

DESENVOLVIMENTO E MUDANÇAS CELULARES NA ESTRUTURA DOS RAIOS  
XILEMÁTICOS DE *Rollinia Emarginata* Schlecht. (ANNONACEAE).

Paulo Cesar Botosso

Departamento de Produtos Florestais (DPF). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Manaus, AM.

RESUMO

Foram observados, a partir de secções longitudinais tangenciais em série do câmbio à medula, o desenvolvimento e as mais significativas mudanças celulares na estrutura dos raios de *Rollinia emarginata* Schlecht. (Annonaceae). As características dos raios das camadas mais externas do xilema secundário são descritas e as principais mudanças na sua estrutura nos diferentes estágios do desenvolvimento secundário são consideradas. As mudanças celulares observadas são extremamente variáveis, ocorrendo isoladamente ou em complexas combinações.

As mudanças celulares mais significativas observadas durante o desenvolvimento dos raios são as seguintes: origem de iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes ou de iniciais radiais do câmbio; mudanças resultantes do crescimento intrusivo das iniciais fusiformes através de um grupo de iniciais radiais e a perda de iniciais radiais do câmbio. Em base destas transformações celulares são consideradas as mudanças mais importantes na origem dos raios secundários, aumento em altura e largura e redução na altura dos raios multisseriados.

SUMMARY

BOTOSSO, P.C., 1988. Cellular development and changes in the structure of rays in the xylem of *Rollinia emarginata* Schlecht. (Annonaceae). *Ciência e Natura*, 10:131-145.

Through microscopical observations in serial tangential sections from cambium to pith the development and the most significant cellular changes in the structure of rays of *Rollinia emarginata* Schlecht. (Annonaceae) were observed. The ray characteristics of the outermost layer of secondary xylem are described and the major changes in the ray structure in different stages of secondary development are considered. The cellular changes observed are extremely variable, occurring isolated or in complex combinations.

The most significant cellular changes observed during ray development are the following: origin of ray initials from fusiform initials or from cambial ray initials; changes resulting from the intrusive growth of fusiform initials through a group of ray initials and the loss of ray initials from the cambium. From these cellular transformations the most important changes in the origin of

secondary rays, increase in height and width and reduction in the height of multiseriate rays are considered.

#### INTRODUÇÃO

Certos caracteres anatômicos dos raios, tais como tipo, largura e altura são freqüentemente empregados tanto em estudos meramente descritivos como sob o ponto de vista taxonômico e/ou filogenético. Geralmente nestes estudos as observações limitam-se aos raios das camadas mais externas do xilema secundário. Segundo Barghoorn (5), por exemplo, em estudos anatômicos comparativos a observação das partes mais internas é omitida, com a suposição de que o grau de especialização é mais claramente indicado nas mais externas.

Baseando-se no aspecto morfológico dos raios das Dicotiledôneas nas porções mais externas do crescimento secundário, Kribs (19) estabeleceu determinadas linhas de especialização filogenética. Este sistema apresenta uma série de limitações, sobretudo, aos grupos que possuem uma ampla variação na estrutura dos raios (Barghoorn, 6).

Devido a grande variação no tipo e tamanho dos raios xilêmicos na família Annonaceae, como descrito por Wyk & Canright (22) e Metcalfe & Chalk (20), torna-se difícil classificá-los exatamente em base do proposto por Kribs (19).

Durante os sucessivos estágios do crescimento secundário, segundo Barghoorn (6, 7), podem ocorrer variações significativas na estrutura dos raios. O mesmo acrescenta que, devido a estas modificações os seus caracteres estruturais podem apresentar num mesmo indivíduo distintos níveis de especialização em diferentes estágios do desenvolvimento ontogênico.

Aspectos dirigidos à origem, desenvolvimento e formação dos raios vasculares em Dicotiledôneas e Coníferas tem sido extensivamente descritos por Barghoorn (4,5,6,7) e Bannan (1,2,3). Outros estudos relacionados ao desenvolvimento dos raios incluem os trabalhos de Chattawary (8), Cumbie (11,12,13) e Esau (14), Evert (15), Cheadle & Esau (9), Philipson et al. (21) e Zimmermann & Brown (23).

Neste sentido, o presente trabalho visa mostrar o desenvolvimento e as principais modificações celulares dos raios de *Rollinia emarginata* (Schlecht.), procurando contribuir ao conhecimento da ontogenia dos raios da família Annonaceae.

#### MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizadas amostras de 3 indivíduos de "araticum mirim", *Rollinia emarginata* Schlecht. (Annonaceae), espécie de hábito arbustivo com ocorrência natural em áreas de dunas do Estado de Santa Catarina. O material coletado foi seccionado e fixado em solução de F.A.A. (formol, ácido acético glacial e álcool etílico 70%), na

proporção de 5:5:90 cc (Johansen, 18).

Os bloquinhos foram devidamente orientados nos planos de corte: transversal, longitudinais radial e tangencial. As amostras destinadas às medições de comprimento das iniciais fusiformes do câmbio foram submetidas à inclusão em Polietilenoglicol (Freund, 16). Foram efetuados cortes em série, segundo o plano longitudinal tangencial em micrótomo de deslizamento, com espessura ajustada de 16 micrômetros. Os cortes na região cambial foram realizados de modo a obter seções anatômicas das células iniciais cambiais e das primeiras células imediatamente derivadas a partir destas células, antes da diferenciação. Foram realizadas 100 medições de comprimento das iniciais fusiformes por indivíduo amostrado.

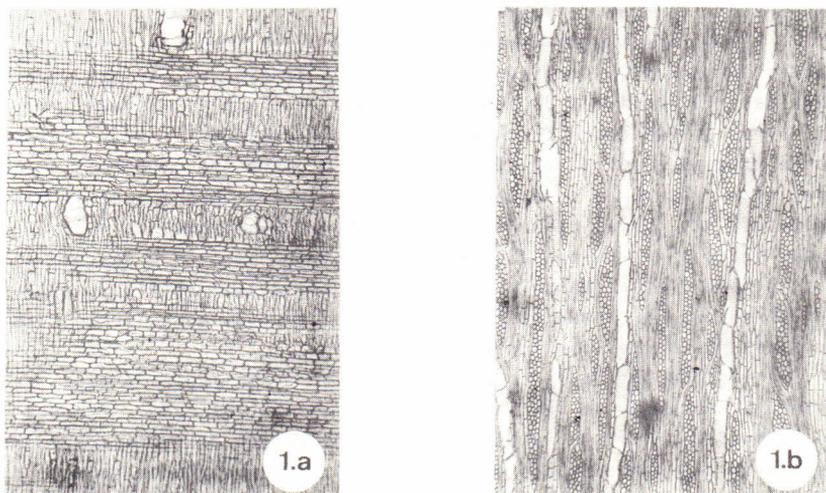
Como método de coloração utilizou-se safranina e azul de Astra. A montagem, em lâminas permanentes, foi realizada empregando-se resina sintética Permunt. Para a descrição anatômica dos raios seguiu-se as recomendações da COPANT (10). A terminologia segue o estabelecido pela Associação Internacional de Anatomistas da Madeira. (IAWA, 17).

Os aspectos da modificação celular na estrutura dos raios nos diferentes estágios de desenvolvimento foram considerados de acordo com o método empregado por Barghoorn (4,5,6,7) e Cumbie (11, 12,13) no estudo das mudanças no desenvolvimento do xilema e câmbio vascular. Este método consiste, essencialmente, em analisar as alterações na estrutura do xilema através de seções longitudinais tangenciais em séries devidamente orientadas do câmbio à medula.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os raios de *Rollinia emarginata* próximos à camada mais externa do xilema secundário refletem uma estrutura tipicamente homogênea a fracamente heterogênea (Kribs, tipo I e II). Predominam os raios normais, não estratificados, de pouco a numerosos (3 - 6 10 raios/mm). Raios unisseriados pouco frequentes em relação aos multisseriados; extremamente finos a muito finos (8 - 15 - 25  $\mu$ m), extremamente baixos (40 - 113 - 283  $\mu$ m), e com 2 - 4 - 9 células de altura. Raios multisseriados normalmente apresentando em suas margens células mais altas e curtas, porém procumbentes, às vezes, células levemente quadradas entremeadas nos raios; extremamente baixos a baixos (210 - 455 - 1250  $\mu$ m), com 8 - 20 - 63 células de altura; estreitos (28 - 62 - 113  $\mu$ m), e com 2 - 3 - 5 células de largura (Figuras 1a, 1b).

Devido a grande variação na estrutura dos raios torna-se difícil classificá-los exatamente segundo o sistema sugerido por Kribs (19). Este aspecto pode ser observado através da Figura 2, na qual estão ilustrados alguns padrões anatômicos mostrando a variabilidade estrutural existente nos raios tanto uni como multisseriados.



**Figura 1 - Aspectos anatômicos dos raios de *Rollinia emarginata*. Figura 1.a, secção longitudinal radial; e Figura 1.b, secção longitudinal tangencial, (X50).**

Neste sentido, há uma concordância com a afirmação de Wyk & Canright (22), acerca da dificuldade em classificá-los segundo Kribs. Em virtude disto, também Metcalfe & Chalk (20) os descreveram como tipicamente ou quase totalmente homogêneos (Kribs, tipo I e II), ainda que, algumas vezes distintamente heterogêneos com notáveis diferenças no tamanho e forma das células procumbentes, mesmo em espécies do mesmo gênero.

Embora o sistema proposto por Kribs (19) seja bastante utilizado por anatomistas de madeira em trabalhos descritivos, taxonômicos e/ou filogenéticos, o mesmo apresenta algumas limitações pois restringe os detalhes anatômicos dos raios a um mínimo. Barghoorn (6), ao realizar estudos sobre o desenvolvimento ontogenético dos raios de Dicotiledôneas demonstrou certas restrições quanto ao seu emprego. A estrutura dos raios pode apresentar uma série de modificações celulares que acarretam em mudanças quanto ao tipo deste caráter nos diferentes estágios do crescimento secundário. Como ilustram as Figuras 3.a - 3.c, os raios xilemáticos desta espécie demonstram expressivas alterações celulares durante estes estágios.

Estas modificações na estrutura dos raios aumentam a dificuldade em utilizá-los como caráter, especialmente, em estudos filogenéticos. Como elementos de valor de identificação, os aspectos de altura e largura dos raios, podem ser de pouco valor diagnóstico. Para Barghoorn (5), estes aspectos deveriam ser empregados com precaução.

Desde a sua estrutura próxima ao corpo primário (Figuras

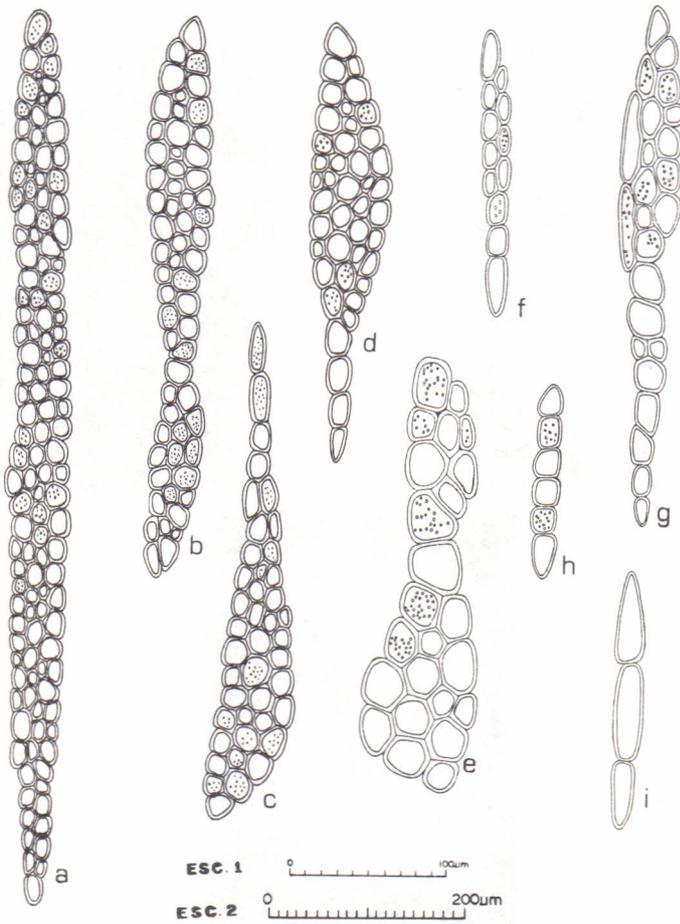


Figura 2 - Alguns padrões anatômicos dos raios no xilema secundário de *Rollinia emarginata* vistos em secções tangenciais. a - g, raios multisseriados; h, i, raios unisseriados (escala 1, a - d); escala 2, e - i).

4.a e 4.b) até seu desenvolvimento às camadas mais externas do corpo secundário em direção ao câmbio (Figura 4.g), pode-se ter um exemplo das mudanças que ocorrem num mesmo raio. Nos primeiros estágios de desenvolvimento, próximos ao corpo primário, observa-se a presença de raios tanto uni como multisseriados estendendo-se dos segmentos fasciculares e interfasciculares do estelo, embora que os unisseriados sejam nitidamente menos frequentes (Figura 5). Mesmo nos primeiros estágios de ontogenia, verifica-se uma tendência à eliminação dos raios unisseriados pela sua transformação em unidades multisseriadas. Este aspecto persiste por todas as fases do desenvolvimento dos raios

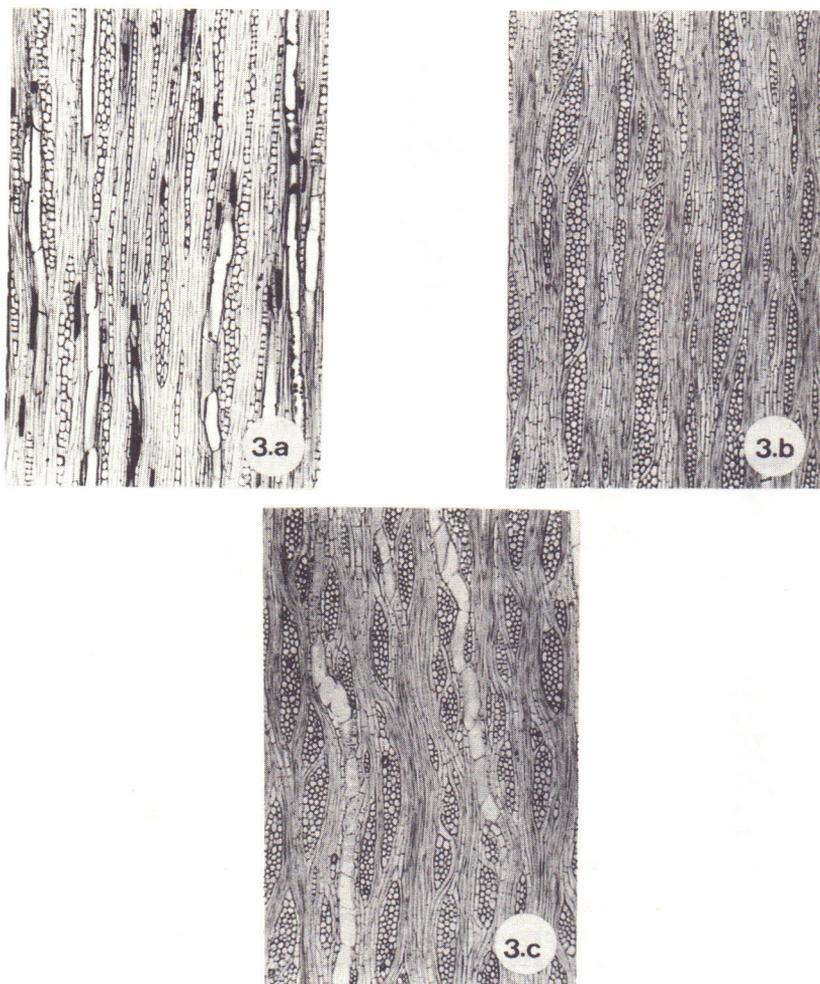


Figura 3 - Secções longitudinais tangenciais mostrando os sucessivos estágios no desenvolvimento dos raios. Na Figura 3a, estrutura dos raios próximos à medula; Figura 3b, estrutura em posição mediana; e Figura 3.c, aspecto dos raios próximos às camadas mais externas do xilema secundário (X53).

até as últimas camadas formadas pelo crescimento secundário.

Na transição dos raios primários às partes mais internas do crescimento secundário, observa-se uma rápida mudança no formato e orientação das células. Os raios primários são constituídos basicamente por células irregulares e eretas (Figura 6). A transição

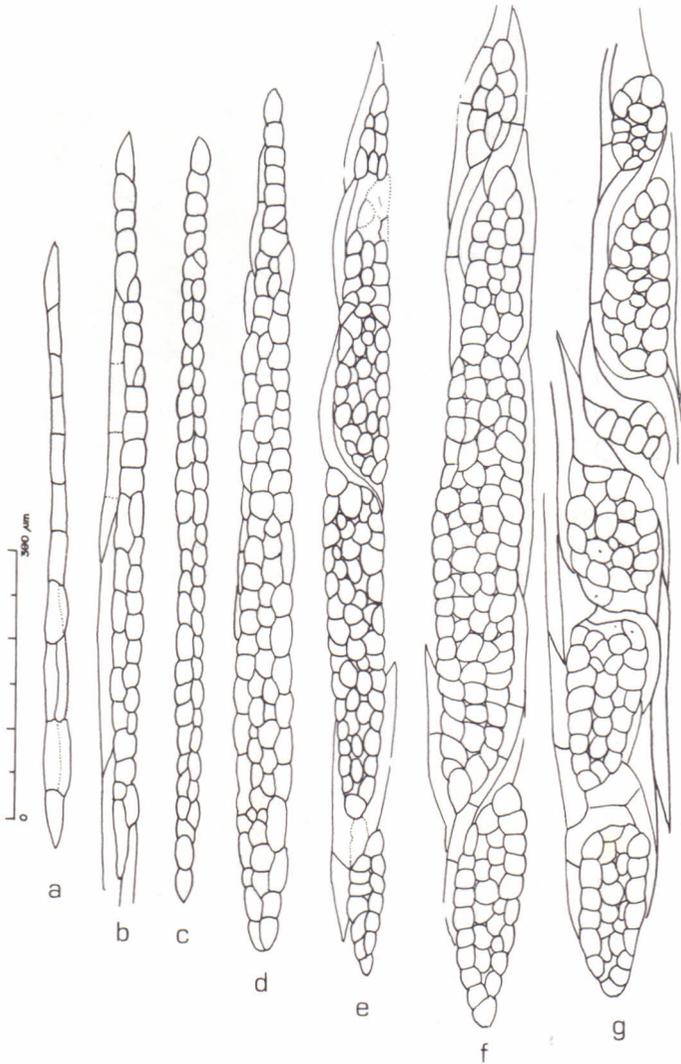


Figura 4 - Secções longitudinais tangenciais em série mostrando as modificações estruturais ocorridas num mesmo raio em diferentes estágios de desenvolvimento. (Intervalo entre as secções a - g, aproximadamente 5 mm).

para uma condição menos heterogênea é observada no caráter destes raios à medida que se distanciam do corpo primário. Para Wyk & Canright (22), tal condição para Annonaceae sugere uma modificação ontogênica dos raios à homogeneidade. Esta alteração no formato das células é precedida por divisões celulares no plano transversal das iniciais

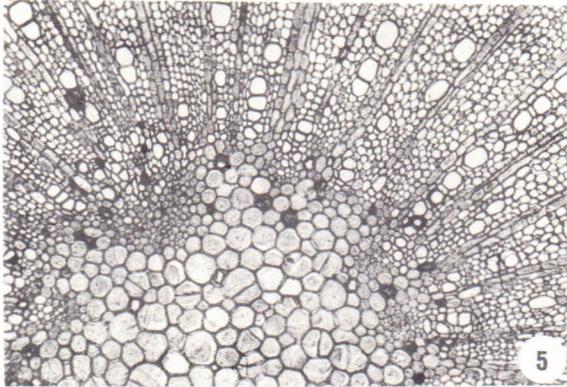


Figura 5 - **Secção transversal do caule, mostrando a presença de raios tanto uni como multisseriados estendendo-se dos segmentos fasciculares e interfasciculares.** (X83).

radiais, as quais diminuem de altura nas camadas mais internas do xilema secundário. Em função destas divisões, evidencia-se uma mudança do maior comprimento das células do sentido axial vertical ao plano radial. Embora ocorrendo a divisão destas iniciais em derivadas menores, não se constatou uma redução na altura dos raios primários. Segundo Philipson et al. (21), em contraste à situação em Coníferas, nas Dicotiledôneas os raios primários são raramente reduzidos na altura como resultado do crescimento radial das células.

Com a produção do tecido vascular secundário a partir do câmbio o caule aumenta em circunferência e os raios primários crescem, distanciando-se do corpo primário. A medida que isto se processa, novos raios são formados. Estes são os raios secundários e sua formação contribui no sentido de manter uma proporção mais ou menos constante entre os tecidos horizontal e vertical no cilindro vascular.

Durante o desenvolvimento dos raios secundários observam-se complexas mudanças celulares, as quais implicam em modificações na sua estrutura. Estas mudanças podem ocorrer isoladamente, mas com frequência envolvem complexas combinações. Em muitas delas, torna-se difícil distinguir qual alteração está ocorrendo, devido a grande plasticidade das iniciais cambiais. Dentre estas mudanças celulares as mais significativas foram: a) origem de novas iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes ou de radiais do próprio câmbio; b) crescimento intrusivo apical das iniciais fusiformes, e, c) eliminação de células iniciais radiais do câmbio.

As novas células radiais originam-se mais frequentemente de iniciais fusiformes adjacentes aos raios secundários do que por divisões anticlinais das próprias iniciais radiais. A partir desta

transformação, as mais expressivas mudanças observadas foram as seguintes: formação de novos raios secundários, fusão e aumento em altura e largura dos mesmos.

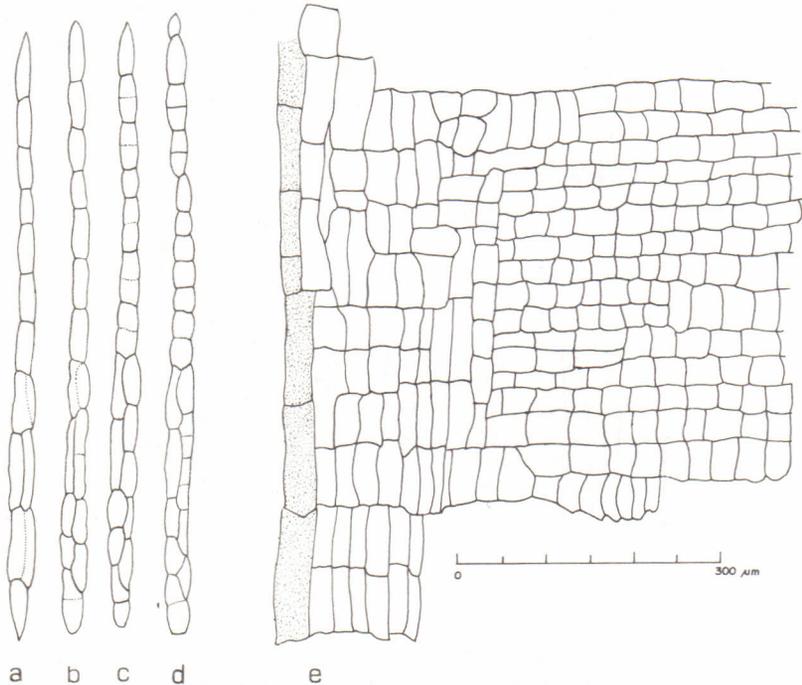


Figura 6 - Aspectos anatômicos dos raios; Figuras 6.a - 6.d, secções tangenciais em série de um raio das camadas mais internas próximas ao corpo primário; Figura 6.3, secção longitudinal radial das partes mais internas do xilema secundário com o xilema primário (indicado pelas áreas pontilhadas).

A formação de novos raios resulta basicamente da simples segmentação de iniciais fusiformes isolados (Figura 7), por meio de divisões transversais formando uma fileira de iniciais radiais, ou a partir da extremidade das células iniciais fusiformes (Figura 8) (Zimmermann, 23; Philipson et al., 21). Como enfatizado por Cumbie (13), e observado para esta espécie, as novas células radiais são formadas por divisão das iniciais fusiformes, sem qualquer perda ou decréscimo no comprimento destas células.

Acompanhando o rápido aumento em circunferência do câmbio vascular, observa-se nesta espécie uma tendência ao alargamento dos raios secundários uni e multisseriados. Este aumento em largura envolve a produção de novas iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes, acréscimos laterais de novas células radiais e fusão de

raios contíguos (Cumbie, 11, 12). Verifica-se que, o aumento em largura dos raios ocorre, principalmente, pela conversão de porções ou mesmo de células iniciais fusiformes inteiras em iniciais radiais acrescidas aos lados dos raios (Figura 9), do que por divisões das próprias iniciais no interior dos raios. Por outro lado, o aumento em altura ocorre, geralmente, pela formação de novas células originadas por divisões transversais das próprias células radiais.

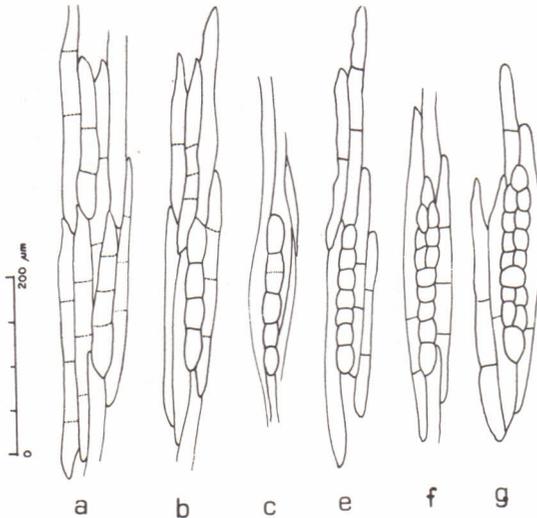


Figura 7 - Secções longitudinais tangenciais em sêrie, mostrando a origem de novos raios pela segmentação das células iniciais fusiformes. (Intervalo entre as secções a - g, aproximadamente 500  $\mu\text{m}$ ).

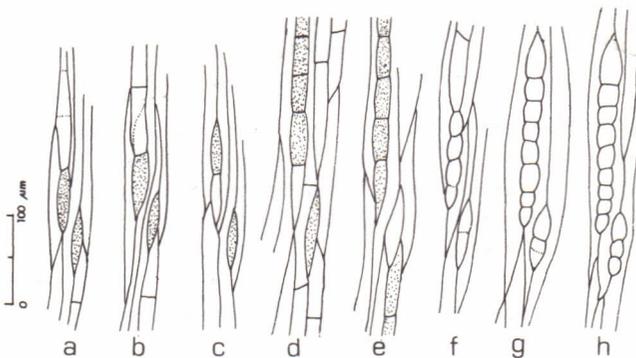


Figura 8 - Secções em sêrie, ilustrando a origem de iniciais radiais a partir da extremidade de iniciais fusiformes. (Intervalo entre as secções a - g, aproximadamente 140  $\mu\text{m}$ ).

Os raios unisseriados alargam-se inicialmente por meio de divisões no plano anticlinal longitudinal tornando-se bisseriados

(Figuras 10.a - 10.c); havendo uma tendência a se fusionarem, quando adjacentes. Como mostra a Figura 10, esta fusão se processa mediante a transformação de iniciais fusiformes em novas células de raio. Esta tendência condiz com a afirmação de Barghoorn (6), o qual considera que durante o crescimento secundário os raios unisseriados aumentam em largura, tornando-se multisseriados para, posteriormente, separarem-se em unidades menores.



Figura 9 - Secções longitudinais tangenciais em série, mostrando o aumento em largura de um raio multisseriado pelo acréscimo lateral de novas células radiais. (Intervalo entre as secções a - g, aproximadamente 180  $\mu\text{m}$ ).

O processo de separação dos raios multisseriados em pequenas

unidades (Figura 11) é resultado do crescimento intrusivo apical das iniciais fusiformes, precedido pela eliminação das iniciais radiais do câmbio (Figura 12), facilitando a sua entrada através do raio. Esta eliminação pode envolver as células radiais tanto das margens quanto das camadas mais centrais dos raios. Para esta espécie, estas são as alterações mais expressivas responsáveis pela redução na altura dos raios secundários.

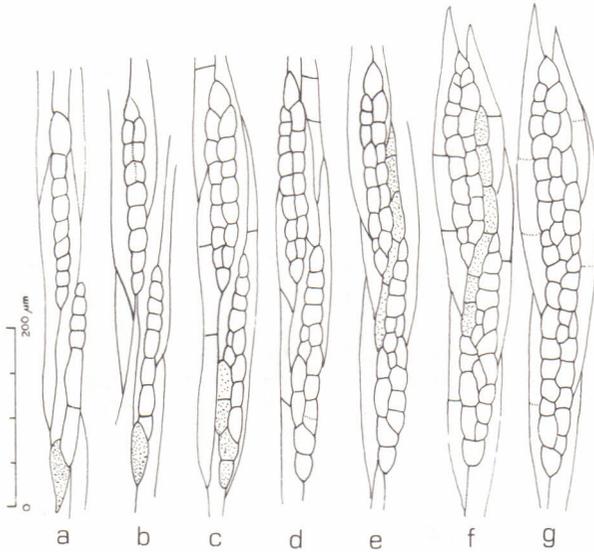


Figura 10 - Seções em série, mostrando a fusão de dois raios pela transformação de uma célula inicial fusiforme em iniciais radiais. (Intervalo entre as seções a - g, 380 µm).

Apesar das iniciais fusiformes serem relativamente curtas (170 - 274,2 - 410 µm), em geral, estas sofrem um intenso crescimento intrusivo apical após as divisões anticlinais no câmbio. As mudanças decorrentes deste crescimento desempenham um importante papel na ontogenia dos raios. Os pequenos raios multisseriados originados desta separação divergem radialmente, a medida que se expande o corpo secundário. Para Barghoorn (5), por outro lado, o mais significativo fator de redução na altura dos raios secundários se deve à conversão de iniciais radiais em iniciais fusiformes. Todavia, para esta espécie, uma concordância é verificada com a opinião de Esau(14), Evert (15), Cheadle & Esau (9), os quais constataram que a divisão dos raios ocorre, geralmente, como um resultado do crescimento intrusivo de iniciais fusiformes através de um grupo de células radiais e que a separação resultante da conversão é, provavelmente, menos comum. Para Philipson et al. (21), a conversão é comum em

Dicotiledôneas, ocorrendo mais freqüentemente nas partes centrais dos raios multisseriados. O mesmo acrescenta que o crescimento das células radiais em fusiformes não ocorre em todas Dicotiledôneas.

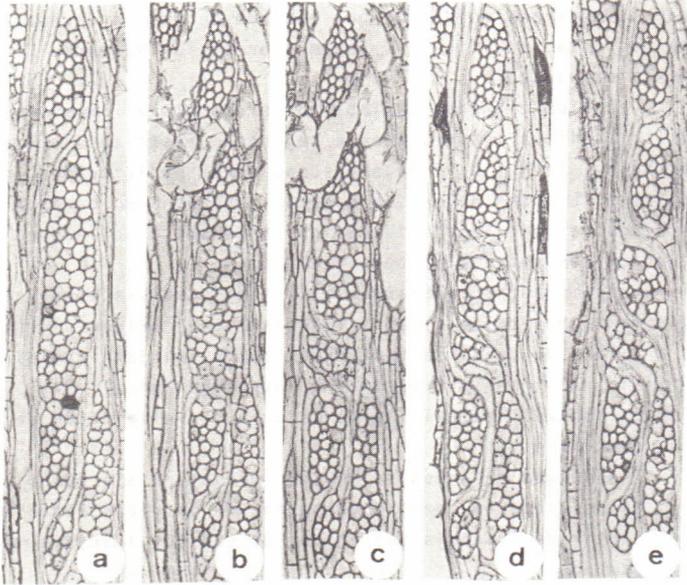


Figura 11 - Secções longitudinais tangenciais em série, mostrando a separação de um raio multisseriado em unidades menores pelo crescimento intrusivo apical das iniciais fusiformes através do raio. Intervalo entre a - e; aproximadamente 240  $\mu\text{m}$  (X106).

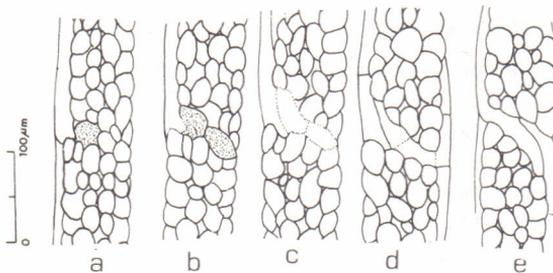


Figura 12 - Secções em série, mostrando a separação de um raio pelo crescimento intrusivo das iniciais fusiformes. Note que as iniciais radiais são eliminadas do câmbio, facilitando a entrada das iniciais fusiformes no raio. (Intervalo entre secções a - e, aproximadamente 230  $\mu\text{m}$ ).

## CONCLUSÕES

Analisando-se as alterações ontogenéticas na estrutura dos raios de *Rollinia emarginata*, a partir de secções longitudinais tangenciais em série do câmbio à medula, foi possível reconstruir as principais mudanças celulares que ocorrem durante o desenvolvimento dos raios. Estas modificações podem ocorrer isoladamente ou como complexas combinações.

Devido a grande variabilidade estrutural observada torna-se difícil classificá-los exatamente segundo o restrito sistema proposto por Kribs. Para fins filogenéticos, estas modificações podem representar diferentes níveis de especialização. Como caracteres de valor diagnóstico à identificação, os aspectos tipo, altura e largura deveriam ser empregados com precaução.

As mudanças celulares mais significativas observadas no desenvolvimento dos raios foram as seguintes: a) origem de iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes ou de iniciais radiais do próprio câmbio; b) intenso crescimento intrusivo apical das iniciais fusiformes através das células do raio; e, c) eliminação de iniciais radiais do câmbio.

A origem de novos raios secundários, o alargamento e a fusão dos raios decorrem, particularmente, de iniciais radiais originadas a partir de iniciais fusiformes do que por iniciais radiais do próprio câmbio.

Durante o crescimento secundário há uma tendência à eliminação dos raios unisseriados. Estes raios, por sua vez, alargam-se tornando multisseriados para, posteriormente, separarem-se em unidades menores. O processo de redução na altura dos raios multisseriados envolve, basicamente, a separação dos raios em unidades menores, como resultado do crescimento intrusivo apical das iniciais fusiformes através do raio precedido pela eliminação de iniciais radiais.

## LITERATURA CONSULTADA

1. Bannan, M.W. Origin and cellular character of xylem rays in gymnosperms. *Bot. Gaz.* 96:260-81, 1934.
2. Bannan, M.W. Vascular rays and adventitious root formation in *Thuja occidentalis* L. *Am. J. Botany* 28: 457-63, 1941.
3. Bannan, M.W. The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamaecyparis*. *Am. J. Botany*, 37:511-19, 1950.
4. Barghoorn, Jr., E.S. Origin and development of the uniseriate rays in the Coniferae. *Bulletin of the Torrey Club*, 67:303-28, 1940a.
5. Barghoorn, Jr. E.S. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of Dicotyledons. I. The primitive ray structure. *Amer. J. Botany*, 27:918-28, 1940b.
6. Barghoorn, Jr. E.S. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of the rays in the xylem of Dicotyledons. II.

- Modification on the multiseriate and uniseriate rays. *Amer. J. Botany*, 28:273-82, 1941a.
7. Barghoorn, Jr. E.S. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of Dicotyledons. III. The elimination of rays. *Bull. Torrey Bot. Club*, 68:317-25, 1941b.
  8. Chattaway, M.M. The wood anatomy of the Family Sterculiaceae. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 228:313-65, 1937.
  9. Cheadle, V.I. & Esau, K. Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 36:143-252. 1964.
  10. Comissão Panamericana de Normas Técnicas. 30: 1-019, novembro, 1973.
  11. Cumbie, B.G. Developmental changes in the vascular cambium of the *Polygonum lapathifolium*. *Amer. J. Bot.*, 56:139-46, 1969a.
  12. Cumbie, B.G. Developmental changes in the xylem and vascular cambium of *Apocynum sibiricum*. *Bull. Torrey Botanical Club*, 96 (6): 629-40, 1969b.
  13. Cumbie, B.G. Developmental changes in the wood of *Bocconia vulcanica* Donn. Smith. *IAWA Bull.*, n.s. vol.4 (2-3):131-40, 1983.
  14. Esau, K. *Plant Anatomy*. New York, John Wiley & Sons. 1965, 767p.
  15. Evert, R.F. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Am. J. Bot.*, 48: 479-88, 1961.
  16. Freund, H. *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. Frankfurt, Umschau Verlag. 1970, v.5, pt. 2, 379 p.
  17. IAWA Committee on Nomenclature. *Multilingual glossary of terms used in wood anatomy*. Konkordia, Winterthur. 1964. 186 p.
  18. Johansen, D.A. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York, 1940, 523 p.
  19. Krings, D.A. Salient lines of structural specialization in the wood rays of Dicotyledons. *Bot. Gaz.*, 96:547-57, 1935.
  20. Metcalfe, C.R. & Chalk, L. *Anatomy of Dicotyledons*. Oxford, Clarendon Press, Vol. I, 1972, 724 p.
  21. Philipson, W.R.; Ward, J.M. & Butterfield, B.G. *The vascular cambium*. Chapman & Hall Ltd., London, 1971, 181 p.
  22. Wyk, R.W. van der & Canright, J.E. The anatomy and relationships of the Annonaceae. *Tropical Woods*, 104:1-24, 1956.
  23. Zimmermann, M.H. & Brown, C.L. *Trees: structure and function*. Springer-Verlag, New York, 1977, 336 p.

Recebido em outubro, 1988; aceito em dezembro, 1988.

