

HISTORIA E EVOLUÇÃO DOS ESTELOS

WILLIAM G. HOUK

Chefe da Secção de Botanica
do Instituto Agronomico de Campinas

A primeira tentativa duma classificação dos tecidos das plantas foi feito por Theophrastes cerca de 320 anos antes de Cristo; afirmou aquele filósofo grego serem as plantas constituídas de casca (phloios), lenho (xilon), e medula (metra). Descreveu êle o caule como consistindo de veias, nervos, e carne. Os botanicos seguiram esta concepção primitiva até a publicação da obra de Grew, em 1682. Este reconheceu os sistemas verticaes e horizontaes, considerando que as partes da planta podem ser divididas nas duas seguintes classes: as de construção lenhosas, fibrosas, constituídas de fios; e as de construção simples, isto é, que consistem de casca, medula, parênquima, etc. A obra de Malpighi sobre anatomia era de um teor semelhante, consequentemente, os dois, Grew e Malpighi são considerados como os fudadores da anatomia das plantas.

Pelo fim do seculo XIX, já tinham sido estabelecidos muitos factos fundamentaes, tornando possivel a elaboração de uma terminologia e de um resumo dos conhecimentos até então, existentes. A obra admiravel de De Bary (1877) prestou este serviço; e até á época actual essa obra está servindo como guia de referencia de absoluta confiança. Hanstein, pelo ano de 1865, distinguiu na constituição da raiz e do caule três camadas histogênicas ("histogen layers"), as quais denominou: dermatogênio, periblema, e pleroma. Era êle de opinião que

estas camadas representavam um valor definitivo na morfologia, considerando-as como constantes. De Bary, logo apôs, mostrou que esta teoria não podia ser aplicada universalmente; apesar disso, alguns autores ainda acreditam que os histogênios são constantes caracterísando as plantas.

Pelo anno de 1865 Nägeli classificou os tecidos em dois grandes grupos: *Grupo 1*, que compreende os tecidos que produzem prosênquima e parênquima, e que se dividem em a), meristemas primarios ou tecidos que produzem parênquima; b), cambio ou tecido que produz prosênquima e c), meristemas secundarios que produzem tecidos entre as partes mais velhas da planta. *Grupo 2*, que çompreende os tecidos permanentes, compostos de parênquima e prosênquima, como por exemplo: a), prolênquima, ou todos os tecidos derivados de meristema primario e b), epênquima, que compreende todos os tecidos que têm sua origem directa — ou indirectamente do cambio.

Nägeli classificou os feixes vasculares da seguinte forma: 1), feixes comuns, — traços foliares que se encontram no caule; 2), feixes caulinares, — traços que atravessam o caule sem penetrar nas folhas e 3), feixes de folhas, isto é, traços existentes nas folhas.

Notando Sachs que Nägeli omitira em sua classificação alguns tecidos, por exemplo a epiderme, dividiu, por sua vez, os tecidos da planta em tecidos tegumentarios, tecidos fundamentaes e feixes fibro-vasculares.

Os trabalhos de Malpighi, Grew e De Bary contribuíram para dar origem a uma grande generalização — a teoria dos esteLOS, elaborada por Van Tieghem, em 1886. Van Tieghem considerou que os tecidos primarios na raiz, no caule, na folha dos fanerógamos e dos criptógamos vasculares, consistem de três partes: 1), epiderme, 2), cortex e 3), estelo; este ultimo tambem chamado cilindro central, é ligado ás folhas por feixes foliares, sendo muitas vezes delimitado por uma endoderme. O termo estelo abrange os seguintes tecidos: medula, xilema, floema, periciclo e endoderme (os dois ultimos, frequentemente, não estão presentes no caule). A columna dos tecidos vasculares consiste de feixes; ela é que representa o estelo e nunca deve ser considerada comò um feixe. Como se vê, esta teoria de

Van Tieghem, que tornou antiquadas as noções de Nägeli e Sachs, era de grande valor e muito pratica; a concepção teórica, porém, continuava imperfeita, até á aparição da obra classica de Jeffrey, em 1901. Nas suas obras, (1899, 1903) Jeffrey divulgou a seguinte classificação:

1), protostelo : um estelo sem medula, isto é, um cilindro todo de xilêma, cercado de floema (Fig. 2-a).

2), sifonostelo, um cilindro de xilema contendo em seu interior a medula.

Existem dois tipos de sifonostelos :

a), sifonostelo ectoflóico, (Fig. 2-b), contendo floema somente na parte externa do xilêma e

b), sifonostelo anfiflóico, contendo floema tanto por dentro como por fóra do xilema. (Fig. 2-f).

Além disso Jeffrey mostrou que o sifonostelo pode ser dividido em dois tipos : 1), que possui aberturas tanto dos feixes ramulares ("branch gaps") como dos feixes foliares, ("leaf gaps"); tais plantas são denominadas filosisônicas e 2), que só possui aberturas dos feixes ramulares, sendo tais plantas cladosifônicas. Considerando o facto de algumas plantas possuírem tanto aberturas dos feixes ramulares, como aberturas dos feixes foliares, e outras, por sua vez, possuírem somente aberturas dos feixes ramulares, Jeffrey pôde dividir todas as plantas vasculares nos dois seguintes grupos : 1), Pteropsida ou de formas filosisônicas, contendo aberturas dos feixes ramulares e aberturas dos feixes foliares. 2), Licopsida ou de formas cladosifônicas, possuindo somente aberturas dos feixes ramulares.

Muitas vezes os feixes no sifonostelo estão em posição longitudinal, encontrando-se intercaladamente, uns acima dos outros, emquanto que, no cóрте transversal, o cilindro se nos apresenta constituido de feixes dispersamente; tal cilindro é denominado dictiostelo. (Fig. 1-d).

O prof. Jeffrey apresentou provas irrefutaveis de que os estelos de varios tipos são derivados do protostelo que é um estelo encontrado em muitas plantas vasculares primitivas.

Zimmermann apresentou, recentemente, um resumo das pesquisas até agora conhecidas sobre a evolução dos estelos, baseando-se em parte, na teoria de Jeffrey.

Crê êle que é impossível traçar-se uma série simples para explicar a evolução dos estelos e sugere considerar-se o protostelo como sendo um ponto de partida para três sèries fundamentais de protostelos diferenciados, a saber :

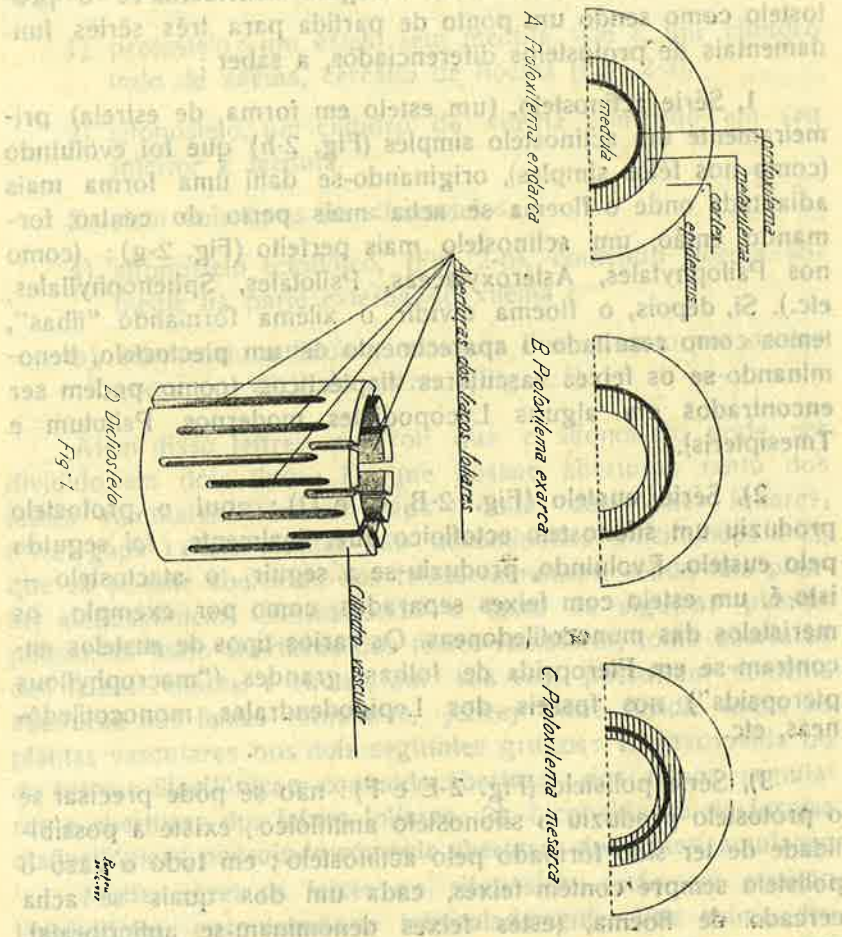
1, Série actinostelo, (um estelo em forma de estrela) primeiramente um actinostelo simples (Fig. 2-h) que foi evoluindo (como nos fêtos simples), originando-se dahi uma forma mais adiantada onde o floema se acha mais perto do centro, formando, então, um actinostelo mais perfeito (Fig. 2-g); (como nos Psilophytales, Asteroxylaceas, Psilotales, Sphenophyllales; etc.). Si, depois, o floema dividir o xilêma formando "ilhas", temos como resultado o aparecimento de um plectostelo, denominando-se os feixes vasculares diaplêcticos, (como podem ser encontrados em alguns Lycopodiales modernos, Psilotum e Tmesipteris).

2), Série eustelo (Fig. 2-B, C e D) : aqui o protostelo produziu um sifonostelo ectofloico que, finalmente, foi seguido pelo eustelo. Evoluindo, produziu-se a seguir, o atactostelo — isto é, um estelo com feixes separados, como por exemplo, os meristelos das monocotiledoneas. Os varios tipos de eustelos encontram-se em Pteropsida de folhas grandes ("macrophyllous pteropsids") nos fosseis dos Lepidodendrales, monocotiledoneas, etc.

3), Série polistelo (Fig. 2-E e F) : não se póde precisar se o protostelo produziu o sifonostelo amifilóico; existe a possibilidade de ter sido formado pelo actinostelo; em todo o caso o polistelo sempre contém feixes, cada um dos quais se acha cercado de floema, (estes feixes denominam-se anficribrais). Note-se que o polistelo é muito raramente encontrado.

O Prof. Bower, em seu livro, (1930), trata das causas das modificações nos estelos. Assevera êle que a quantidade dos tecidos vasculares é sempre determinada pelo volume dos outros tecidos: isto é, se o corpo da planta fôr de grande dimensões, isso determinará uma desintegração do estelo; deste

modo cada quantidade de tecidos não vasculares, será provida de tecidos condutores e, do outro lado, todos os tecidos vasculares, sem vida, devem ficar em contacto com os tecidos vivos. O prof. Bower exprimiu-se da seguinte forma : "o estelo segue



mas não determina a forma externa". Esta teoria é bem fundada e explica os factos satisfatoriamente.

A origem dos sifonostelos apresenta duas interpretações : uma apoiada por alguns anatomistas ingleses e a outra por certos anatomistas norte-americanos, influenciados por Jeffrey. O ponto mais debatido é aquele que diz respeito á origem da

medula, isto é, si ela é extra-estelar ou estelar. Jeffrey assevera ser a medula de origem extra-estelar, quer dizer, o xilema foi invadido pelo cortex; baseado nesse criterio, essa teoria foi denominada a "teoria da invasão".

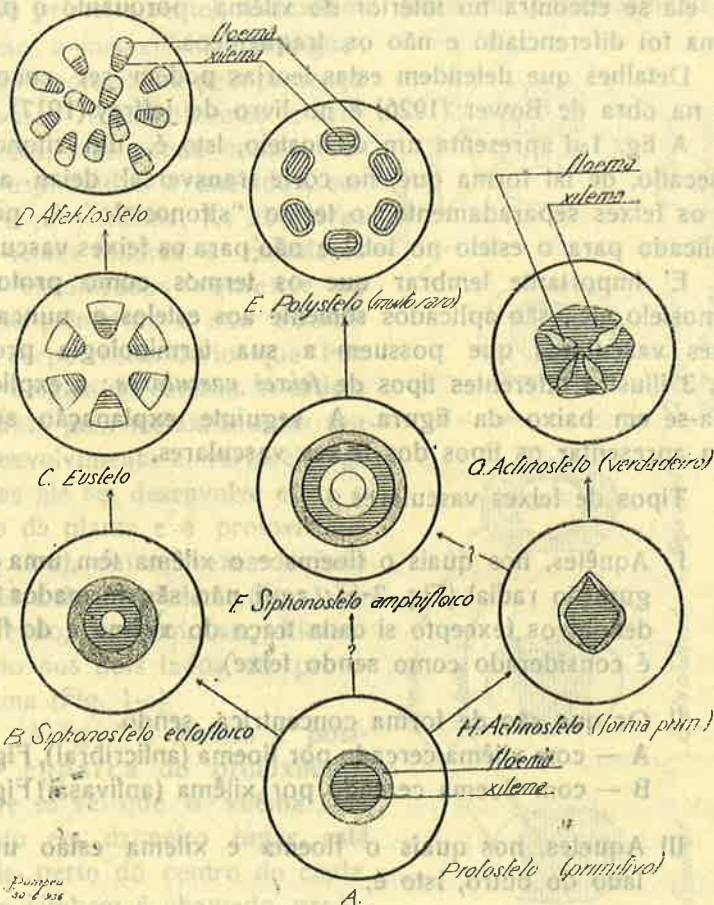


Fig. 2 Evolução dos Estelos
Zinnemann, 1950 modificada

Supõe-se que o cortex invadiu o xilema através das aberturas dos feixes foliares (ou dos feixes ramulares); assim sendo, o estelo medulado (sifonostelo) é o resultado de uma projecção tão extensiva do cortex, que as suas saliencias tocam o centro do estelo. Portanto, para Jeffrey, o estelo amphiflóico é de for-

mação primitiva, e o estelo ectoflóico dele foi derivado por redução do floema e endoderme internos.

A teoria oposta dos morfologistas ingleses, denominada teoria da expansão, atesta que a medula tem uma origem estelar; ela se encontra no interior do xilêma, porquanto o parênquima foi diferenciado e não os traqueídeos.

Detalhes que defendem estas teorias podem ser encontrados na obra de Bower (1926) e no livro de Jeffrey (1917).

A fig. 1-d apresenta um dictiostelo, isto é, um sifonostelo dissecado, de tal forma que, no corte transversal deixa aparecer os feixes separadamente; o termo "sifonostelo" é, porém, aplicado para o estelo no total e não para os feixes vasculares.

E' importante lembrar que os termos como protostelo, sifonostelo etc., são aplicados sómente aos estelos e nunca aos feixes vasculares que possuem a sua terminologia propria. Fig. 3 ilustra diferentes tipos de *feixes vasculares*; a explicação acha-se em baixo da figura. A seguinte explanação servirá para apresentar os tipos dos feixes vasculares.

Tipos de feixes vasculares :

I Aquêles, nos quais o floema e o xilêma têm uma configuração radial (Fig. 3-e); aqui não são formados feixes definitivos (excepto si cada traço do xilêma e do floema é considerado como sendo feixe).

II Os que são de forma concentrica, sendo

A — com xilêma cercado por floema (anficribal), Fig. 3 d.

B — com floema cercado por xilêma (anfivasal) Fig. 3-c.

III Aqueles, nos quais o floema e xilema estão um ao lado do outro, isto é,

A — colateral, com floema do lado de fóra do feixe (com relação ao eixo), Fig. 3.a.

B — bicolateral, com floema tanto do lado de fóra do feixe como também do lado de dentro. Fig. 3-b.

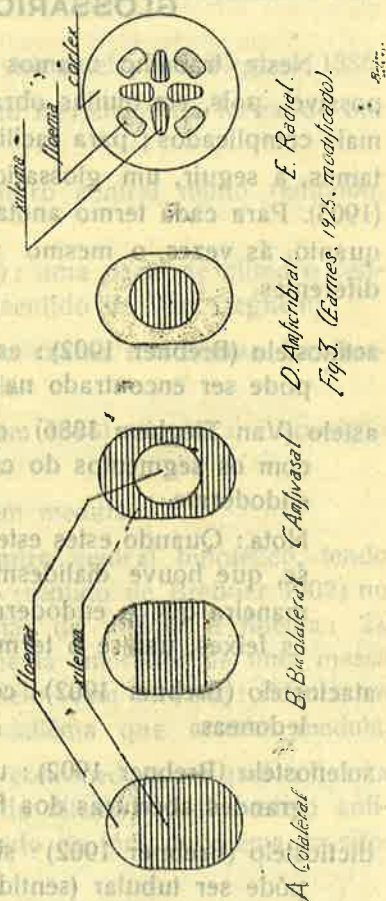
Como já sabemos, a parte da planta, que não tem sua origem do cambio, chama-se corpo primario. Os tecidos vas-

culares, neste corpo primário, consistem de floema e xilêma primários, cada um dos quais, é constituído de protofloema, (o floema formado inicialmente pelos feixes do procâmbio) metafloema, (floema formado posteriormente), protoxilêma (formado primeiramente), metaxilêma (formado posteriormente). O

ultimo, o metaxilêma, distingue-se do protoxilêma pela presença de vasos escalariformes e reticulados, mas nunca contém vasos espiralados e anelados, como o protoxilêma. As aberturas dos feixes foliares e ramulares são encontrados somente no corpo primário, e não existem no corpo secundário que tem sua origem no câmbio. A ordem seguida pelo metaxilêma no seu desenvolvimento é variável; ás vezes êle se desenvolve entre o eixo da planta e o protoxilêma. (Fig. 1-a), outras vezes do lado de fóra do protoxilêma (Fig. 1-b), podendo, também, ser diferenciado nos dois lados do protoxilêma (Fig. 1-c).

A fig. 1 a. mostra a posição endarca do protoxilêma, onde se vê que o xilêma formado em primeiro lugar está mais perto do centro do caule. Este também é chamado protoxilêma centrífugo, em virtude

de seu desenvolvimento dar-se de dentro para fóra. A fig. 1 b, mostra a posição exarca da protoxilêma; aqui o protoxilêma é centripeto, isto é, o seu desenvolvimento procede de fóra (do metaxilêma) para dentro. A fig. 1-c, ilustra o protoxilêma mesarca, isto é, com um desenvolvimento centrífugo-centripeto. O protoxilêma endarca encontra-se nos caules dos Spermophytas



modernos; o protoxilêma exarca é achado nos caules das plantas primitivas, como por exemplo nos Lycopodiales, em certos fosseis e nas raízes das Spermatophytas. Alguns fétos possuem protoxilêma mesarca.

GLOSSARIO DOS TERMOS

Neste trabalho usamos a terminologia mais simplificada possível, pois, em muitas obras e artigos se empregam termos mais complicados; para facilitar o estudo dos estelos, apresentamos, a seguir, um glossario, baseado na obra de Schoute (1903). Para cada termo anotamos o seu respectivo autor; porquanto, ás vezes, o mesmo termo é usado com significados diferentes.

actinostelo (Brebner 1902): estelo com forma de estrela como pôde ser encontrado na raiz e em outras partes da planta:

astelo (Van Tieghem 1886): o cortex e a medula são continuos com os segmentos do cilindro e cercados de periciclo e endoderme.

Nota: Quando estes estelos isolados ficam separados, diz-se, que houve dialidesmia; mas se êles se fundem, de maneira que o endoderme e o periciclo se percam entre os feixes, usa-se o termo gamodesmia.

atactostelo (Brebner 1902): como pôde ser visto nas monocotiledoneas.

solenostelo (Brebner 1902): um tubo continuo, aniflóico com grandes aberturas dos feixes folares.

dictiostelo (Brebner 1902): simplesmente uma rede de feixes; pôde ser tubular (sentido de Jeffrey 1902).

estelo adelosifonico (Jeffrey 1902) um sifonostelo no qual não existe mais a forma de um tubo.

estelo imperfeito (Gwynne-Vaughan 1897): um estelo no qual, num de seus lados, ha falta de elementos vasculares.

estelo perfeito (Gwynne-Vaughan 1897): um estelo com os elementos vasculares concêntricos.

- estelo subcolateral (Boodle 1900): estelo com sómente um feixe simples, (de protoxilêma).
- eumeristelo (Brebner 1902): com meristelos (sentido de Gwynne-Vaughan 1897) em forma de eustelo (Brebner 1902).
- eustelo (Brebner 1902): um cilindro central com medula e com feixes colateraes.
- esquizostelo (Strasburger 1891) — vide astelo, Van Tieghem 1886.
- haplomeristelo (Brebner 1902): com meristelos na forma de um haplostelo (Brebner 1902).
- histerostelo (Brebner 1902): o cilindro central muito reduzido, de plantas aquaticas.
- meristelo (Gwynne-Vaughan 1897): uma parte de cilindro central; observado em estelos (sentido de Van Tieghem).
- monostelo (Van Tieghem 1886): o xilema e o floema localizados num cilindro com medula.
- monostelico perixilar (Van Tieghem 1898) significa disposição radial dos tecidos vasculares.
- protostelo (Jeffrey 1897) estelo sem medula.
- protostelo (Brebner 1902) um cilindro central hipotético, tendo estas formas: 1), actinostelo (sentido de Brebner 1902) no qual ha uma disposição radial de xilêma e floema: 2), haplostelo (sem medula); floema em redor de uma massa central do xilêma 3), haplostelo (com medula): floema em redor uma massa central do xilêma que contém medula.
- sifonostelo (Jeffrey 1897) — estelo com medula, no qual o floema se encontra nos dois lados do xilêma (= sifonostelo anfi-flóico), ou com floema do lado de fóra do xilêma (= sifonostelo ectoflóico).
- solenostelo (Gwynne-Vaughan): vide Jeffrey, sifonostelo anfi-flóico.
- tipo de estelo "Lindsaya" (Tansley & Lulham 1902) um monostelo com um só feixe de floema incluído lado dorsal.
- tipo mesostelico (Van Tieghem 1898): termo usado para estelos centrais e meristelos do cortex.

BOTANICOS MENCIONADOS NESTE ARTIGO

Bary, Anton Heinrich de, alemão 1831-1880.

Bower, Frederik Orpen, escocês 1856 (ainda vivo).

Eames, Arthur Johnson, norteamericano 1881 (ainda vivo).

Grew, Nehemiah, inglês 1641-1712.

Hanstein, Johannes von, alemão 1822-1880.

Jeffrey, Edward Charles, norteamericano 1866 (ainda vivo).

Malpighi, Marcello, italiano 1628-1694.

Nägeli, Carl Wilhelm, suíço 1817-1891.

Sachs, Julius, alemão 1832-1897.

Schoute, J. C. holandês (ainda vivo).

Theophrastus, grego, 372-288 A. C.

Van Tieghem, Philippe, francês 1839-1914.

Zimmermann, W., alemão (ainda vivo).

AGRADECIMENTOS

O autor deixa expresso aqui os seus agradecimentos ao Sr. C. A. Krug, pelos auxílios prestados na confecção deste trabalho.

BIBLIOGRAFIA

Bower, F. O. Size and form in plants. MacMillan & Co. New York 1930.

——— The ferns (3 volumes). Mac Millan & Co. New York 1926.

De Bary, Anton Comparative anatomy of the phanerogams and ferns English edition. Oxford Univ. Press 1887.

Eames, Arthur J. and MacDaniels, L. H. An introduction to plant anatomy McGraw-Hill Book Co. New York 1925.

- Jeffrey, E. C. The anatomy of woody plants. University of Chicago Press. Chicago 1917.
- _____ The morphology of central cylinder in angiosperms Trans. Can. Inst. 6:599-636. 1890.
- _____ The structure and development of the stem in the pteridophytes and gymnosperms. Phil. Trans. Roy. Soc. London. 195B:119-146. 1903.
- Sachs, Julius History of Botany 1530-1860. English translation 1889.
- Schoute, J. C. Stelärtheorie, Jena 1903.
- Zimmermann, W. Phylogenie der Pflanzen Jena 1930.

Explicação da figura N.º 2

As Fig. 2-B, C, e D, ilustram a série eustelo. Supõe-se que, durante o curso da evolução, o protostelo se tenha medulado, pela invasão de cortex ou pela não diferenciação de xilêma no interior do eixo. Resultou no estelo uma divisão, subsequente, do cilindro medulado, fenómeno este típico nas plantas trepadoras, porém, ao contrario do que geralmente se supunha, não é muito comum nas plantas herbáceas. O atactostelo, conforme pôde ser visto nas monocotiledôneas, é o ponto mais evoluido da série eustelo; os feixes encontrados isoladamente no atactostelo têm o nome de meristelos.

Não se pôde afirmar com segurança se o sifonostelo anfilóico proveio do protostelo ou se é derivado de uma forma primitiva do actinostelo. O sifonostelo anfilóico é característico do caule de certas famílias dos angiospermas, por exemplo, nas Solanaceas. Termina a série polistelo (Fig. 2-A, F, e E) com a ilustração do polistelo, que possui feixes anficribræes. Polistelos são raros, achando-se sua existencia limitada sómente a algumas plantas extinctas e fosseis.

A série actinostele, (Fig. 2-A, H, e G) apresenta o actinostelo na sua forma bem primitiva; este é derivado do protostelo, formando mais tarde, possivelmente, o sifonostelo anfilóico.

O verdadeiro actinostelo (Fig. 2-G) teve sua origem nas ramificações do xilema do actinostelo primitivo. O apice actual desta série não se acha ilustrado. O ponto culminante da evolução do protostelo no trajecto seguido nestas linhas é, em realidade, representado por um estelo com "ilhas" separadas de xilêma, contornadas de floema — cada ilha com seu floema adjacente se denomina feixe vascular diaplectico; o estelo, por sua vez, tem o nome de plectostelo.