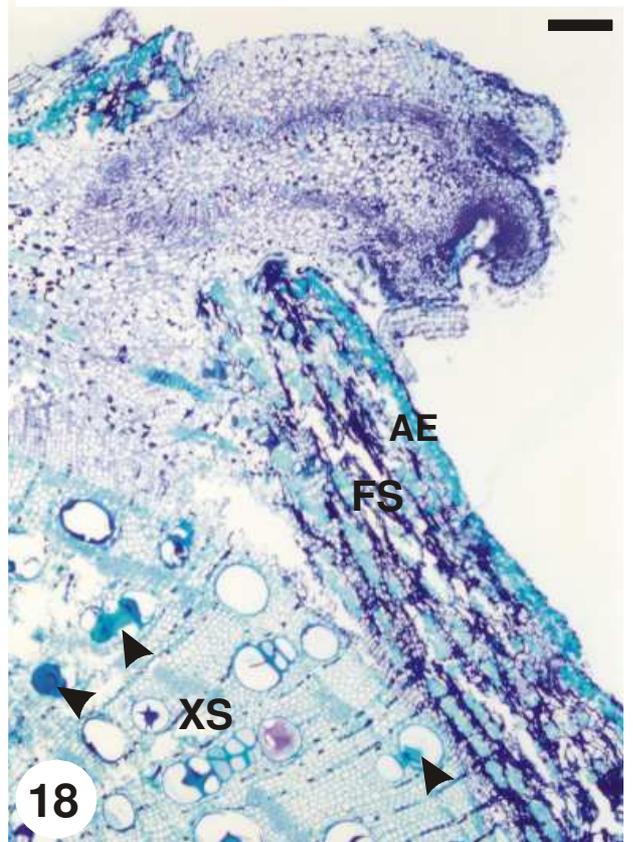
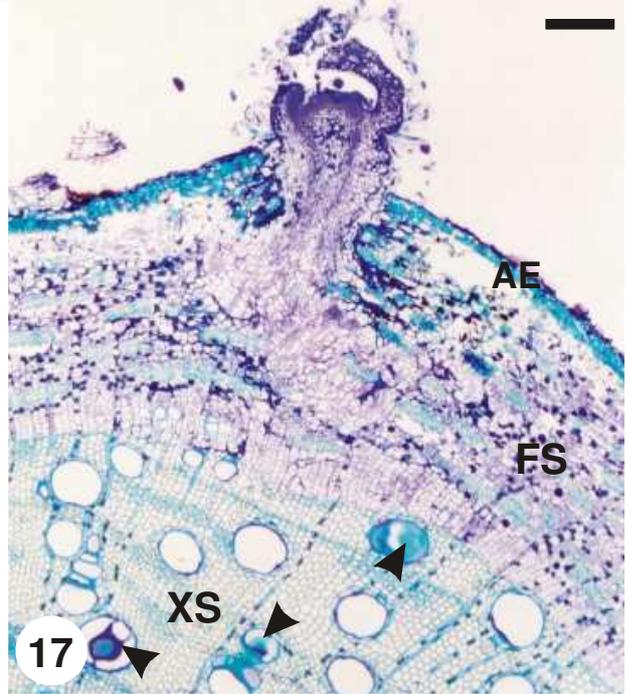
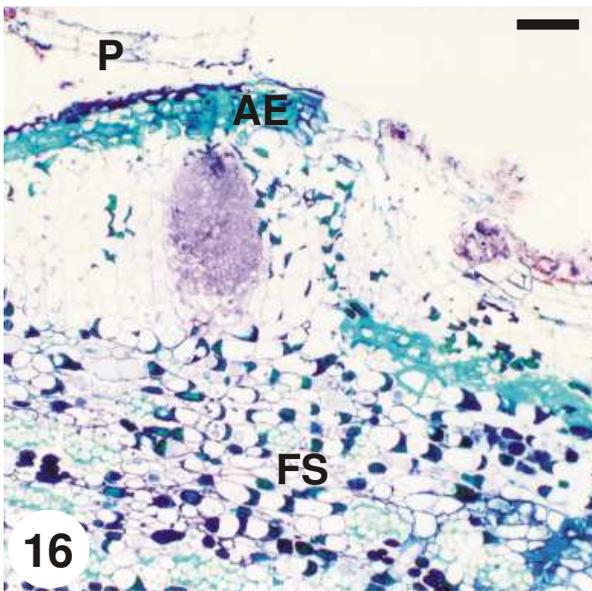
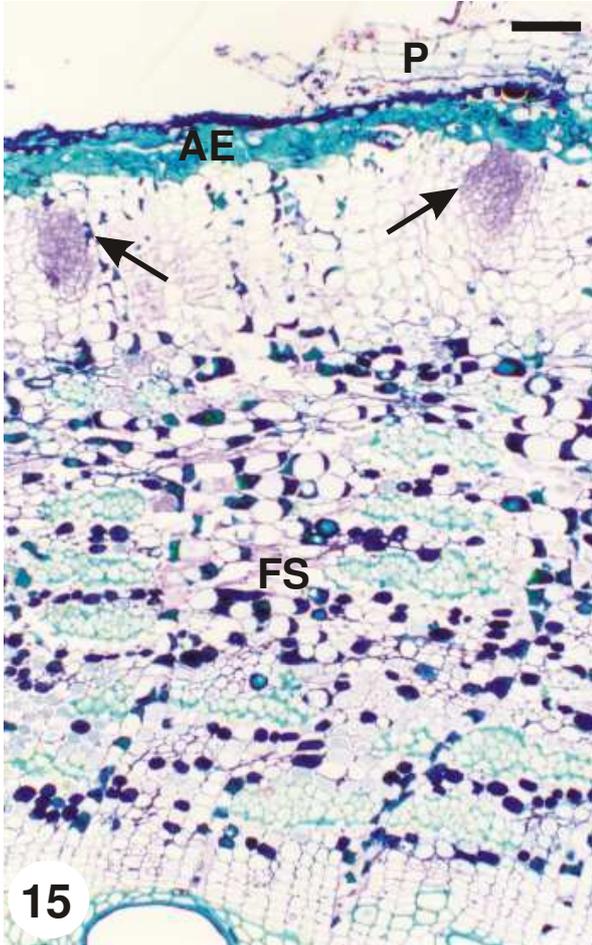
Figuras 11-14. Estacas radiculares de *Inga laurina*. **11.** Gemas e brotos formados na extremidade proximal e ao longo da estaca. **12.** Detalhe das gemas na extremidade proximal da estaca. **13.** Detalhe do desenvolvimento assincrônico de gemas. **14.** Brotos em diferentes estágios de desenvolvimento.

Barras: 12 = 860 μm ; 13 = 1200 μm .



Figuras 15-18. Cortes transversais da estaca radicular de *Inga laurina*. **15.** Formação de dois meristemóides (setas) a partir da proliferação do parênquima floemático. **16.** Meristemóide isolado. **17-18.** Presença de tilos (pontas de seta) e ruptura do anel esclerenquimático e da periderme devido à emergência das gemas após o rompimento dos tecidos.

AE = anel esclerenquimático, FS = floema secundário, P = periderme, XS = xilema secundário.
Barras: 15 e 16 = 75 μm ; 17 e 18 = 200 μm .



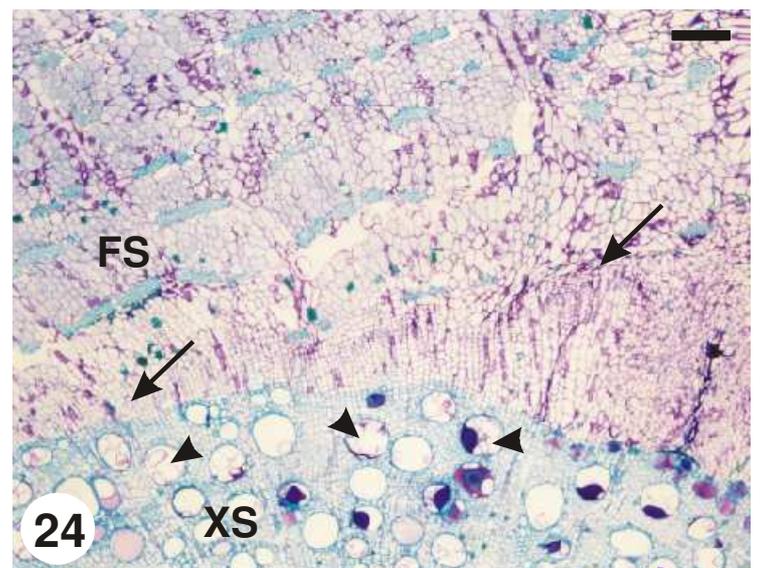
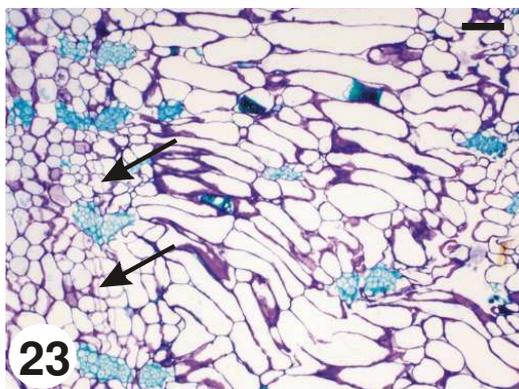
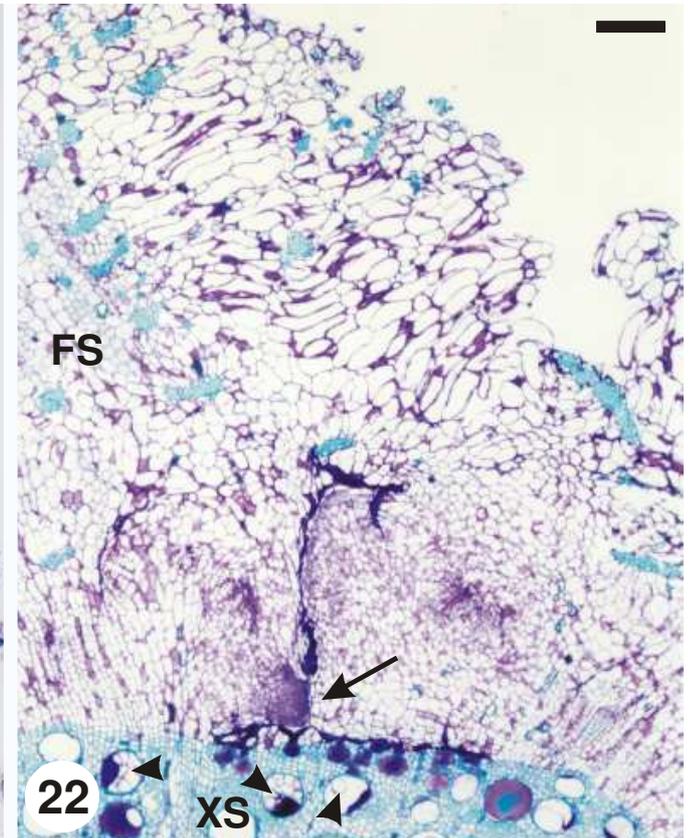
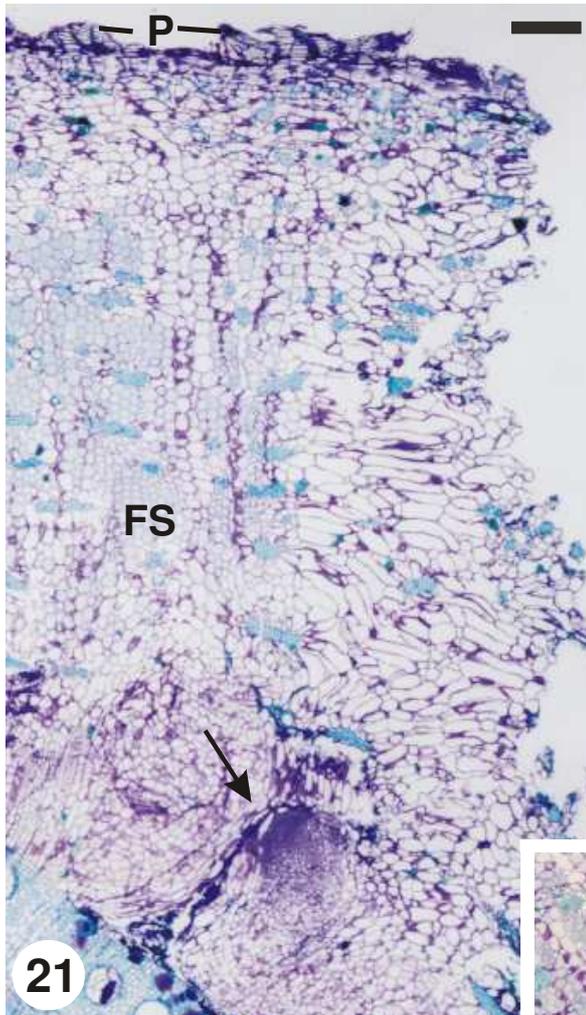
Figuras 19 e 20. Gemas formadas na porção proximal (19) e ao longo (20) das estacas radiculares de *Bauhinia forficata*, promovendo a formação de uma fissura na raiz.

Barras = 870 µm.



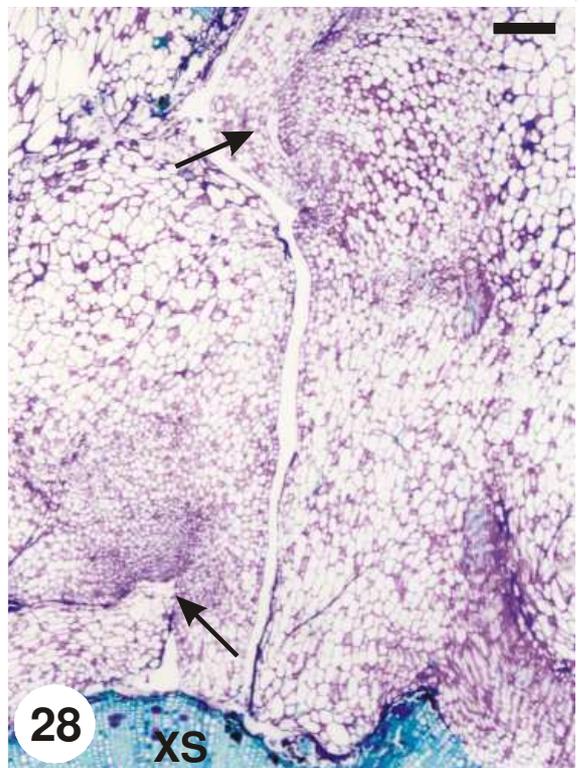
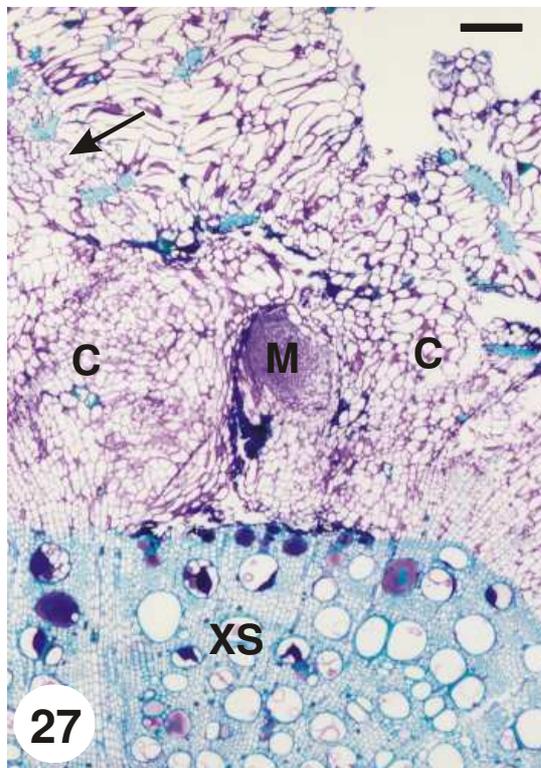
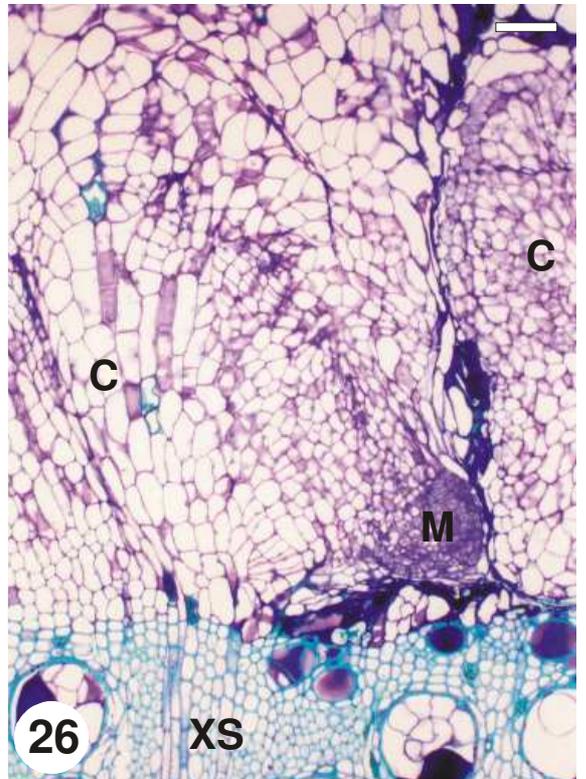
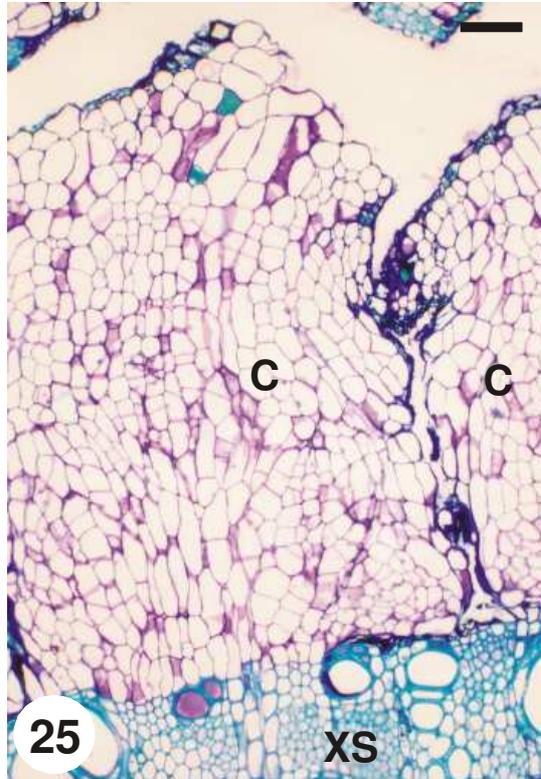
Figuras 21-24. Cortes transversais da estaca radicular de *Bauhinia forficata*. **21.** Visão geral da região da fissura, evidenciando a formação de uma gema (seta) com o ápice voltado para o exterior da raiz. **22.** Outro plano de corte da estrutura mostrada na Figura 21, no qual se observa o xilema obliterado e a formação de uma gema (seta) com o ápice voltado para o interior da raiz; presença de tilos (pontas de seta). **23.** Detalhe da região da fissura, mostrando o felogênio de cicatrização (seta) e as células alongadas do parênquima floemático. **24.** Atividade diferencial do câmbio vascular (setas) formando o calo; presença de tilos (pontas de seta).

FS = floema secundário, P = periderme, XS = xilema secundário. Barras: 21, 22 e 24 = 200 μm ; 23 = 75 μm .

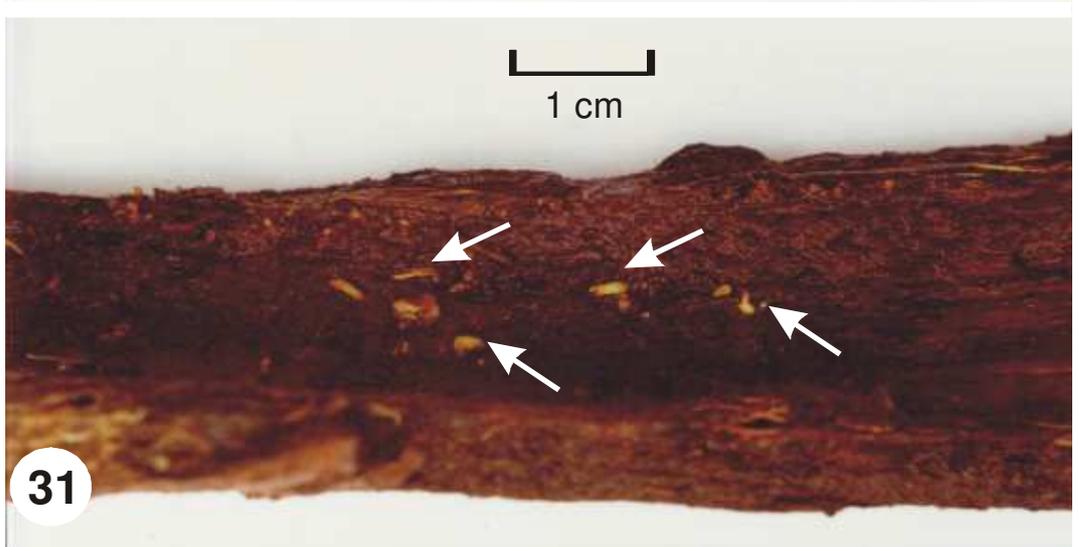
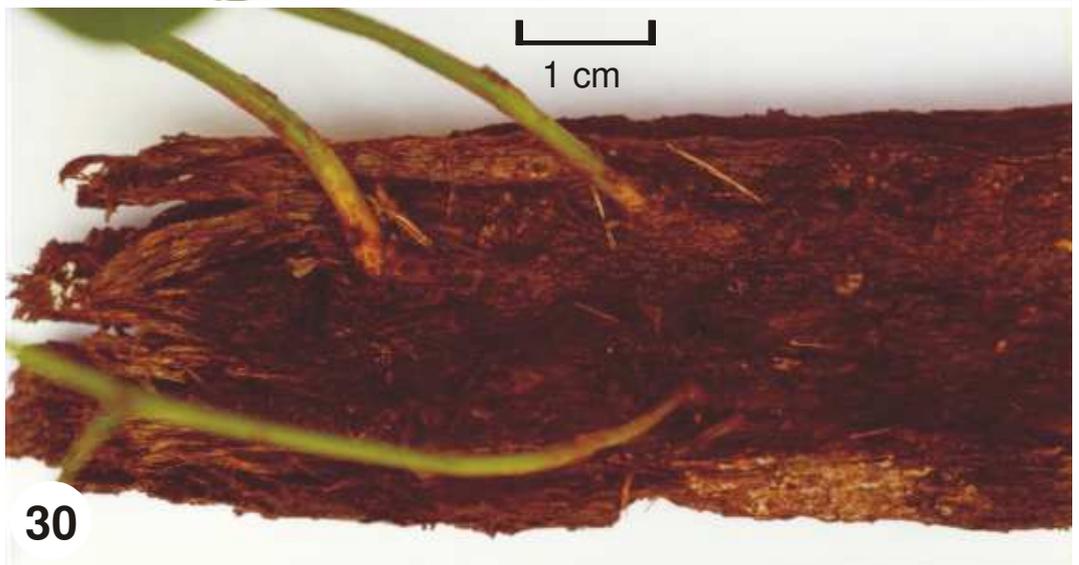
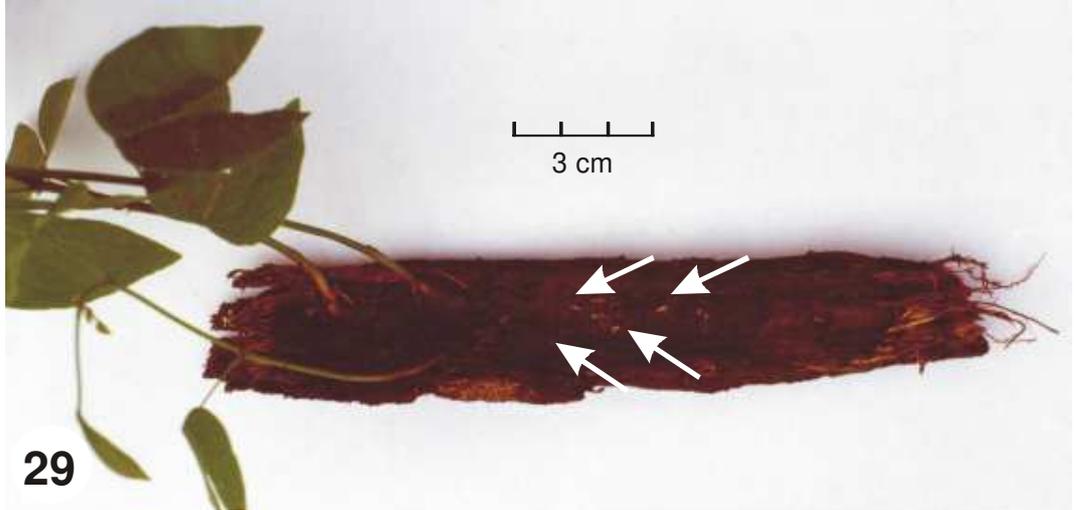


Figuras 25-28. Cortes transversais da estaca radicular de *Bauhinia forficata*. **25.** Detalhe da formação do calo a partir da atividade diferencial do câmbio vascular. **26.** Meristemóide originado a partir do calo, apresentando o ápice voltado para o interior da raiz; observar o xilema obliterado. **27.** Meristemóide com o ápice voltado para o exterior da raiz. Observar o felogênio de cicatrização (seta) localizado acima do calo, as células alongadas do parênquima do floema secundário e o xilema obliterado. **28.** Região da fissura da casca, mostrando duas gemas (setas) originadas a partir do calo, uma de cada lado da fissura. Observar o direcionamento dos ápices caulinares e a obliteração das células xilemáticas no limite da fissura.

C = calo, M = meristemóide, XS = xilema secundário. Barras: 25 e 26 = 75 μm ; 27 e 28 = 200 μm .

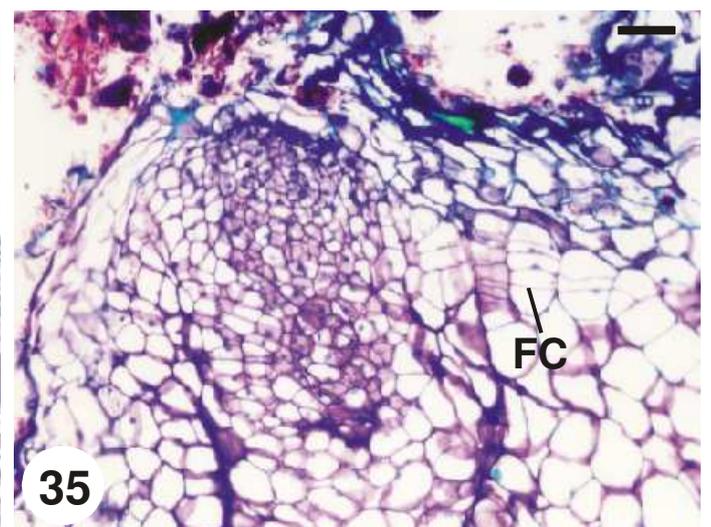
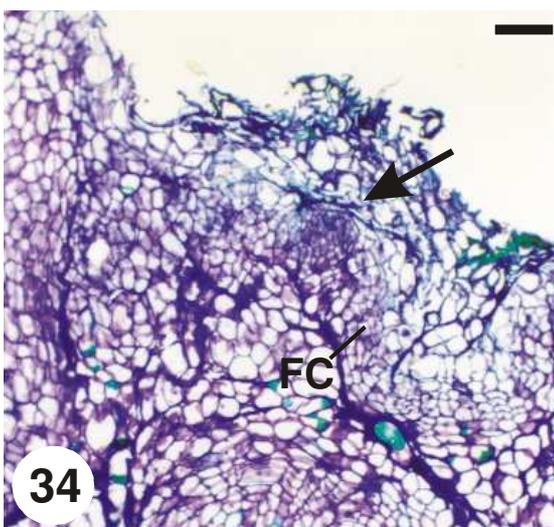
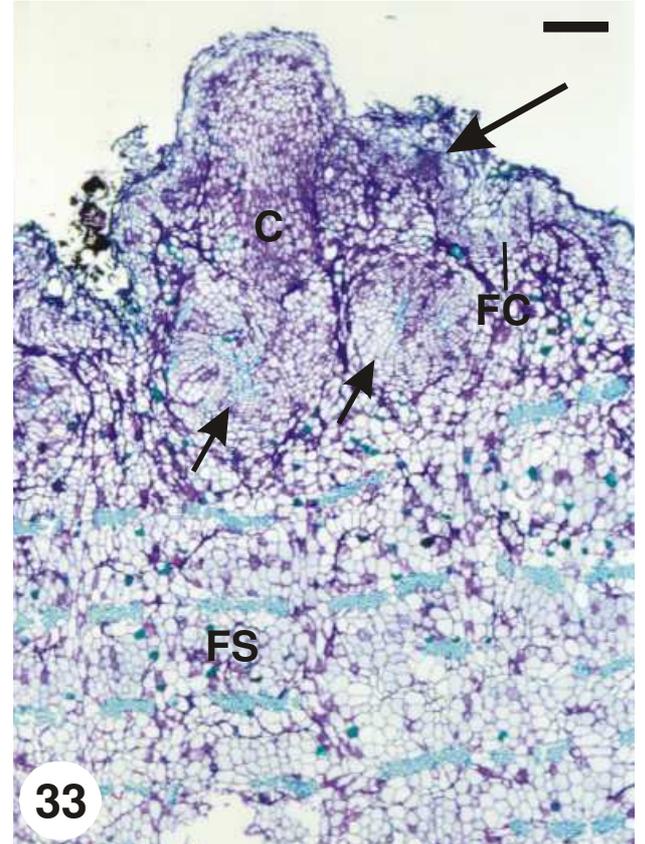
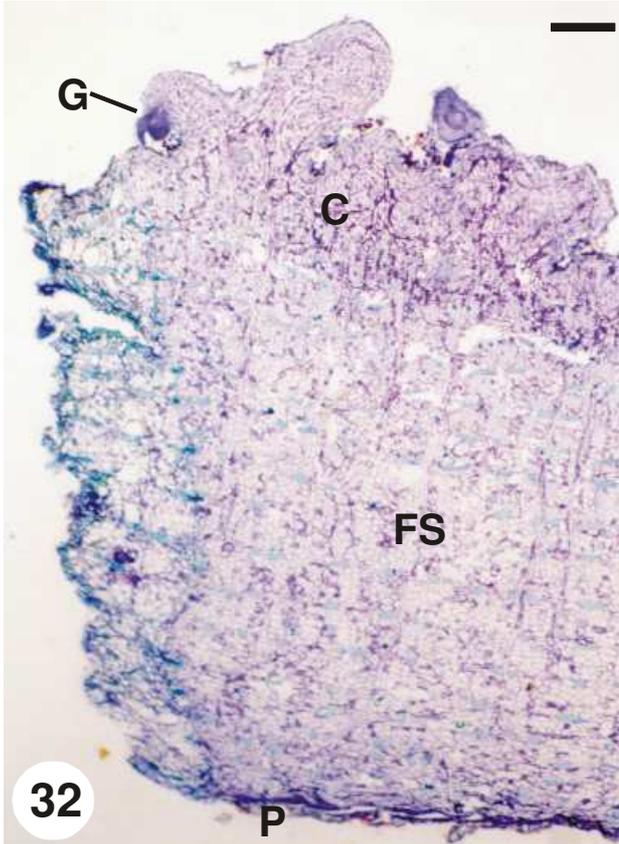


Figuras 29-31. Fragmento da casca da raiz de *Bauhinia forficata*. **29.** Visão geral da superfície interna do fragmento, no qual é possível visualizar raízes adventícias numa das extremidades, três brotos desenvolvidos na extremidade oposta e um conjunto de gemas (setas) na porção mediana. **30.** Detalhe da figura anterior, mostrando a inserção dos brotos em uma das extremidades do fragmento da casca da raiz. **31.** Detalhe da Figura 29, mostrando o conjunto de gemas (setas) na porção mediana do fragmento.



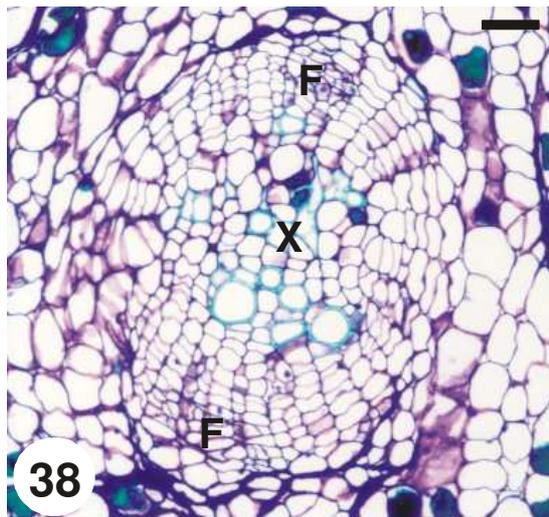
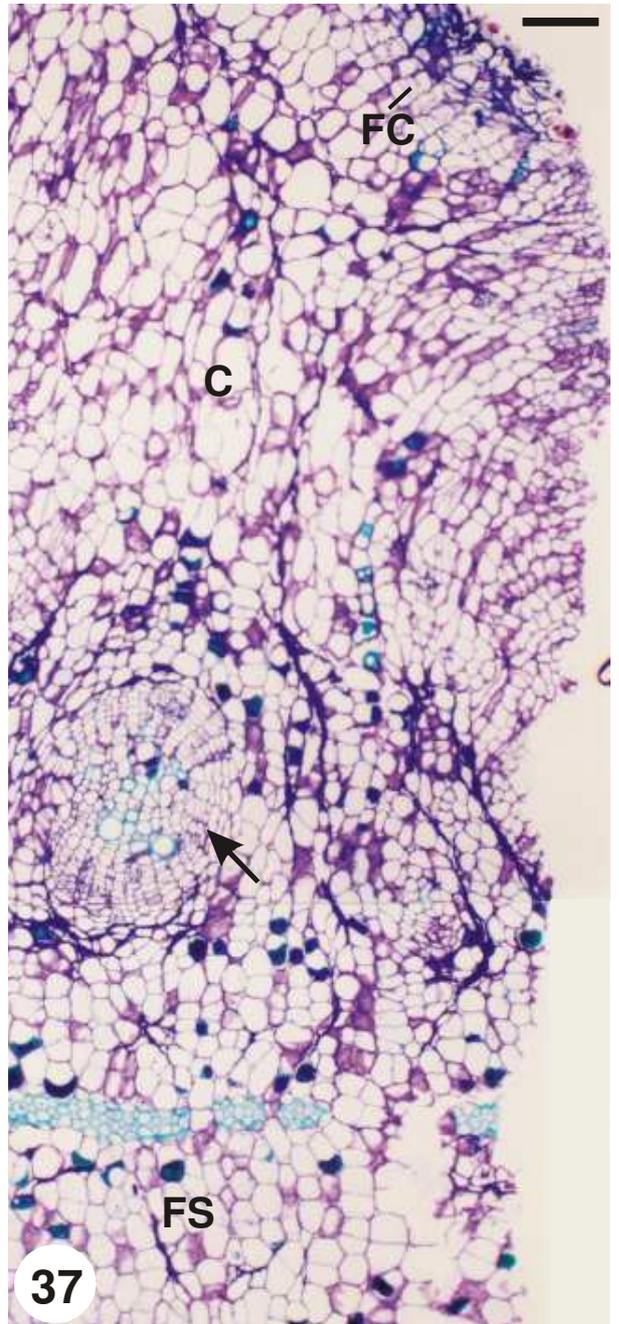
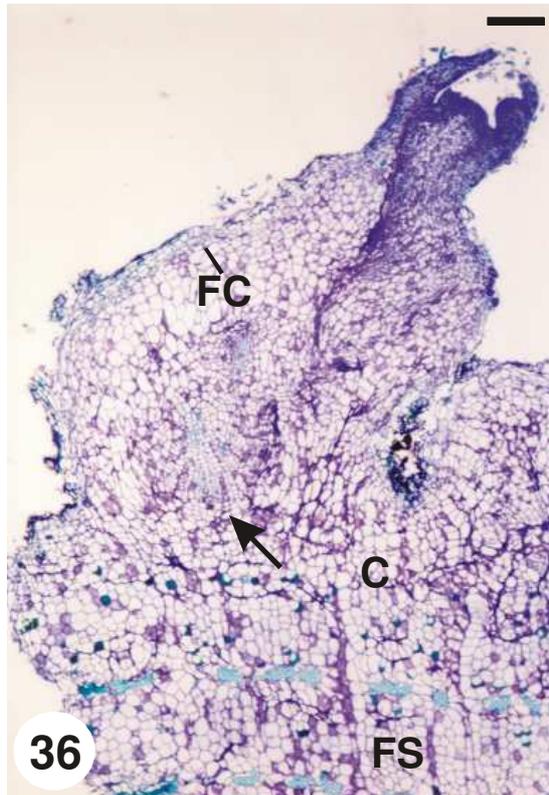
Figuras 32-35. Cortes transversais do fragmento da casca da raiz de *Bauhinia forficata*. **32.** Visão geral da casca da raiz, mostrando a periderme original e o calo formado a partir da proliferação do parênquima do floema secundário, no qual se observa o desenvolvimento de uma gema. **33.** Detalhe de uma região do calo, evidenciando a presença de um meristemóide (seta maior) e de dois nódulos vasculares (setas menores). **34-35.** Detalhes da formação dos meristemóides (seta) a partir do felogênio de cicatrização do calo.

C = calo, FC = felogênio de cicatrização, FS = floema secundário, G = gema, P = periderme.
Barras: 32 = 450 μm ; 33 = 200 μm ; 34 = 75 μm ; 35 = 35 μm .

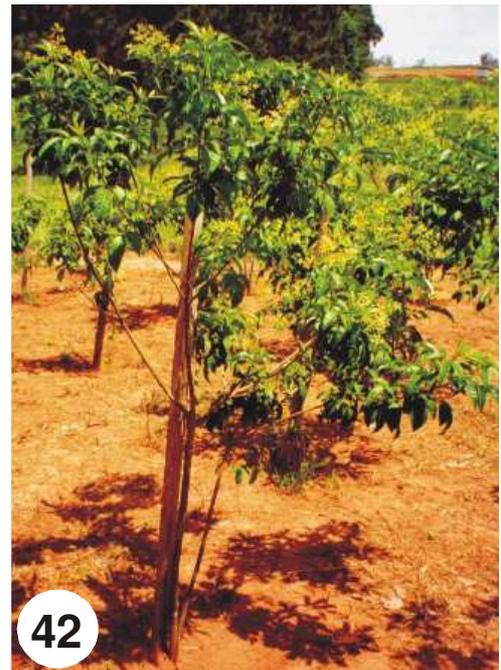


Figuras 36-38. Cortes transversais do fragmento da casca da raiz de *Bauhinia forficata*. **36.** Desenvolvimento da gema e sua conexão com o nódulo vascular (seta). **37.** Presença de um nódulo vascular (seta) no calo. **38.** Detalhe do nódulo vascular da figura anterior.

C = calo, FC = felogênio de cicatrização, FS = floema secundário. Barras: 36 = 200 μm ; 37 = 75 μm ; 38 = 35 μm .



Figuras 39-42. Indivíduos de *Hymenaea courbaril* (39) e *Esenbeckia febrifuga* (40) plantados na Fazenda Areão (ESALQ/USP). **41.** Exemplar de *Hymenaea courbaril*, com aproximadamente 31 meses de idade. **42.** Exemplar de *Esenbeckia febrifuga*, com aproximadamente 34 meses de idade.



Figuras 43-45. *Esenbeckia febrifuga* com aproximadamente 46 meses de idade. **43.** Corte da parte aérea da planta a 15 cm da altura da superfície do solo. **44.** Anelamento (setas) de duas raízes laterais e superficiais a 5 cm de distância da base do caule da planta. **45.** Seccionamento (seta) de uma raiz lateral superficial a 15 cm de distância da base do caule da planta.

Barras: 43 = 10 cm; 44 = 5 cm; 45 = 3 cm.



Figuras 46-47. Formação de brotos a partir do sistema radicular de exemplares de *Esenbeckia febrifuga*, seis meses após o corte da parte aérea da planta. **46.** Agrupamentos de brotos (setas) nas proximidades do caule remanescente. **47.** Detalhe de um agrupamento de brotos.

Barras: 46 = 15 cm; 47 = 4,2 cm.



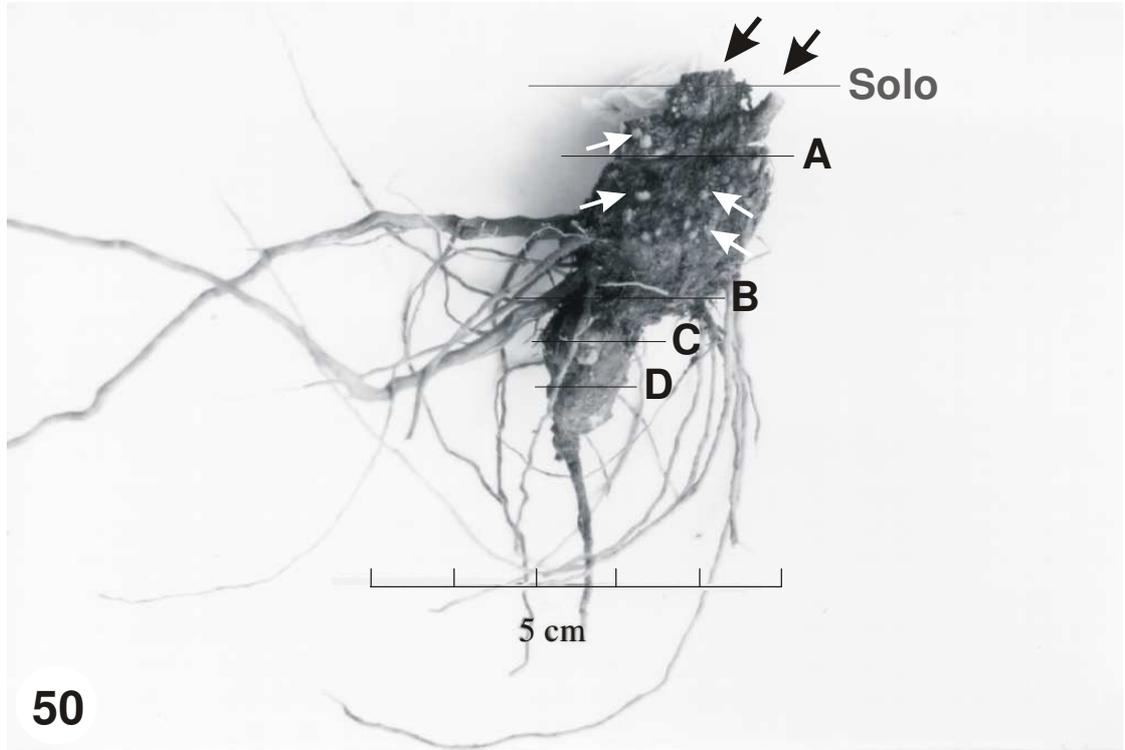
Figuras 48-49. Formação de brotos em exemplares de *Esenbeckia febrifuga* em uma raiz lateral superficial seccionada intencionalmente (**48**) e em raízes seccionadas acidentalmente (**49**), seis meses após o seccionamento.

Barras: 48 = 4,2 cm; 49 = 5,5 cm.



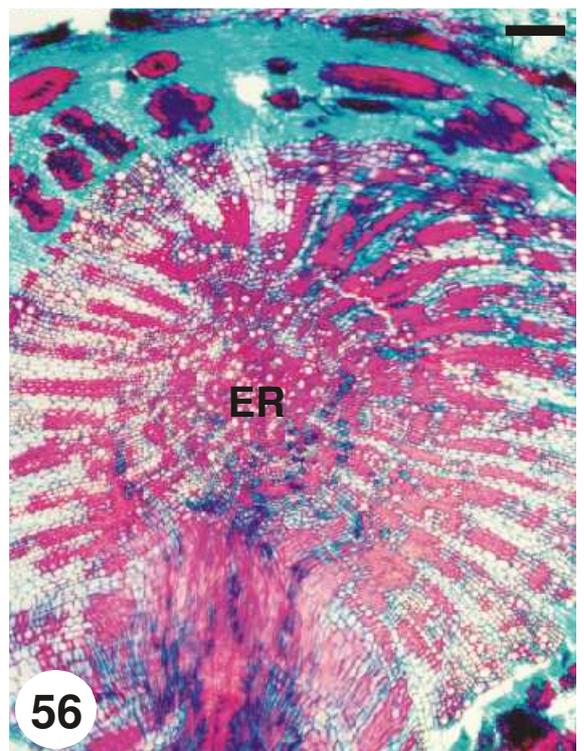
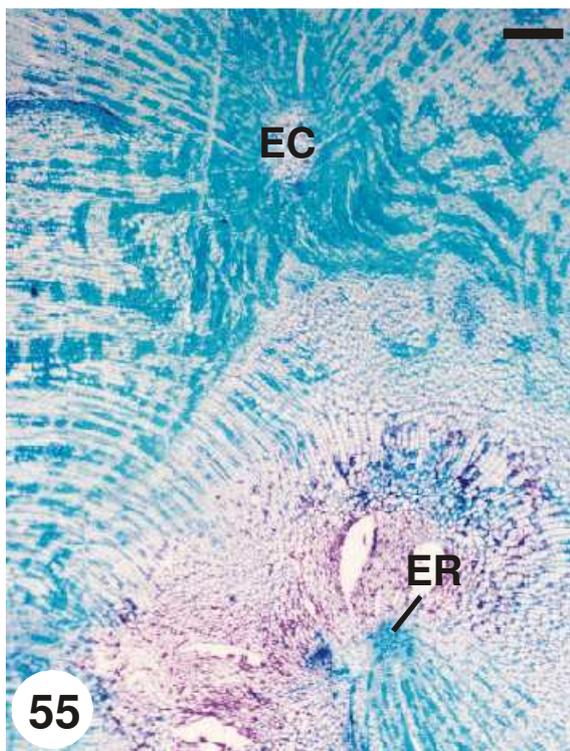
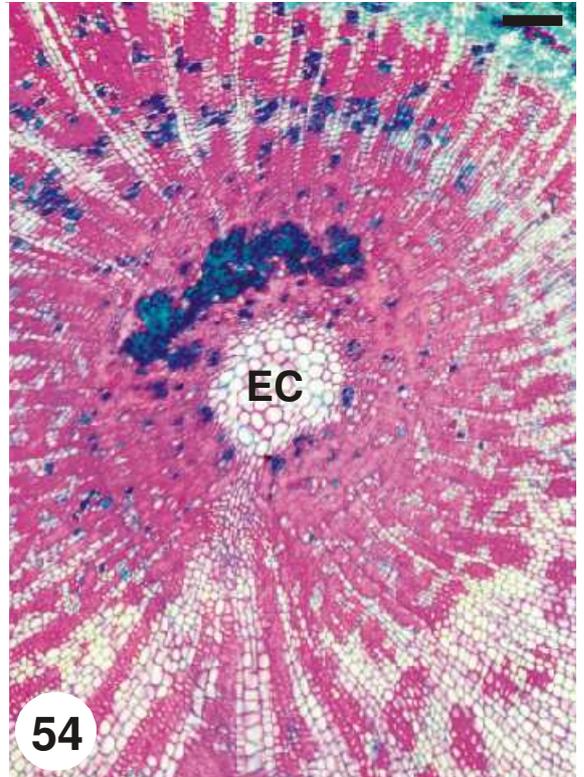
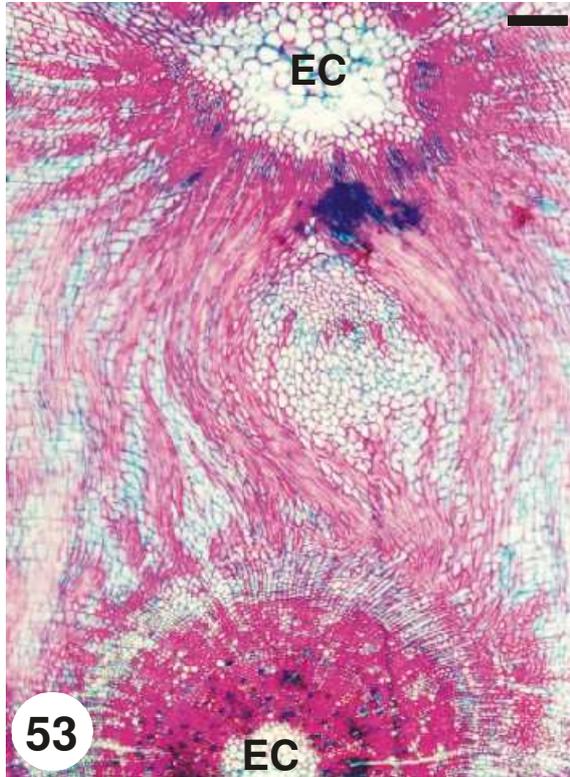
Figuras 50-52. *Baccharis subdentata*. 50. Visão geral do xilopódio, indicando os níveis de seccionamento (A, B, C e D). As setas pretas indicam a saída dos caules aéreos e as setas brancas indicam as gemas. **51.** Detalhe da figura anterior, mostrando as gemas formadas na porção correspondente ao nível A. **52.** Detalhe da Figura 50, evidenciando uma gema formada entre os níveis C e D.

Barras: 51 = 385 μm ; 52 = 220 μm .



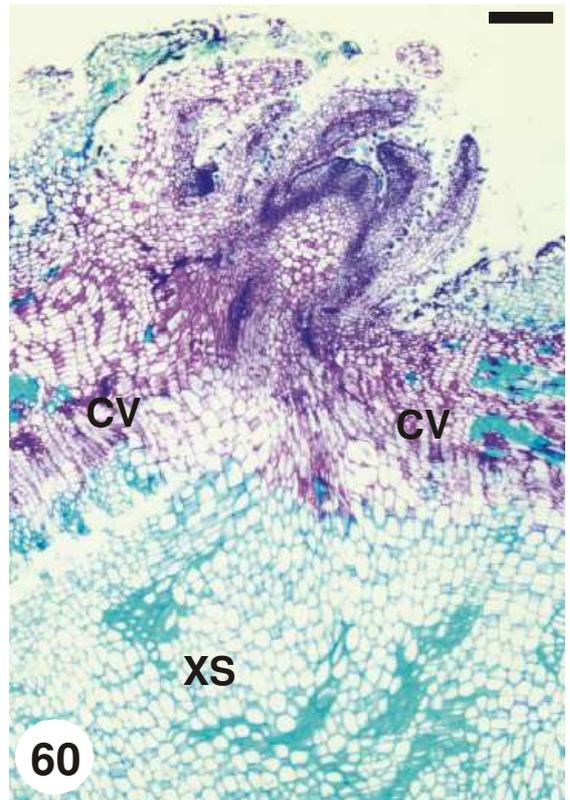
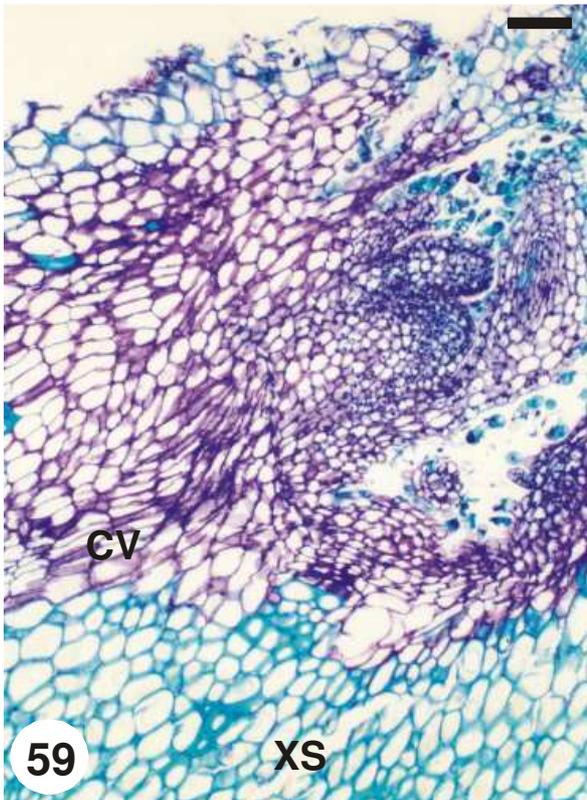
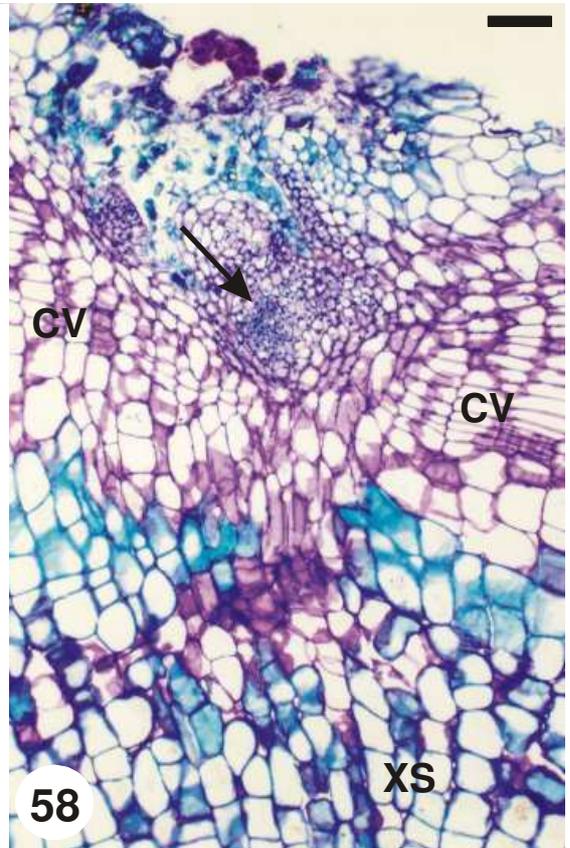
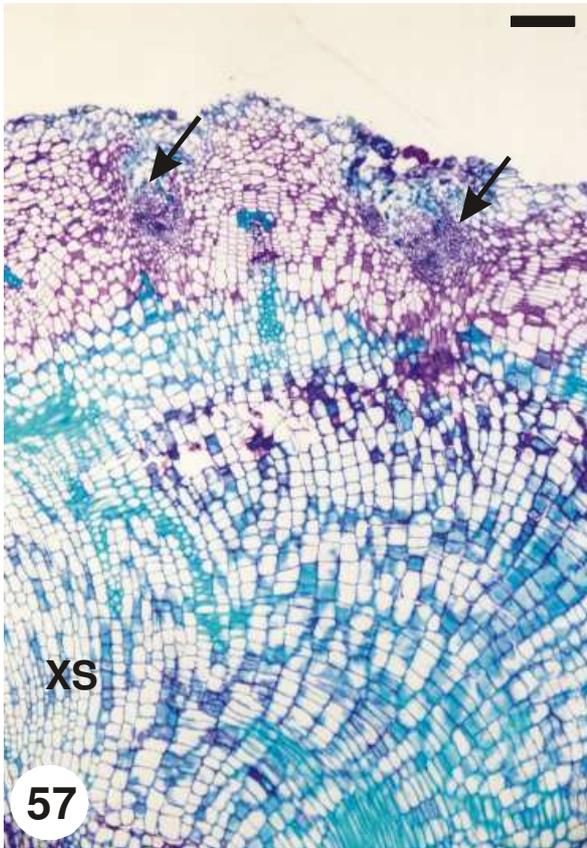
Figuras 53-56. Cortes transversais da região central do xilopódio de *Baccharis subdentata*, cujos níveis estão indicados na Figura 50. **53.** Enxertia de ramos do xilopódio seccionado no nível A. **54-55.** Estrutura caulinar correspondente aos níveis B e C, respectivamente. **56.** Xilopódio seccionado no nível D, evidenciando a estrutura radicular.

EC = eixo caulinar, ER = eixo radicular. Barras: 53, 54 e 56 = 200 μm ; 55 = 450 μm .



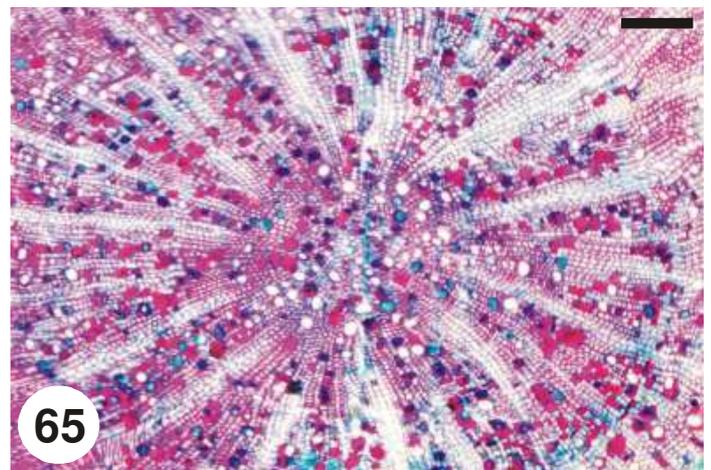
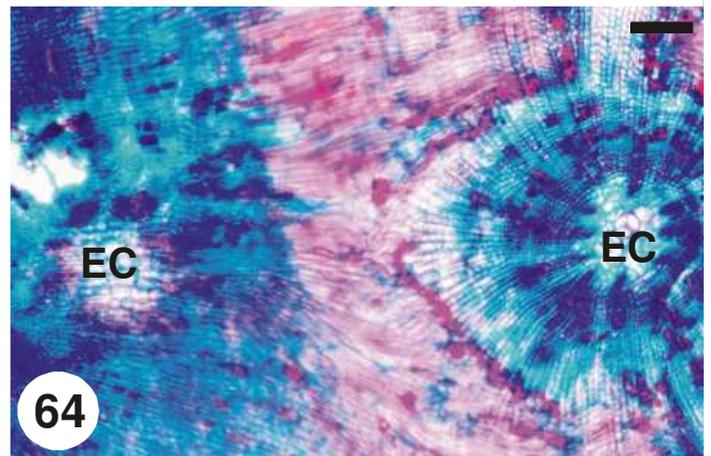
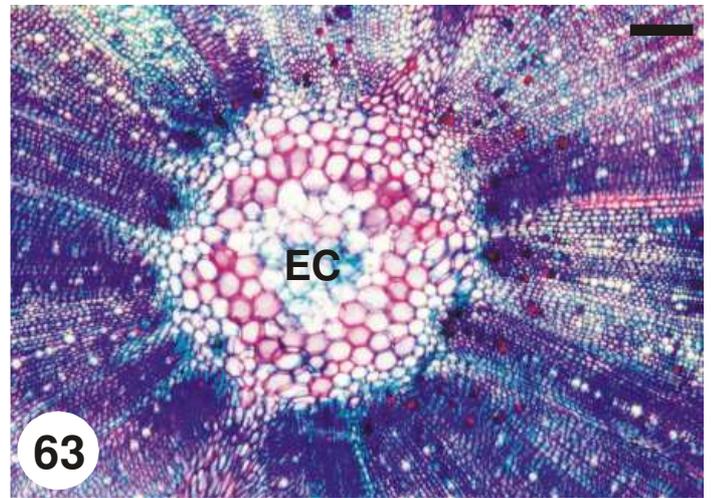
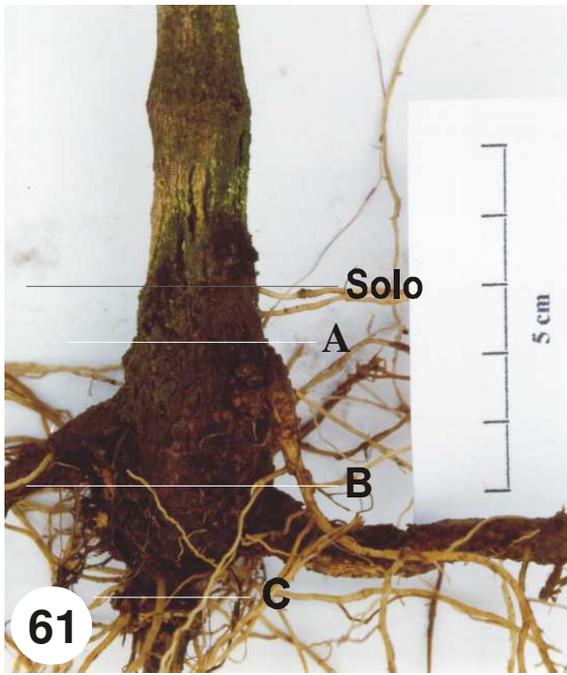
Figuras 57-60. Formação de gemas (setas) no xilopódio de *Baccharis subdentata* a partir do câmbio vascular.

CV = câmbio vascular, XS = xilema secundário. Barras: 57 e 60 = 200 μm ; 58 e 59 = 75 μm .



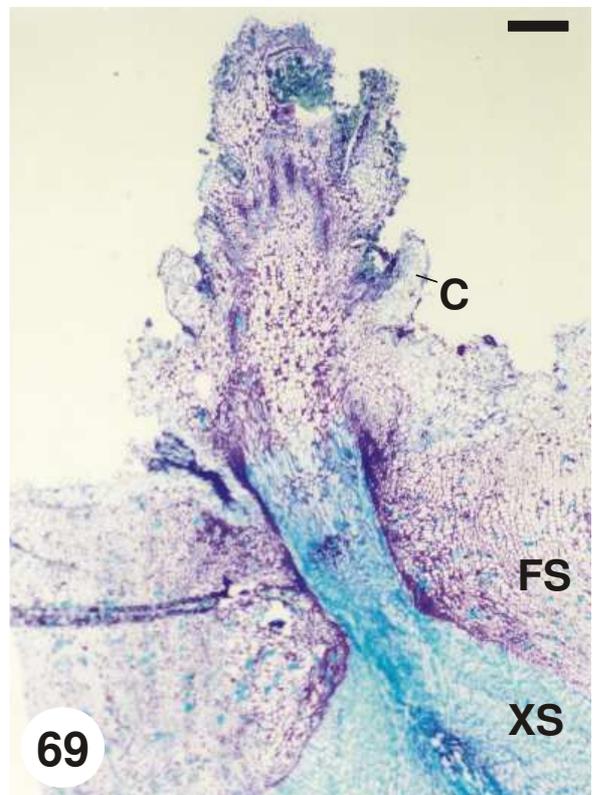
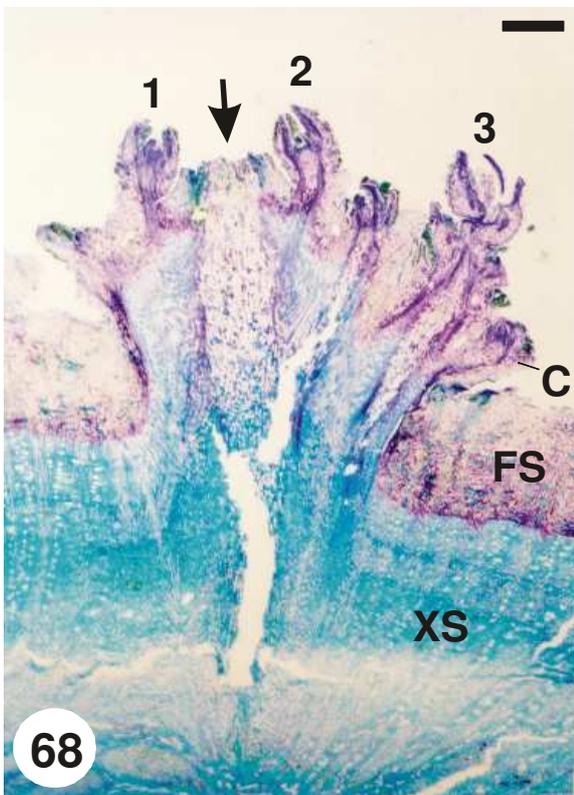
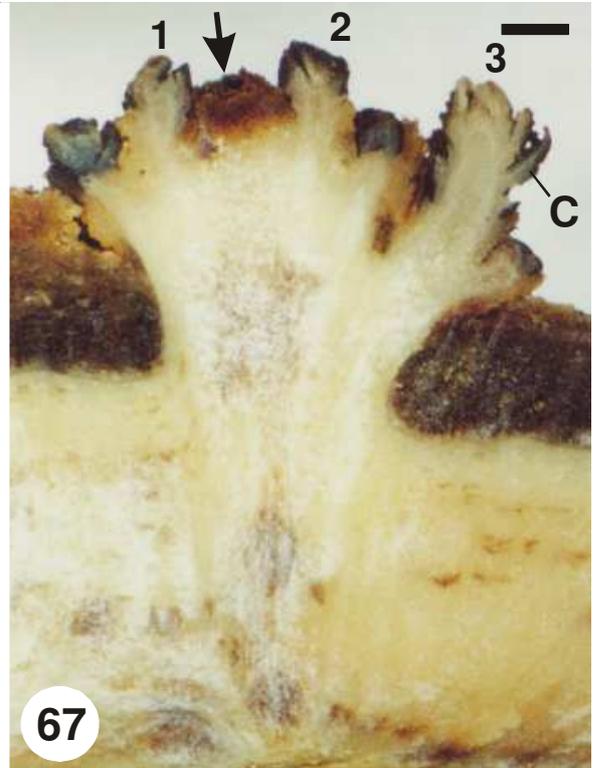
Figuras 61-65. *Eupatorium maximilianii*. **61.** Visão geral do xilopódio, indicando os níveis (A, B e C) em que foram realizados os cortes transversais ilustrados nas Figuras 63, 64 e 65, respectivamente. **62.** Detalhe de um outro xilopódio, mostrando a disposição das gemas no sistema subterrâneo. **63.** Estrutura caulinar. **64.** Enxertia de ramos. **65.** Estrutura radicular.

EC = eixo caulinar. Barras: 63, 64 e 65 = 220 μm .



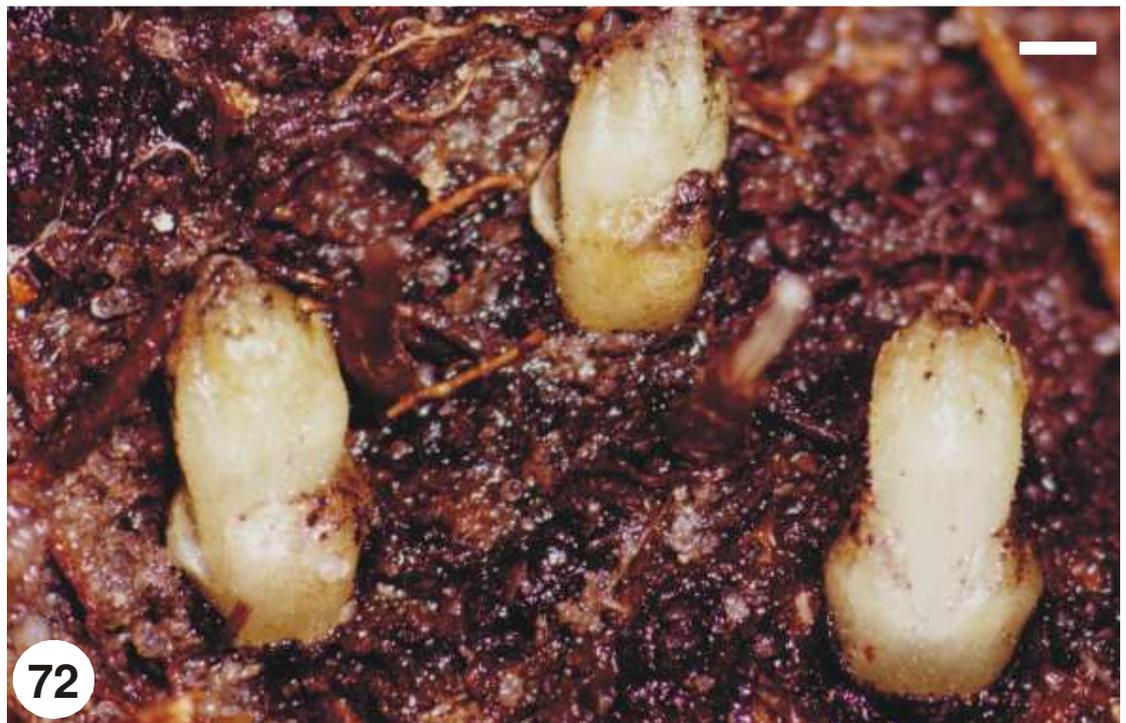
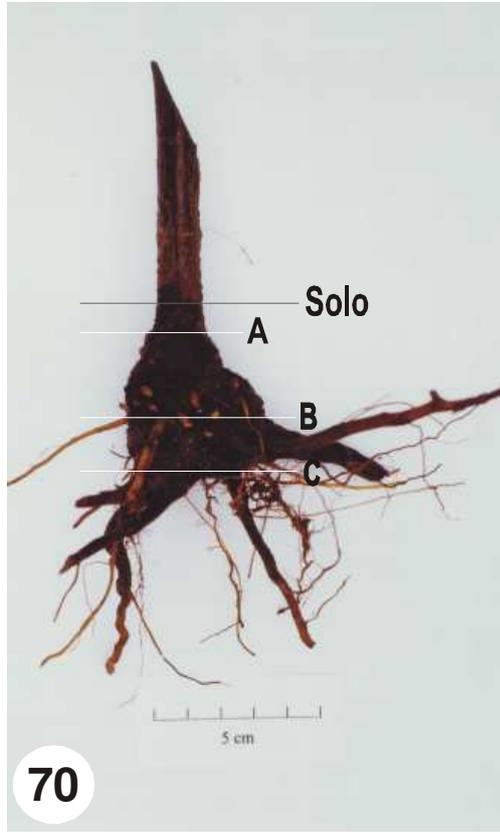
Figuras 66-69. Visualização de um agrupamento de gemas (**66**) e seus respectivos cortes longitudinais (**67 e 68**) do xilopódio de *Eupatorium maximilianii*. Em **67 e 68**, os números 1, 2 e 3 são gemas originadas na axila de catafilos e a seta indica a gema “danificada”. **69.** Detalhe de uma das gemas do agrupamento.

C = Catafilo, FS = Floema secundário, XS = xilema secundário. Barras: 66 e 67 = 870 µm; 68 = 810 µm; 69 = 410 µm.



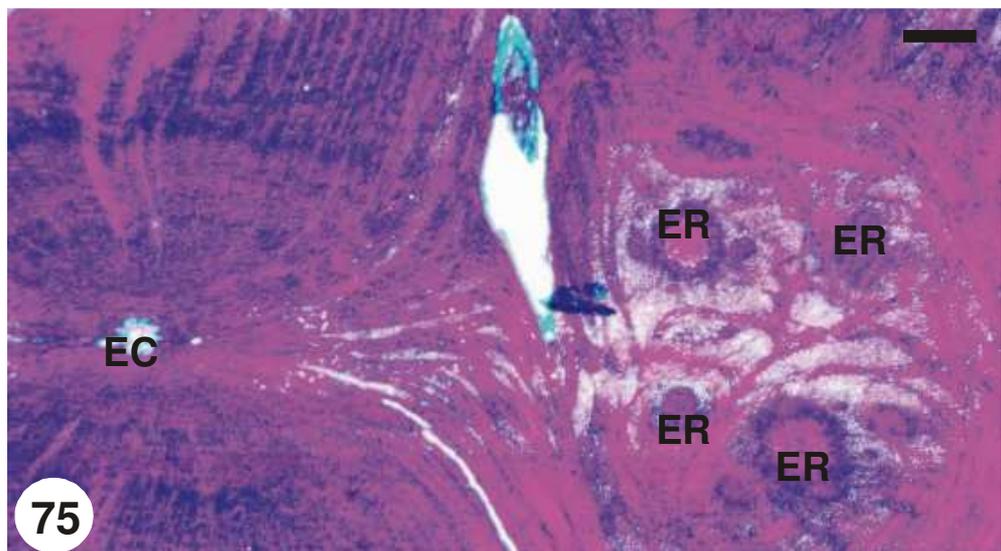
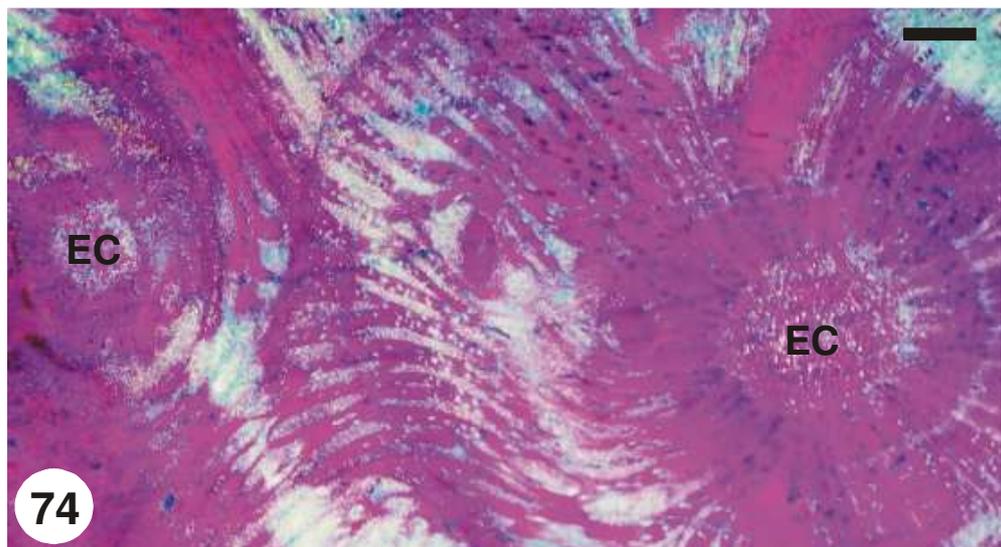
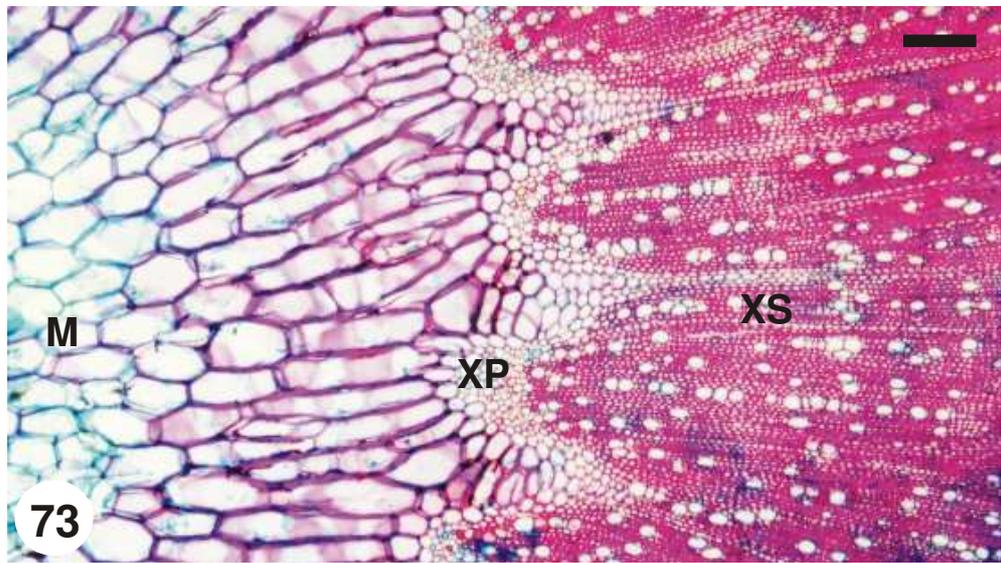
Figuras 70-72. *Eupatorium squalidum*. **70.** Visão geral do xilopódio, indicando os níveis (A, B e C) em que foi seccionado. **71.** Detalhe da figura anterior, mostrando a disposição das gemas (setas) no xilopódio. **72.** Detalhe das gemas já parcialmente desenvolvidas.

Barra: 72 = 870 μm .



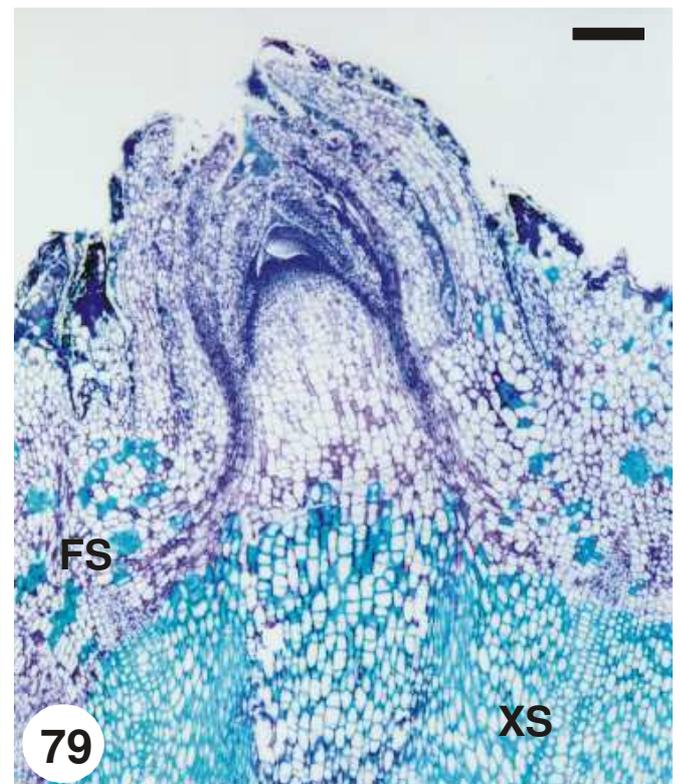
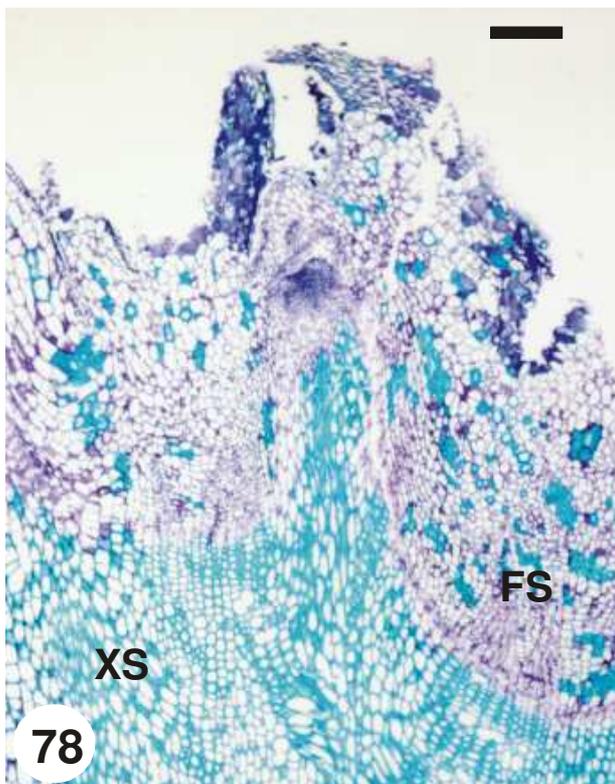
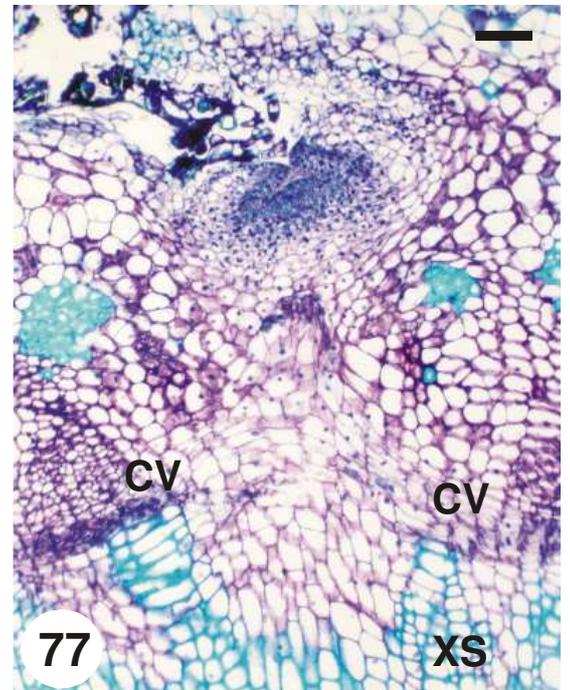
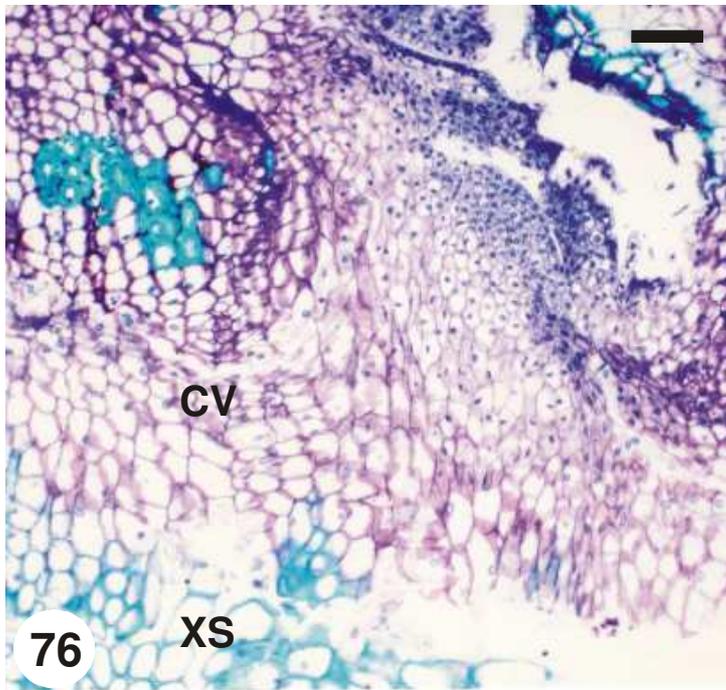
Figuras 73-75. Cortes transversais do xilopódio de *Eupatorium squalidum*. **73.** Região seccionada no nível A, mostrando a estrutura caulinar. **74.** Região seccionada no nível B, com auto-enxertia natural de dois eixos caulinares. **75.** Região seccionada no nível C, com enxertia de caules e raízes.

EC = eixo caulinar, ER = eixo radicular, M = medula, XP = xilema primário, XS = xilema secundário. Barras: 73 = 200 μm ; 74 = 715 μm ; 75 = 670 μm .



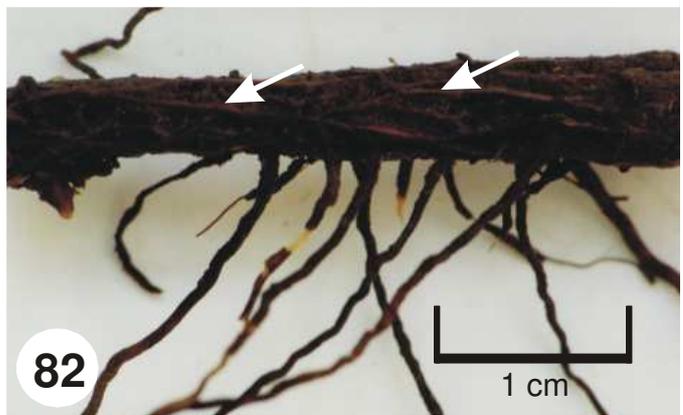
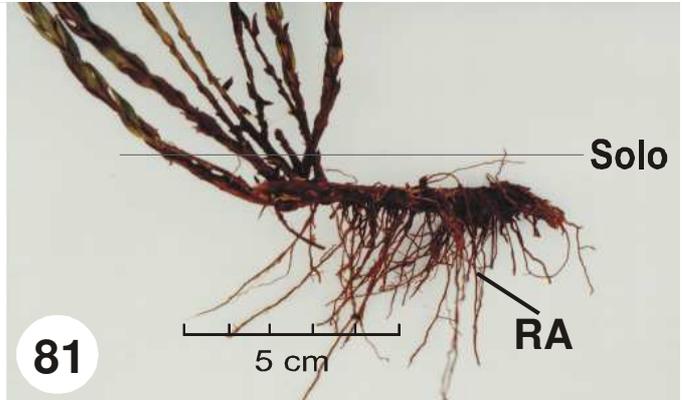
Figuras 76-79. Cortes transversais do xilopódio de *Eupatorium squalidum*, mostrando gemas protegidas por catafilos e originadas a partir do câmbio vascular.

CV = câmbio vascular, FS = floema secundário, XS = xilema secundário. Barras: 76 e 77 = 75 μm ; 78 e 79 = 200 μm .



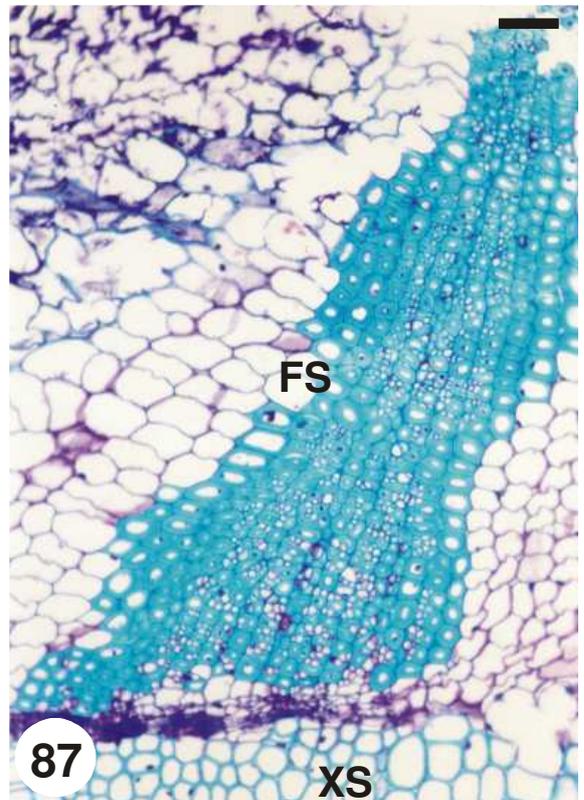
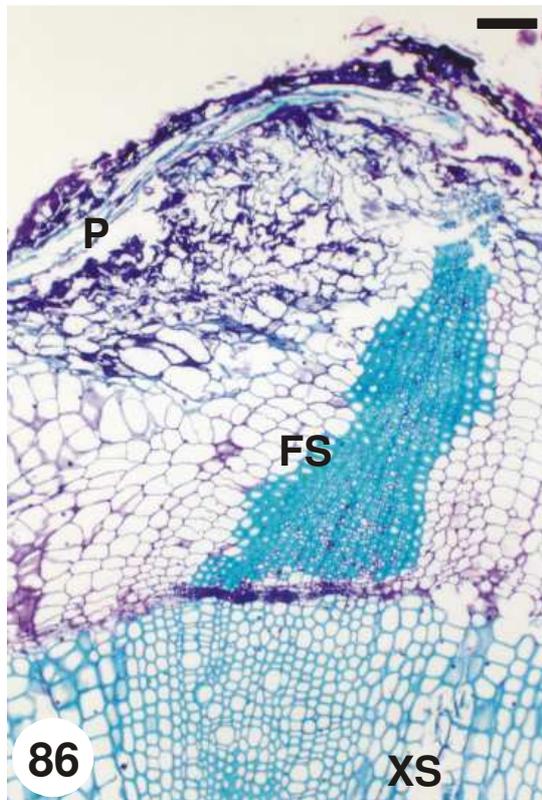
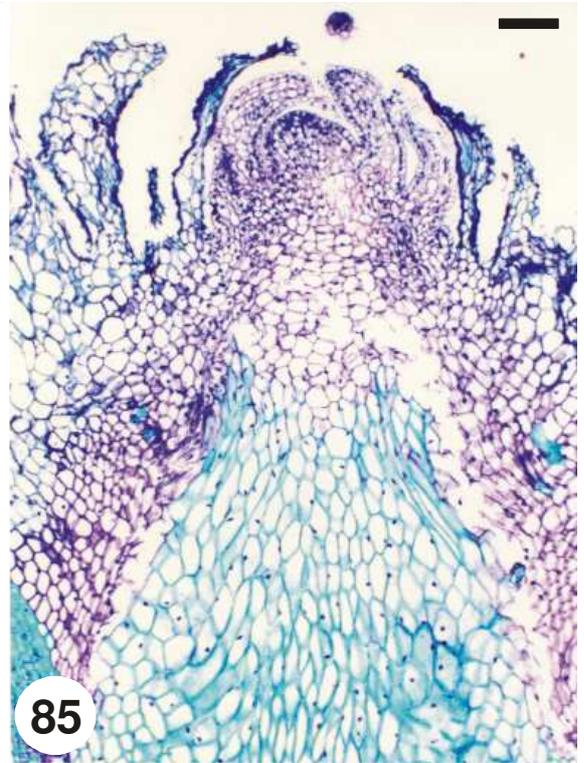
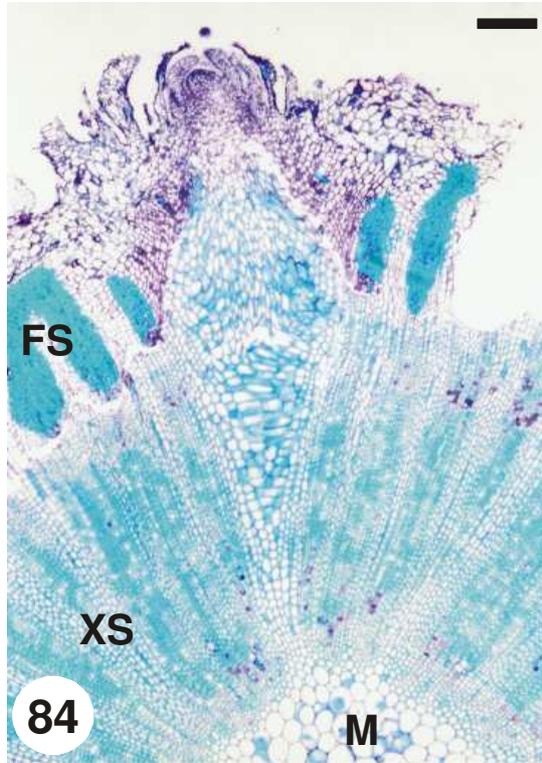
Figuras 80-83. *Lucilia lycopodioides*. **80.** Visão geral do rizóforo, o qual emite caules aéreos, evidenciando o sistema de ramificação caulinar bipolar. **81.** Detalhe da figura anterior, mostrando o grande número de raízes adventícias formadas a partir do rizóforo. **82.** Detalhe do rizóforo, mostrando as estrias salientes e ramificadas (setas) na sua superfície. **83.** Detalhe da gema (seta) de origem axilar.

RA = raiz adventícia. Barra: 83 = 450 μm .



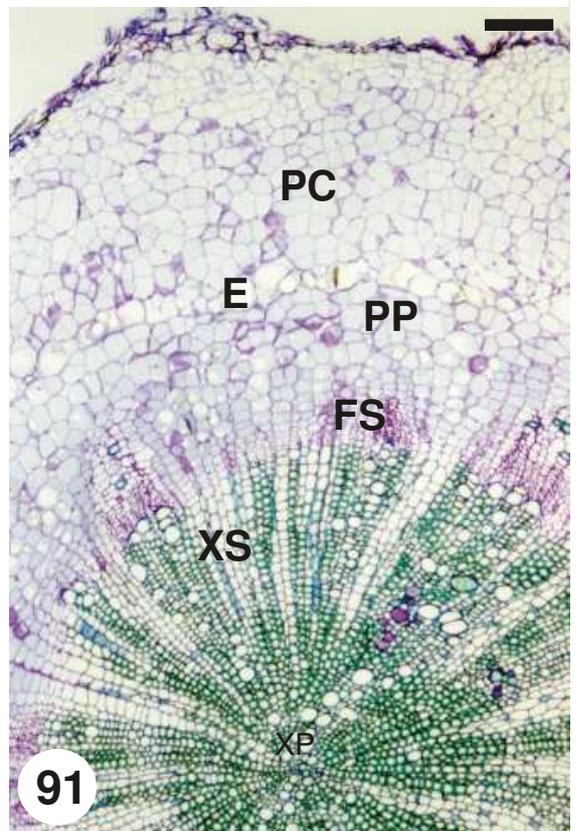
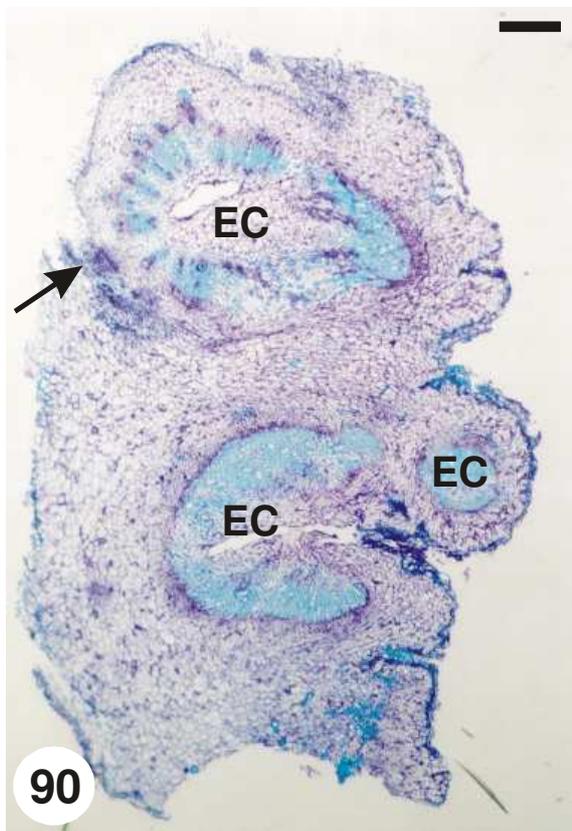
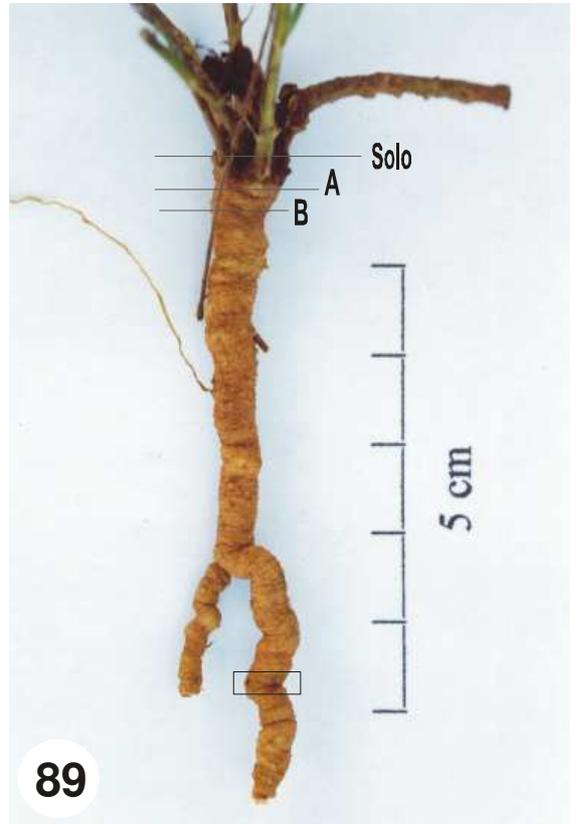
Figuras 84-87. Cortes transversais do rizóforo de *Lucilia lycopodioides*. **84.** Gema de origem axilar. **85.** Detalhe da figura anterior. Observar a esclerificação das células parenquimáticas da lacuna. **86.** Visualização da periderme e do floema secundário. **87.** Observar as células condutoras do floema secundário entre as fibras.

FS = floema secundário, M = medula, P = periderme, XS = xilema secundário. Barras: 84 = 200 μm ; 85 e 86 = 75 μm ; 87 = 35 μm .



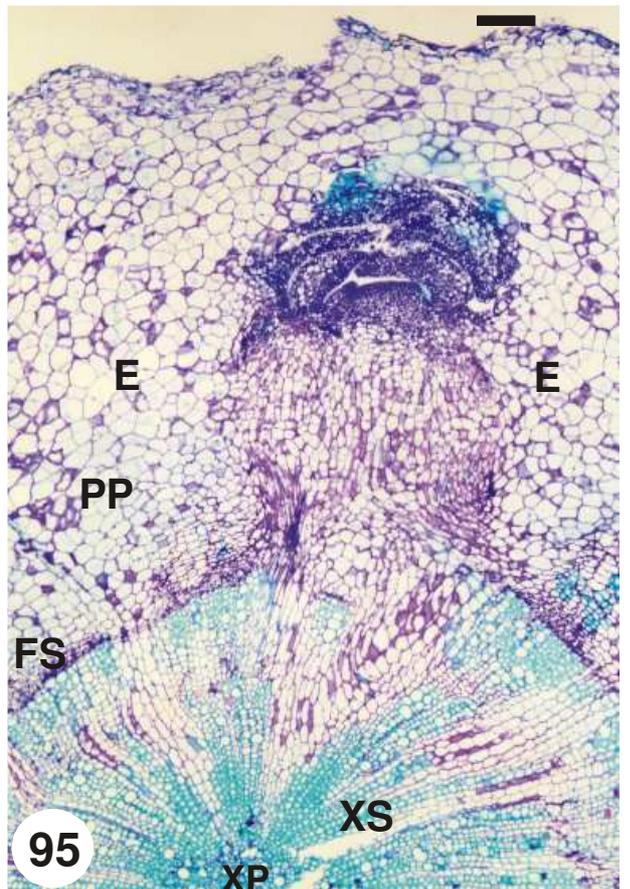
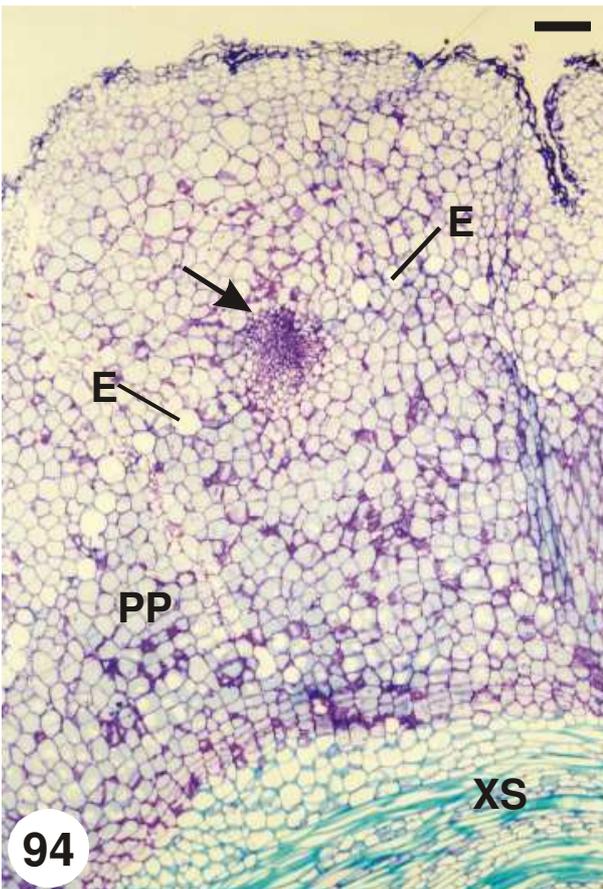
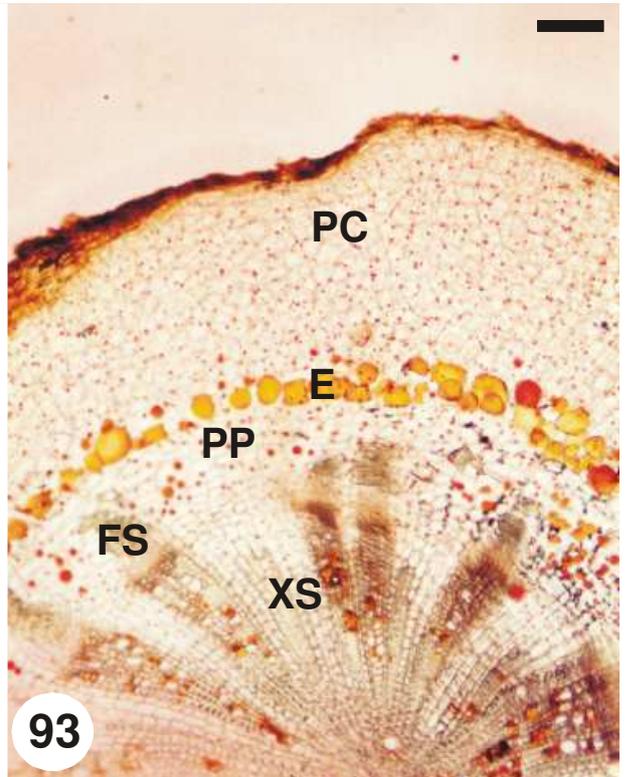
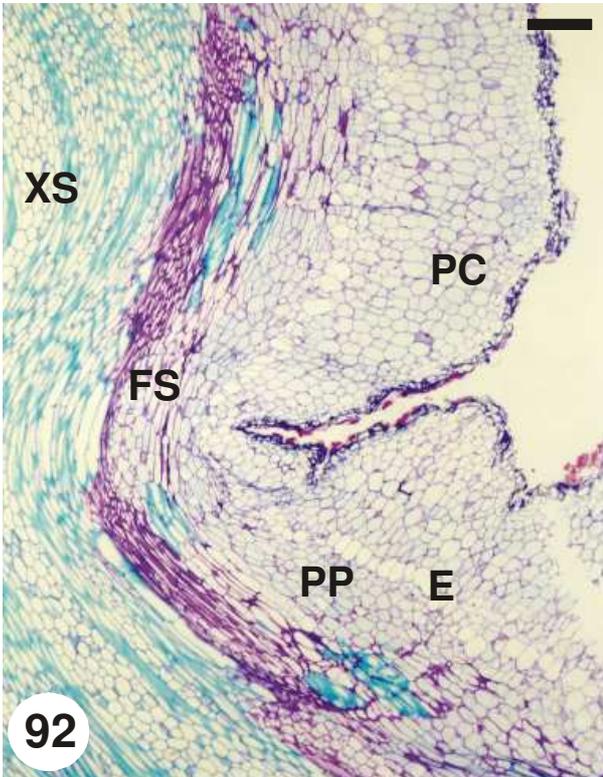
Figuras 88-91. *Vernonia brevifolia*. **88.** Visão geral da raiz tuberosa. **89.** Detalhe da figura anterior, indicando os níveis de seccionamento (A e B); em destaque, uma área de contração da raiz. **90.** Raiz tuberosa seccionada transversalmente no nível A, evidenciando a auto-enxertia de três ramos caulinares e a presença de uma gema axilar (seta). **91.** Raiz tuberosa seccionada transversalmente no nível B.

E = endoderme, EC = eixo caulinar, FS = floema secundário, PC = parênquima cortical, PP = periciclo proliferado, XP = xilema primário, XS = xilema secundário. Barras: 90 = 450 μm ; 91 = 200 μm .



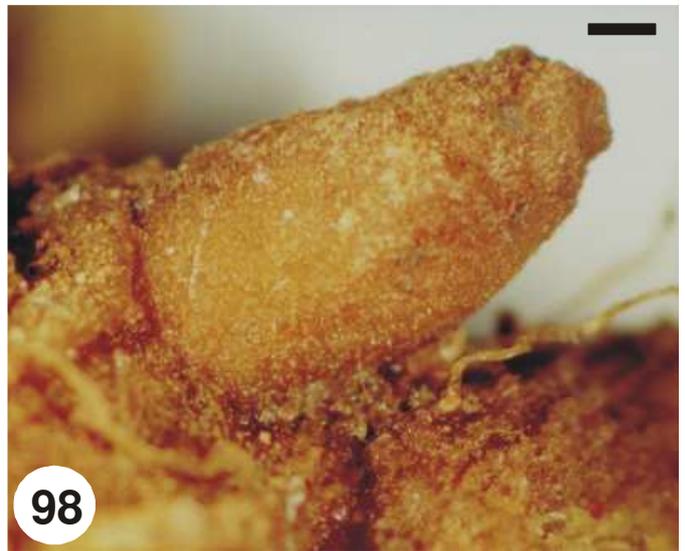
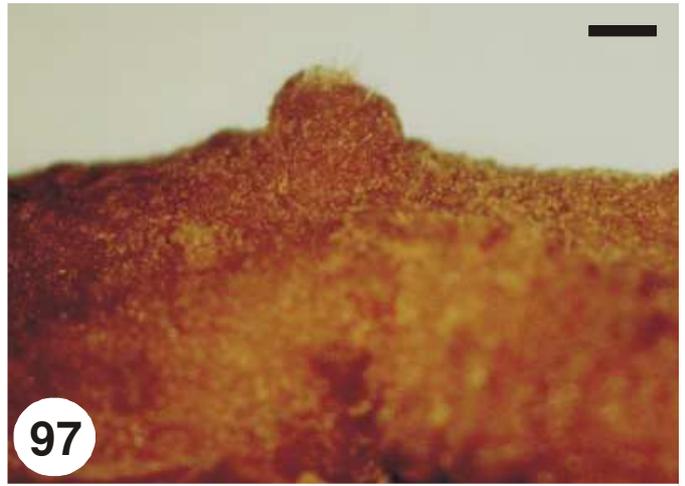
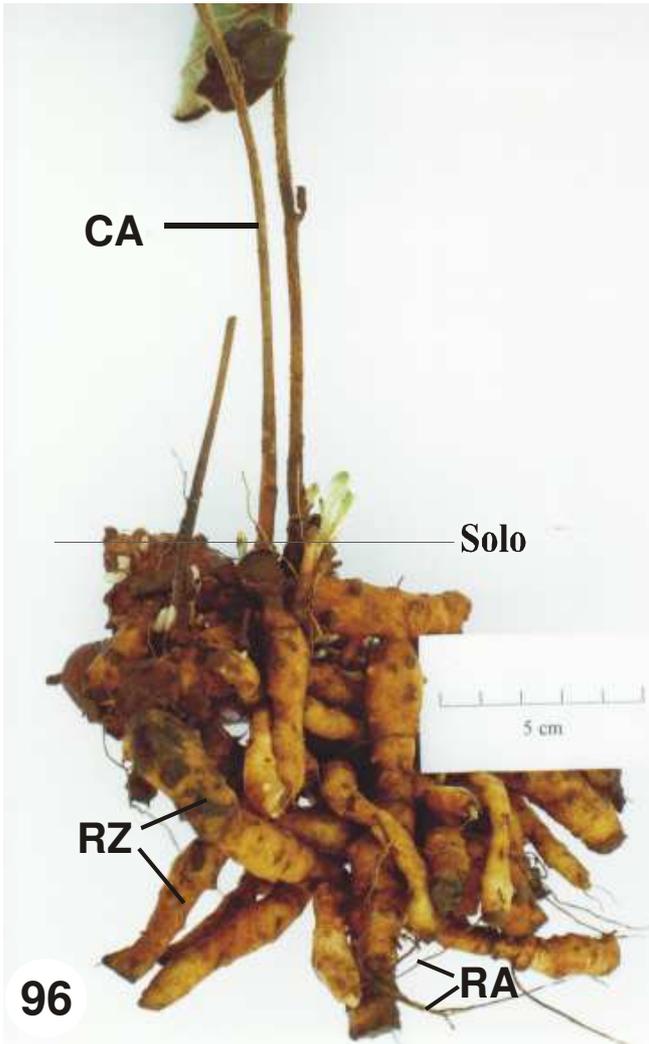
Figuras 92-95. Corte longitudinal (**92**) e cortes transversais (**93-95**) da raiz tuberosa de *Vernonia brevifolia*. **92.** Observar a área de contração radicular. **93.** Presença de substâncias de natureza lipídica evidenciadas pelo Sudan IV no parênquima cortical, endoderme, periciclo proliferado e parênquima do xilema e floema secundários. **94.** Primórdio de gema (seta) formado a partir do periciclo proliferado. **95.** Gema em estágio avançado de desenvolvimento, apresentando uma grande lacuna.

E = endoderme, FS = floema secundário, PC = parênquima cortical, PP = periciclo proliferado, XP = xilema primário, XS = xilema secundário. Barras: 200 µm.



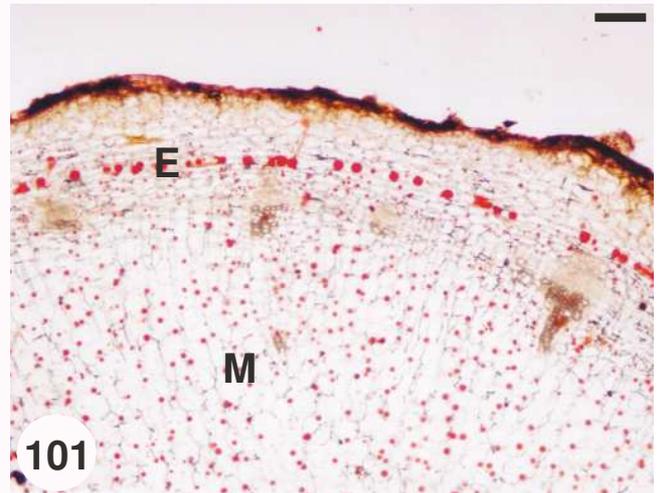
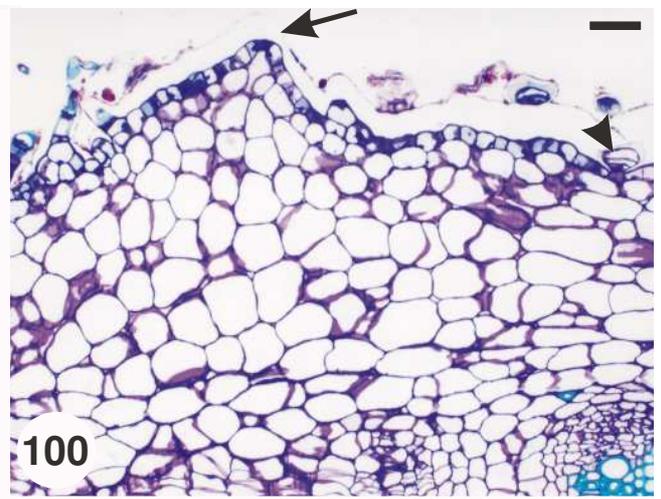
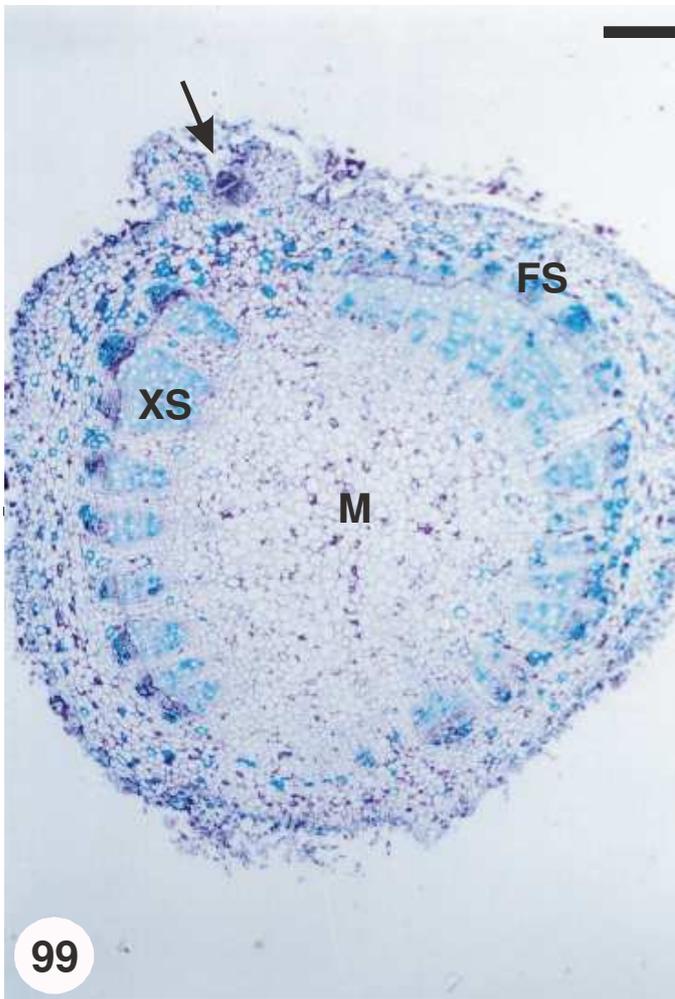
Figuras 96-98. *Vernonia herbacea*. **96.** Visão geral dos rizóforos e dos caules aéreos, mostrando o sistema de ramificação caulinar bipolar. **97.** Detalhe de uma gema axilar. **98.** Início da ramificação do rizóforo.

CA = caule aéreo, RA = raiz adventícia, RZ = rizóforo. Barras: 97 e 98 = 670 μm .



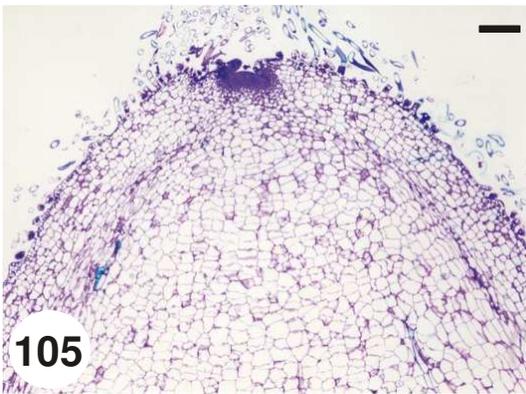
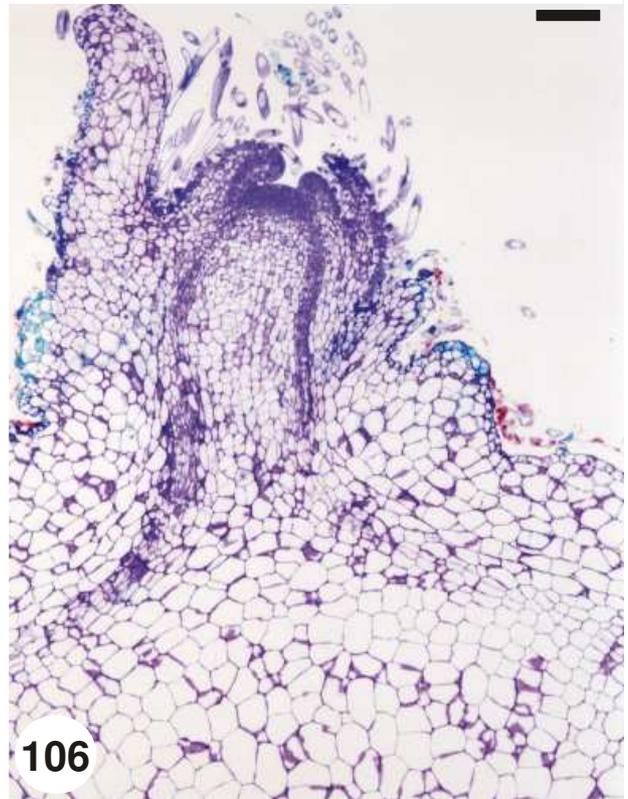
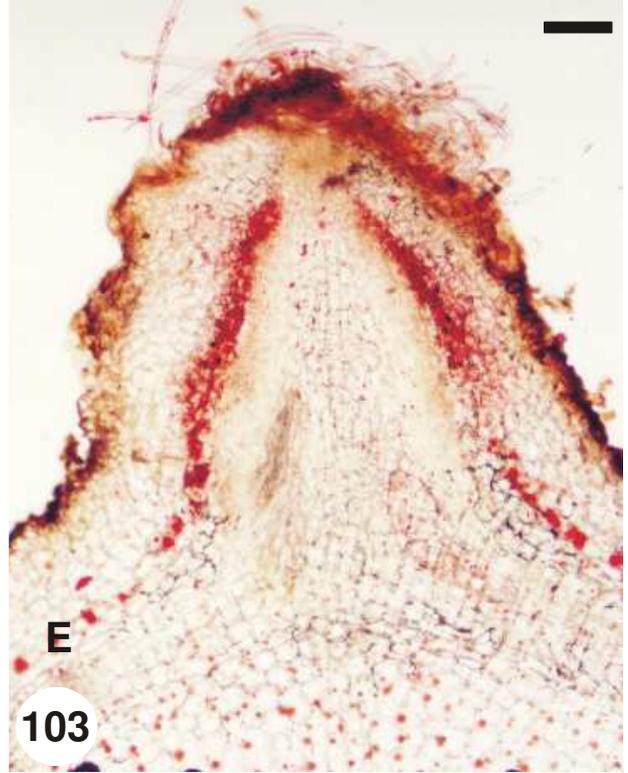
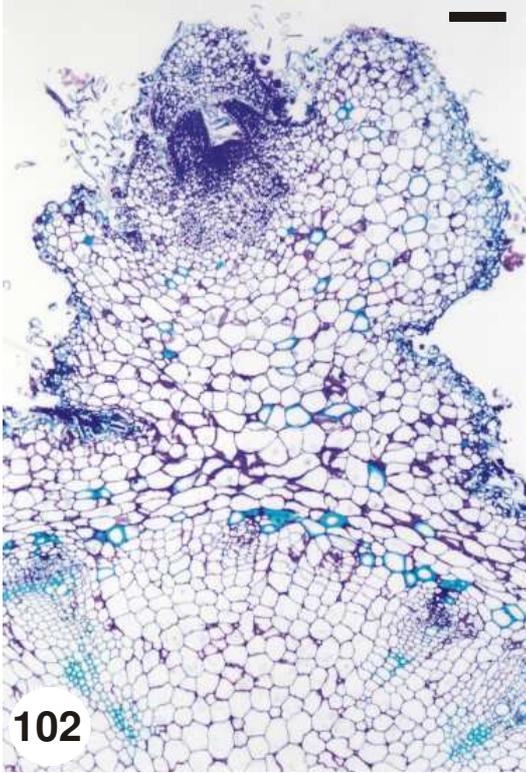
Figuras 99-101. Cortes transversais do rizóforo de *Vernonia herbacea*. **99.** Observar a organização dos feixes vasculares, a ampla medula e uma gema axilar (seta). **100.** Detalhe da epiderme, mostrando a presença de estômato (seta) e de tricomas glandulares (ponta de seta) e não glandulares. **101.** Observar o conteúdo das células endodérmicas e parenquimáticas corando positivamente com Sudan IV.

E = endoderme, FS = floema secundário, M = medula, XS = xilema secundário. Barras: 99 = 480 μm ; 100 = 75 μm ; 101 = 200 μm .



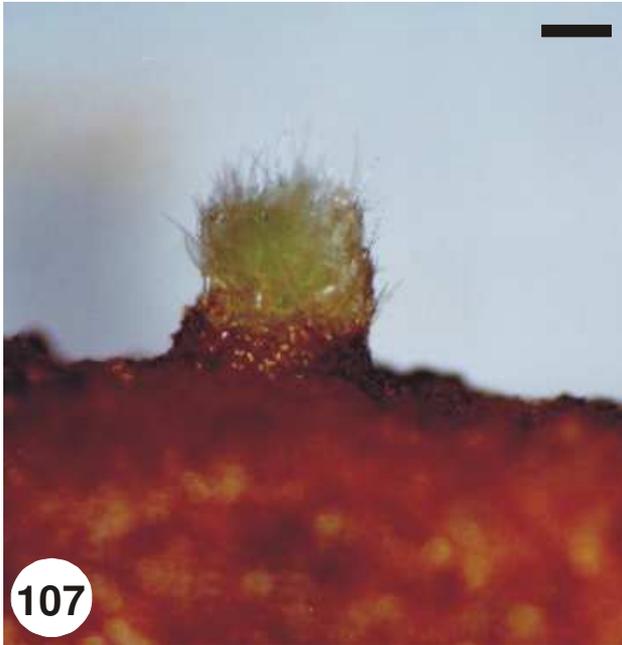
Figuras 102-106. *Vernonia herbacea*. **102-104.** Cortes longitudinais de ramificações do rizóforo similares àquela mostrada na Figura 98. **102.** Meristema apical caulinar protegido pelos catafilos na extremidade da ramificação. **103.** Observar a continuidade da endoderme da ramificação e do rizóforo de origem; o conteúdo das células endodérmicas e de algumas parenquimáticas cora com o Sudan IV. **104.** Detalhe da extremidade da ramificação mostrada na figura anterior, evidenciando a presença de secreção de natureza lipídica nos tricomas glandulares. **105-106.** Cortes longitudinais de duas gemas axilares dos fragmentos de rizóforos que foram expostos à luz.

E = endoderme. Barras: 102, 103, 105 e 106 = 200 μm ; 104 = 35 μm .



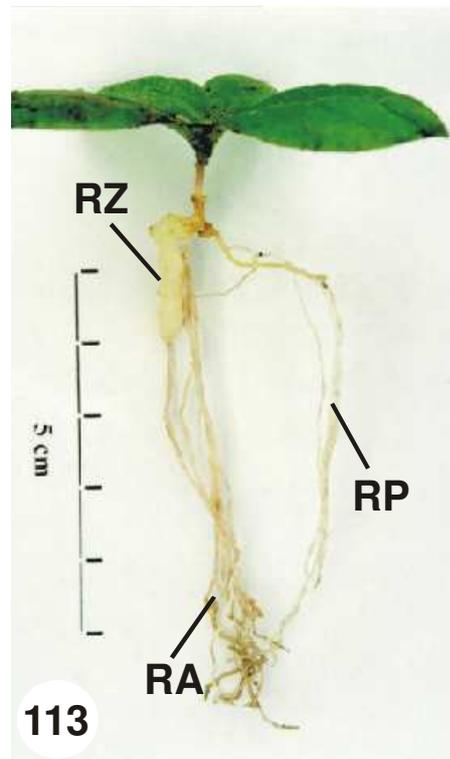
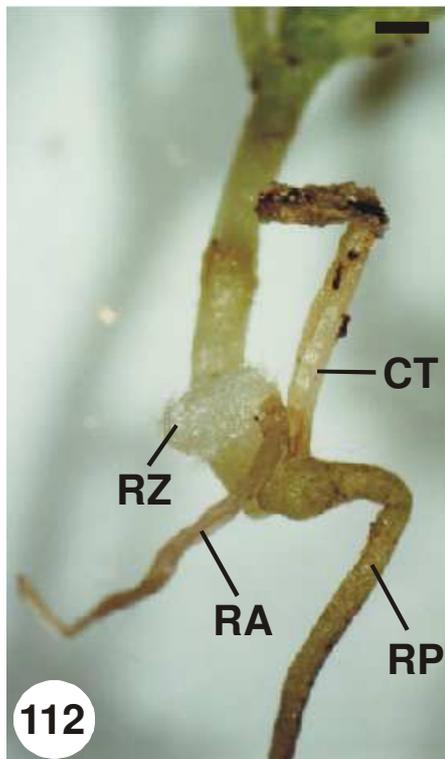
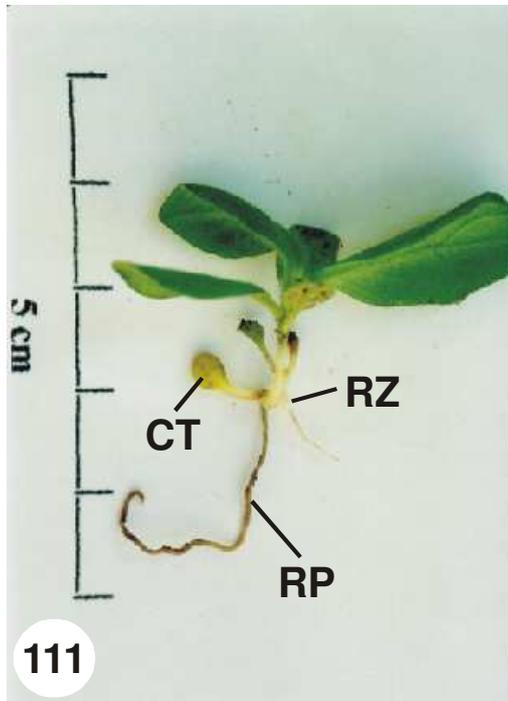
Figuras 107-110. Fragmentos de rizóforo de *Vernonia herbacea* expostos à luz, mostrando diferentes estágios do desenvolvimento das gemas axilares em eixos caulinares aéreos, cujas gemas normalmente formariam novos eixos caulinares subterrâneos. Na Figura 110, observa-se uma ramificação do rizóforo que havia iniciado seu crescimento, sendo posteriormente exposto à luz, tornando-se clorofilada e alterando seu geotropismo.

Barras: 107 = 620 μm ; 108 = 870 μm ; 110 = 810 μm .



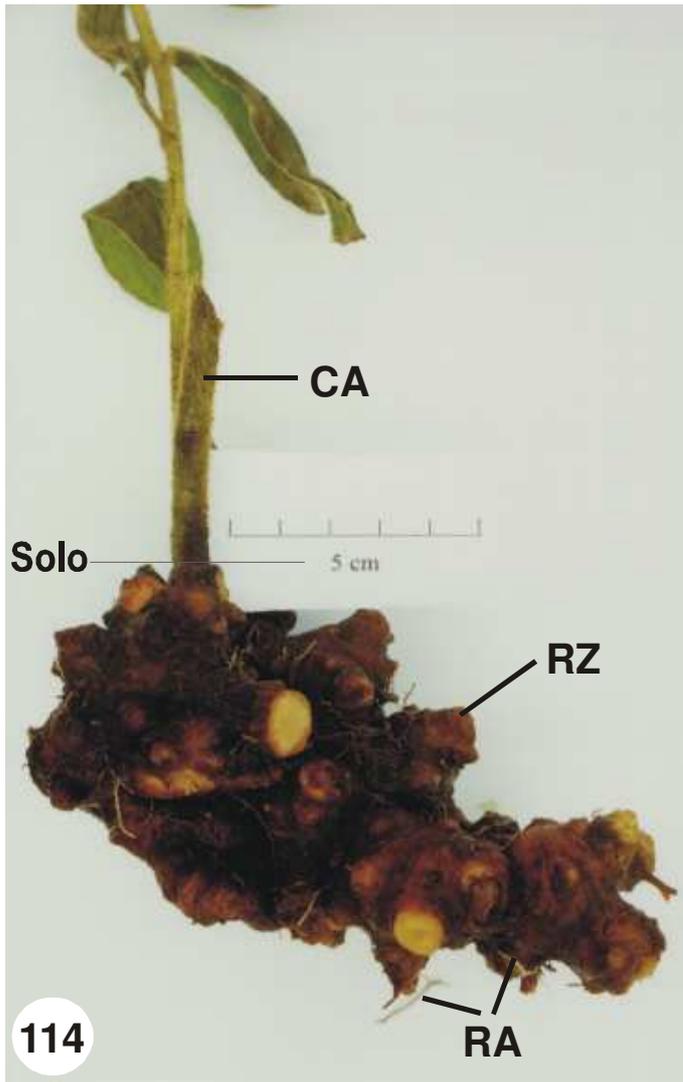
Figuras 111-113. Fases iniciais do desenvolvimento do rizóforo a partir da gema cotiledonar de uma plântula de *Vernonia herbacea*. **111.** Início do intumescimento da gema cotiledonar, 110 dias após a germinação da semente. **112.** Detalhe da figura anterior. Observar a formação da primeira raiz adventícia do rizóforo. **113.** Ramificações do rizóforo e desenvolvimento das raízes adventícias, 175 dias após a germinação da semente.

CT = cotilédone, RA = raiz adventícia, RP = raiz principal, RZ = rizóforo. Barra: 112 = 870 μm .



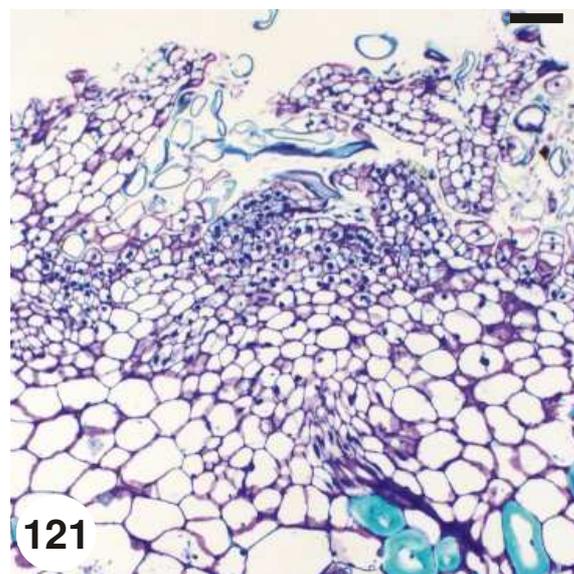
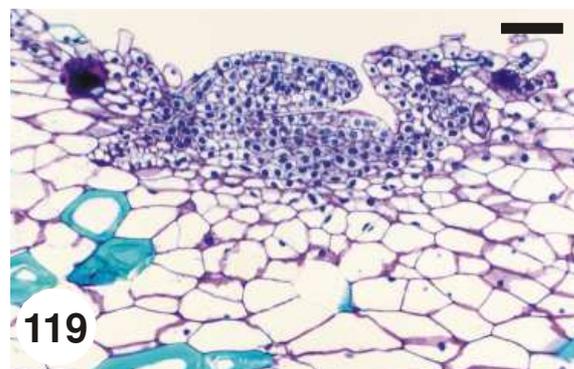
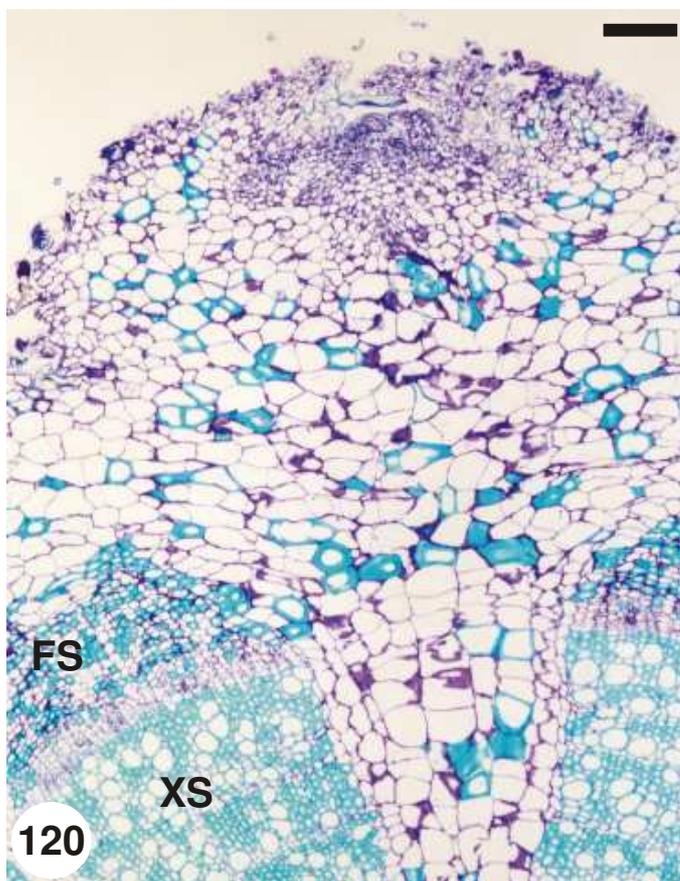
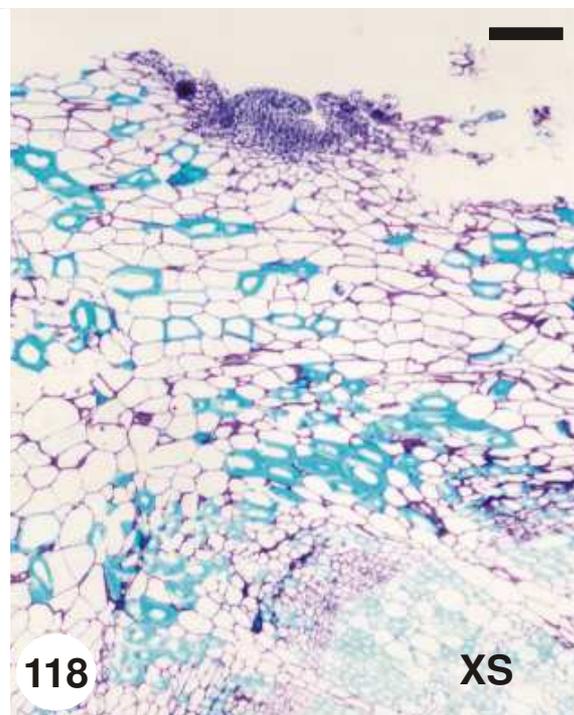
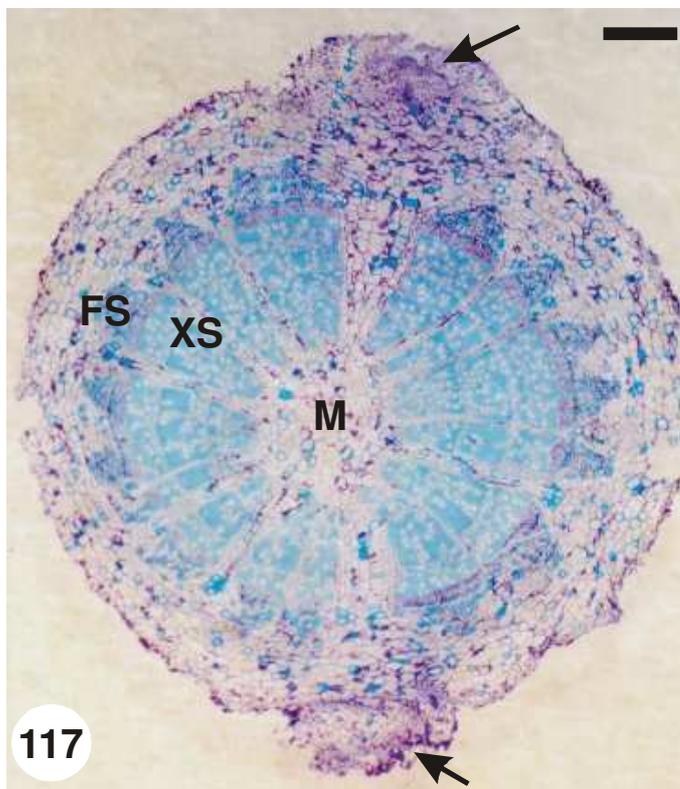
Figuras 114-116. *Vernonia platensis*. **114.** Visão geral dos rizóforos e dos caules aéreos, mostrando o sistema de ramificação caulinar bipolar. **115.** Detalhe de uma gema axilar. **116.** Início da ramificação do rizóforo.

CA = caule aéreo, RA = raiz adventícia, RZ = rizóforo. Barras: 115 e 116 = 870 μm .



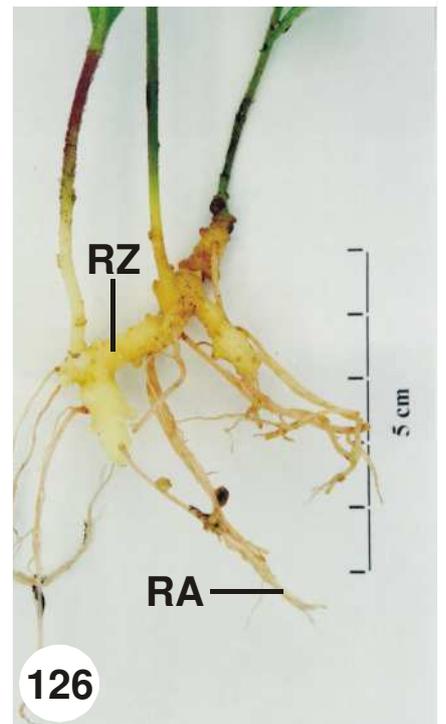
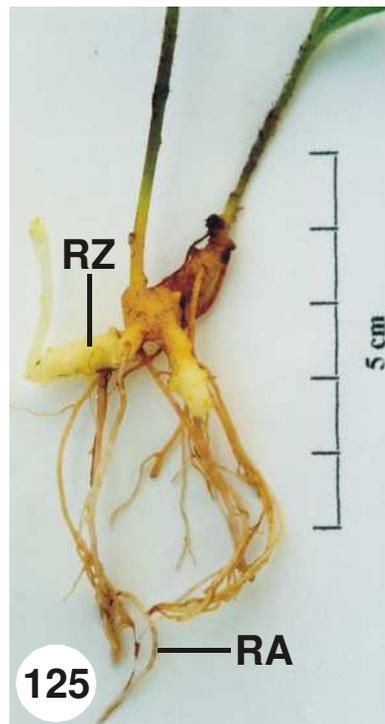
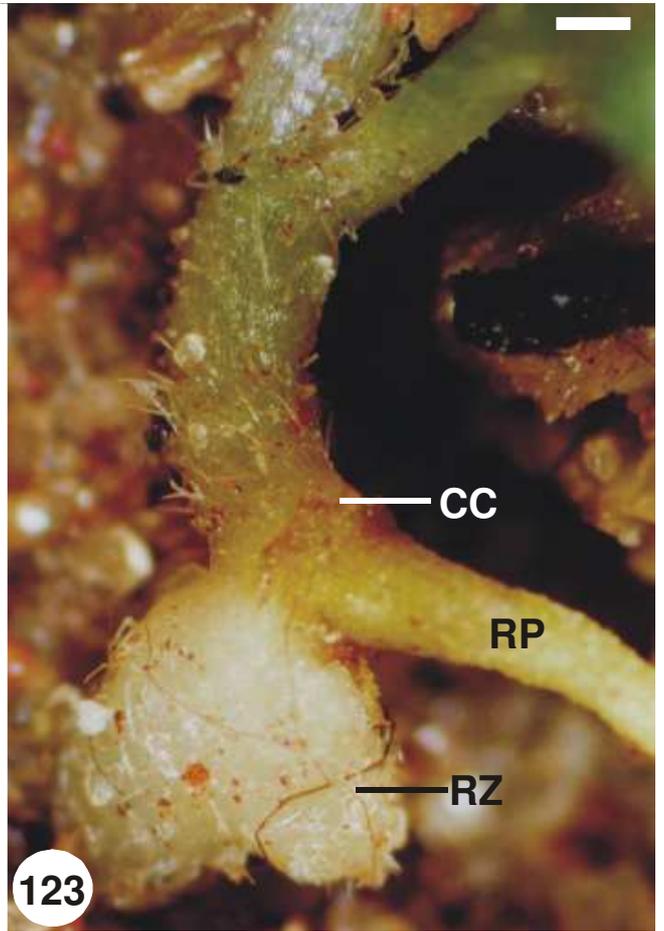
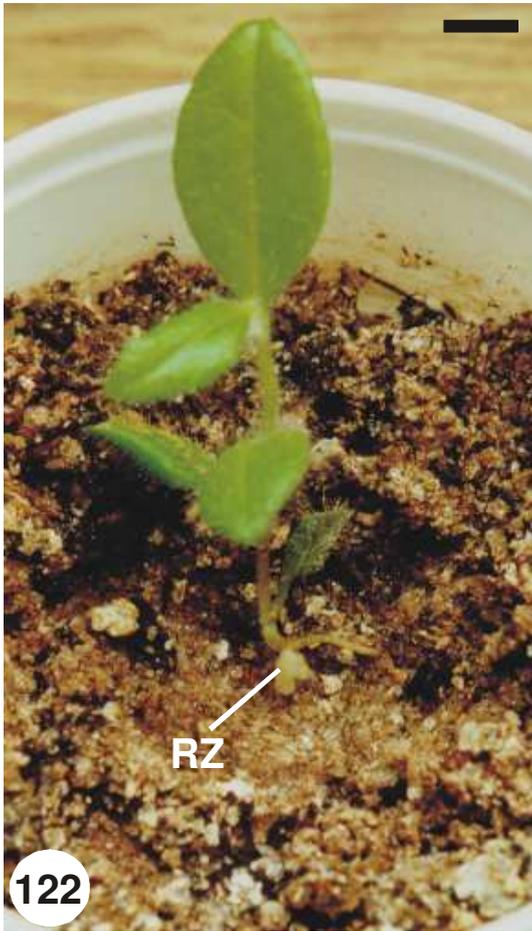
Figuras 117-121. Cortes transversais do rizóforo de *Vernonia platensis*, mostrando a organização caulinar e as gemas axilares. As setas da Figura 117 indicam gemas axilares observadas em detalhe nas demais figuras.

FS = floema secundário, M = medula, XS = xilema secundário. Barras: 117 = 590 μm ; 118 e 120 = 200 μm ; 119 e 121 = 75 μm .



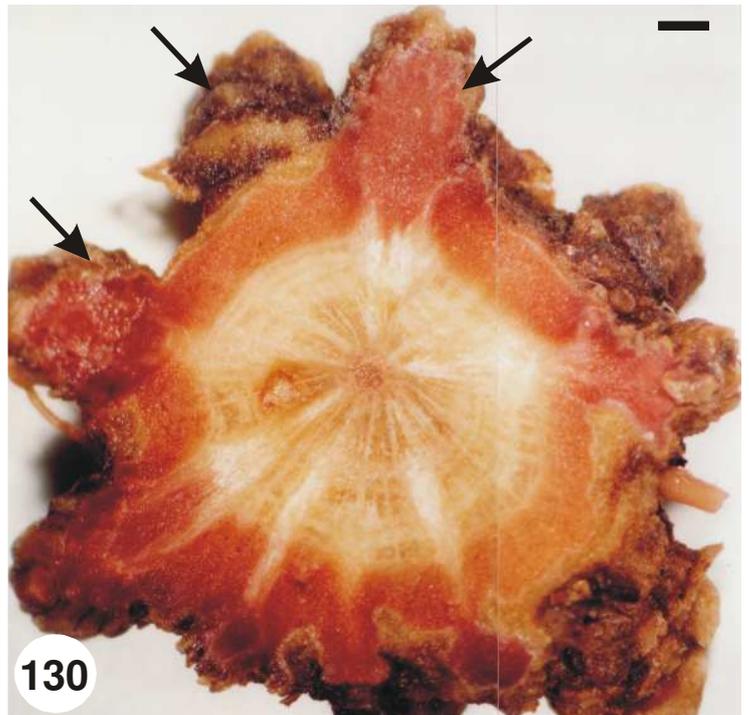
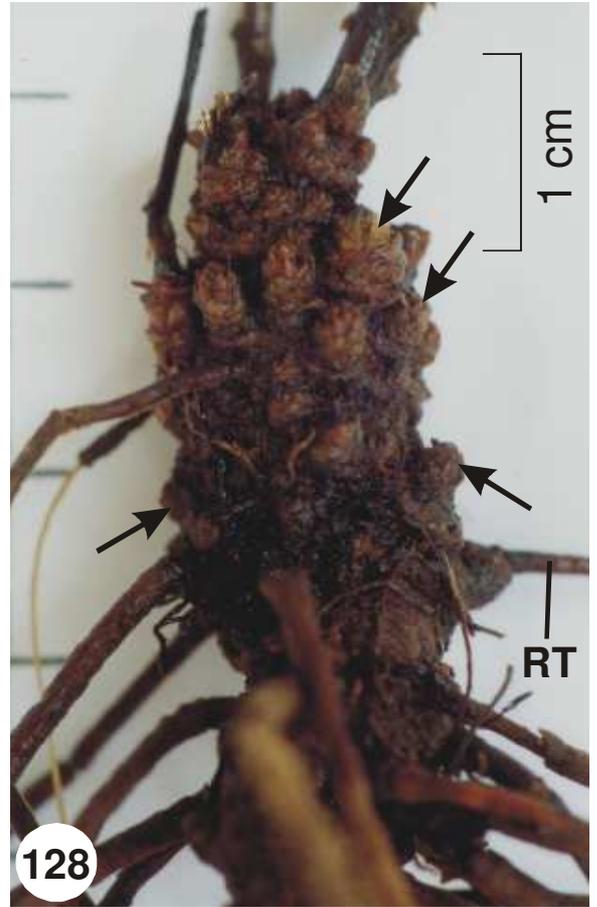
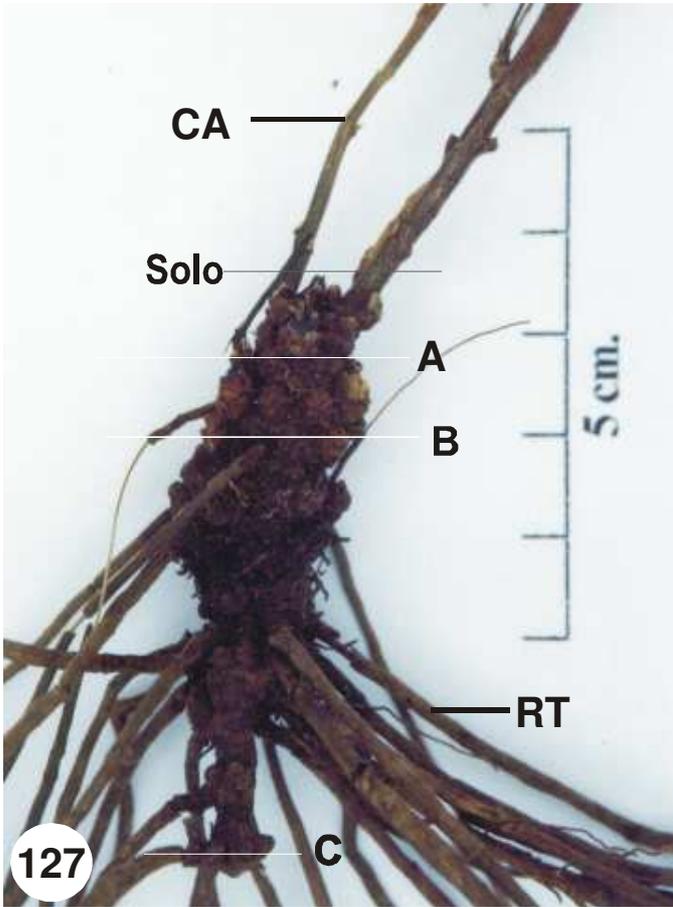
Figuras 122-126. Fases iniciais do desenvolvimento do rizóforo a partir de uma gema cotiledonar de uma plântula de *Vernonia platensis*. **122.** Início do intumescimento da gema cotiledonar, 119 dias após a germinação das sementes. **123.** Detalhe da figura anterior, mostrando o desenvolvimento da primeira ramificação do rizóforo. **124.** Rizóforo com três ramos caulinares, sendo um originário da plúmula do embrião (seta) e os outros dois, do desenvolvimento das gemas axilares, 384 dias após a germinação das sementes. Observar a formação das raízes adventícias. **125.** Detalhe da figura anterior. **126.** O mesmo rizóforo, num estágio de desenvolvimento mais avançado, 449 dias após a germinação das sementes.

CC = cicatriz do cotilédone, RA = raiz adventícia, RP = raiz principal, RZ = rizóforo. Barras: 122 = 4 mm; 123 = 620 μ m.



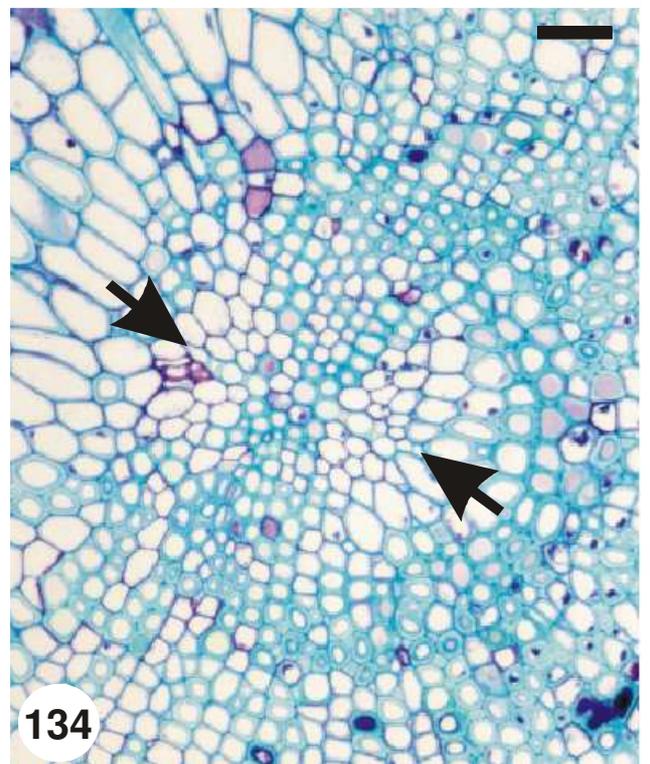
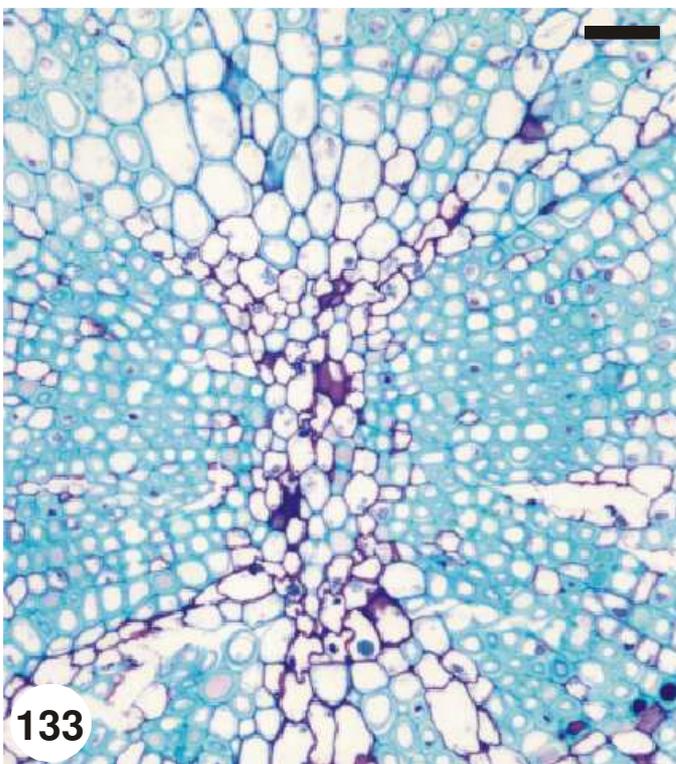
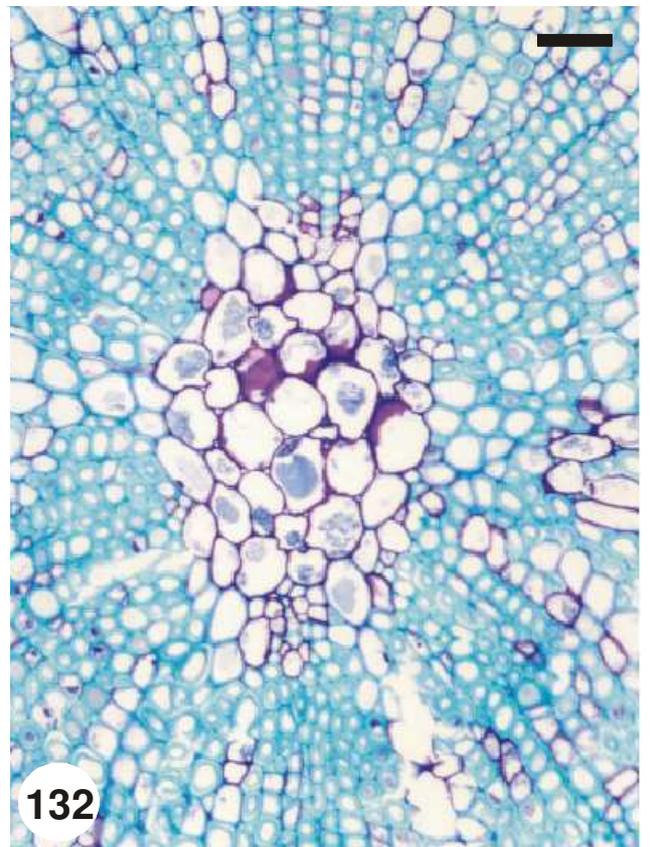
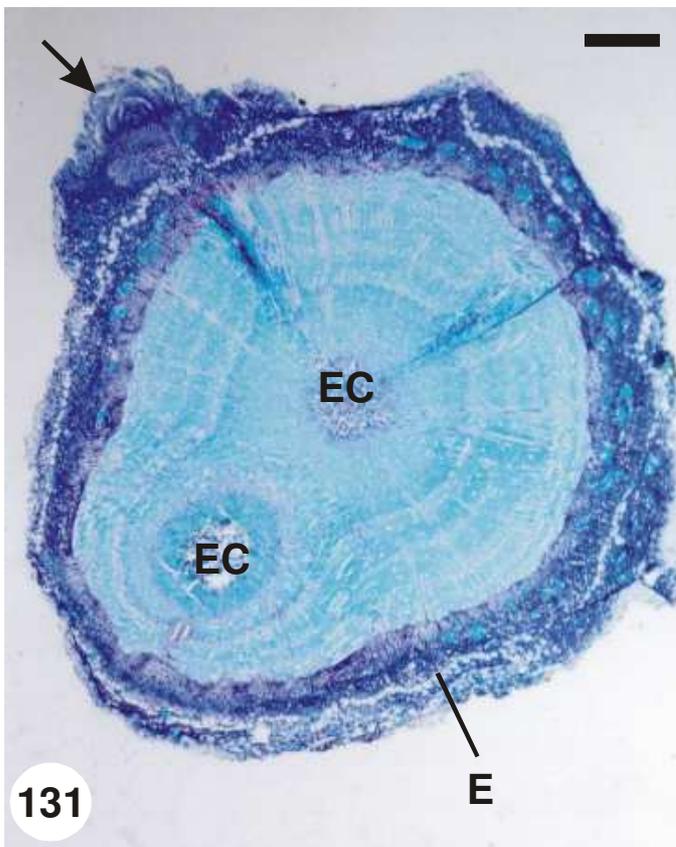
Figuras 127-130. *Vernonia grandiflora*. **127.** Visão geral do xilopódio, indicando os níveis de seccionamento (A, B, C). **128.** Detalhe da figura anterior, mostrando as inúmeras gemas e as raízes tuberosas formadas ao longo do eixo do xilopódio. **129.** Detalhe das gemas, que se originam muito próximas entre si. **130.** Seccionamento transversal do xilopódio, mostrando as inúmeras gemas (setas).

CA = caule aéreo, RT = raiz tuberosa. Barras: 129 e 130 = 870 μm .



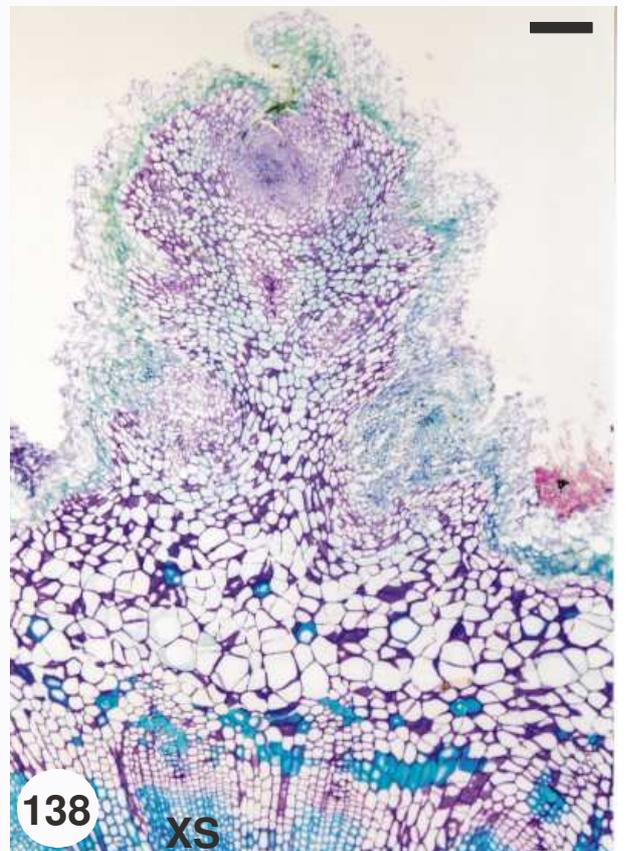
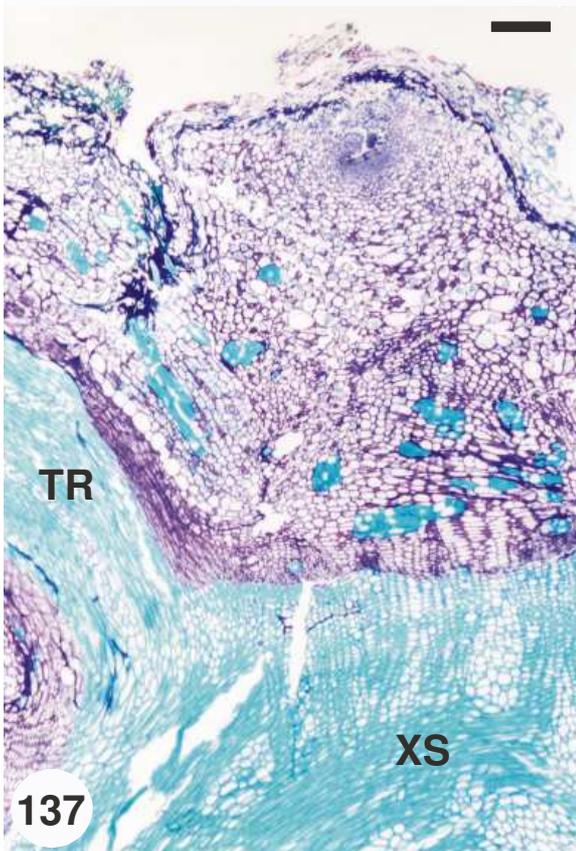
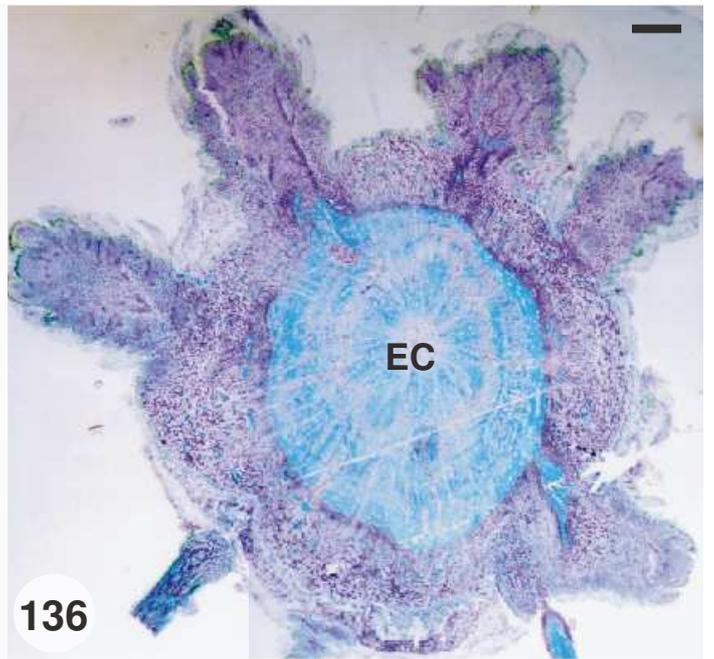
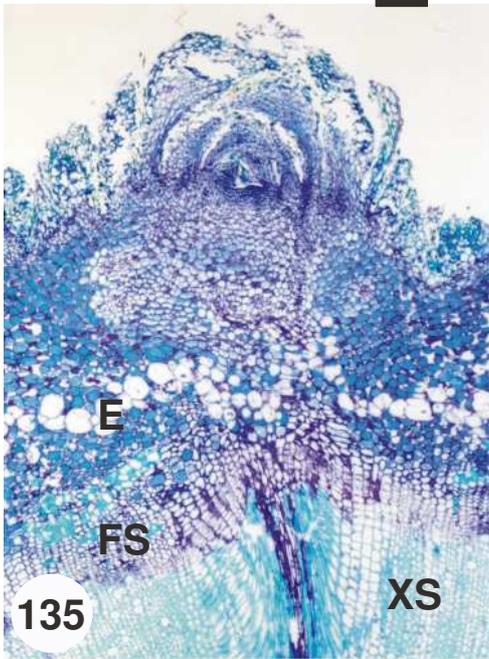
Figuras 131-134. Cortes transversais do xilopódio de *Vernonia grandiflora*, correspondentes aos níveis indicados na Figura 127. **131.** Xilopódio seccionado no nível A, mostrando a auto-enxertia de dois ramos. Observar a endoderme conspícua e a presença de uma gema axilar (seta) com traço vascular atingindo a medula. **132.** Xilopódio seccionado no nível B, mostrando estrutura caulinar. **133.** Xilopódio seccionado no nível da transição vascular, entre os níveis B e C. **134.** Xilopódio seccionado no nível C, mostrando a estrutura radicular, confirmada pela posição do protoxilema (setas).

E = endoderme, EC = eixo caulinar. Barras: 131 = 760 μm ; 132, 133 e 134 = 35 μm .



Figuras 135-138. Cortes transversais do xilopódio de *Vernonia grandiflora*, mostrando a gema axilar (**135**) e as gemas formadas a partir da proliferação do parênquima cortical (**136-138**). A Figura **136** corresponde ao corte da Figura **130**.

E = endoderme, EC = eixo caulinar, FS = floema secundário, TR = traço da raiz, XS = xilema secundário. Barras: 135, 137 e 138 = 200 μm ; 136 = 870 μm .



Figuras 139-141. Cortes transversais da raiz tuberosa de *Vernonia grandiflora*. **139.** Visão geral mostrando o parênquima cortical bem desenvolvido. **140.** Instalação superficial do felogênio nas camadas subepidérmicas. **141.** Inúmeros cristais de inulina presentes, preferencialmente, no parênquima cortical, visualizados sob luz polarizada.

E = endoderme, EP = epiderme, F = felogênio, PC = parênquima cortical, PE = periciclo, XP = xilema primário, XS = xilema secundário. Barras: 139 e 141 = 200 μm ; 140 = 35 μm .

