

Crescimento Secundário em Caules



Madeira petrificada. Acredita-se que há aproximadamente 225 milhões de anos, no Triássico tardio, quando os dinossauros começaram a aparecer, uma erupção vulcânica tenha derrubado coníferas atualmente extintas na luxuriante área tropical, que se tornou o nordeste do Arizona. Carregadas para terras baixas, as árvores ficaram impregnadas de água e afundaram. A cinza vulcânica dissolvida na água forneceu sílica, que substituiu as células vegetais nesse corte de tronco de árvore – principalmente o xilema secundário – com quartzo colorido.

SUMÁRIO

Plantas anuais, bienais e perenes

Câmbio vascular

Efeito do crescimento secundário no corpo primário do caule

Madeira | Xilema secundário

Em muitas plantas – isto é, na maioria das monocotiledôneas e certas eudicotiledôneas herbáceas, como ranúnculo ou botão-de-ouro (*Ranunculus*) – o crescimento em certas partes do corpo cessa com a maturação dos tecidos primários. No outro extremo estão as gimnospermas, as magnoliídeas lenhosas e as eudicotiledôneas lenhosas, nas quais a raiz e o caule continuam a aumentar em diâmetro em regiões que não estão mais se alongando (Figura 26.1). Esse crescimento em espessura ou circunferência do corpo da planta – denominado *crescimento secundário* – resulta da atividade de dois *meristemas laterais*: o *câmbio vascular* e o *câmbio da casca*.

Plantas herbáceas, ou ervas, são aquelas em que o sistema caulinar apresenta pouco ou nenhum crescimento secundário. Em regiões temperadas, a planta inteira ou as partes aéreas herbáceas, dependendo da espécie, sobrevivem por apenas uma única estação. As plantas lenhosas – árvores e arbustos – podem viver muitos anos. Ao início de cada estação de crescimento, o crescimento primário termina e tecidos secundários adicionais são acrescentados às partes mais velhas da planta por meio da reativação de meristemas laterais. Apesar de a maioria das monocotiledôneas não apresentar crescimento secundário, algumas, como as palmeiras, podem desenvolver caules espessos apenas com o crescimento primário (Capítulo 25). Algumas palmeiras passam por um tipo de crescimento secundário chamado crescimento secundário difuso, que ocorre em partes mais velhas do caule, a uma considerável distância do ápice. Nesse local, as células de parênquima do tecido fundamental continuam a se dividir e se expandem por um longo período, acompanhadas por um aumento proporcional do tamanho dos espaços intercelulares.

Plantas anuais, bienais e perenes

As plantas são frequentemente classificadas, de acordo com seus ciclos de crescimento, como anuais, bienais ou perenes. Nas plantas *anuais* – as quais incluem muitas ervas daninhas, plantas silvestres, plantas de jardim e hortaliças – o ciclo de vida inteiro de semente para planta vegetativa, planta em flor e semente, ocorre em uma única estação de crescimento, que pode ser um período de apenas algumas semanas. Apenas a semente dormente ultrapassa o intervalo entre uma estação de crescimento e outra.

PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	Como as plantas anuais, bienais e perenes diferem umas das outras?
2.	Quais tipos de células formam o câmbio vascular e como estas células funcionam?
3.	Como o crescimento secundário afeta o corpo primário do caule?
4.	Quais tecidos são produzidos pelo felogênio e qual é a função da periderme?
5.	O que é casca e como sua composição muda durante a vida de uma planta lenhosa?



26.1 Cária (*Carya ovata*) em condição de verão. As plantas foram capazes de adquirir uma estatura grande graças à capacidade de suas raízes e caules crescerem em espessura, ou seja, apresentarem crescimento secundário. A maior parte do tecido produzido dessa maneira é xilema secundário ou madeira, que não só conduz água e íons minerais para as partes aéreas distantes, mas também oferece grande resistência às raízes e aos caules.

As plantas *bienais* são anuais com ciclos de vida – desde o período de germinação até a formação da semente – que se estendem por duas estações de crescimento. A primeira estação de crescimento de algumas bienais resulta na formação de uma raiz, de um caule curto e de uma roseta de folhas próximas à superfície do solo. Na segunda estação de crescimento, ocorrem floração, frutificação, formação de sementes e morte, completando o ciclo de vida. No hemisfério norte, o ciclo de vida ultrapassa o ano civil. No hemisfério sul, entretanto, as plantas bienais são anuais regulares, o seu ciclo de vida é interrompido pelo inverno. Se os botânicos do hemisfério sul tivessem sido os primeiros a descrever os ciclos de vida, é provável que o termo “anual de inverno” tivesse prevalecido, em lugar de bienal. Em regiões temperadas, as plantas anuais e bienais raramente se tornam lenhosas, ainda que tanto suas raízes como seus caules possam apresentar uma quantidade limitada de crescimento secundário.

Plantas *perenes* são aquelas cujas estruturas vegetativas vivem ano após ano. As perenes

herbáceas passam as estações desfavoráveis como raízes subterrâneas dormentes, rizomas, bulbos ou tubérculos. As perenes lenhosas, que incluem trepadeiras, arbustos e árvores, sobrevivem sobre o solo, mas geralmente interrompem o crescimento durante as estações desfavoráveis. As perenes lenhosas florescem somente quando se tornam adultas, o que pode levar muitos anos. Por exemplo, a castanheira-da-índia (*Aesculus hippocastanum*) não floresce até cerca de 25 anos de idade. *Puya raimondii*, uma planta bem grande (com até 10 m de altura), parente do abacaxi e encontrada nos Andes, leva cerca de 150 anos para florir. Nas regiões temperadas, muitas lenhosas são decíduas, perdendo todas as suas folhas ao mesmo tempo e desenvolvendo novas a partir de gemas, quando a estação se torna favorável ao crescimento. Nas árvores e arbustos sempre-verdes, as folhas também são perdidas e substituídas, mas não todas ao mesmo tempo.

Câmbio vascular

Diferentemente das iniciais dos meristemas apicais, células multifacetadas e que contêm citoplasma denso e grandes núcleos, as células meristemáticas do câmbio são muito vacuoladas. Elas existem em duas formas: como *iniciais fusiformes* orientadas verticalmente, as quais são muitas vezes mais longas do que largas, e *iniciais radiais* orientadas horizontalmente, que são levemente alongadas ou quadrangulares (Figuras 26.2 e 26.3). As iniciais fusiformes aparecem achatadas ou em forma de tijolo, em seção transversal.

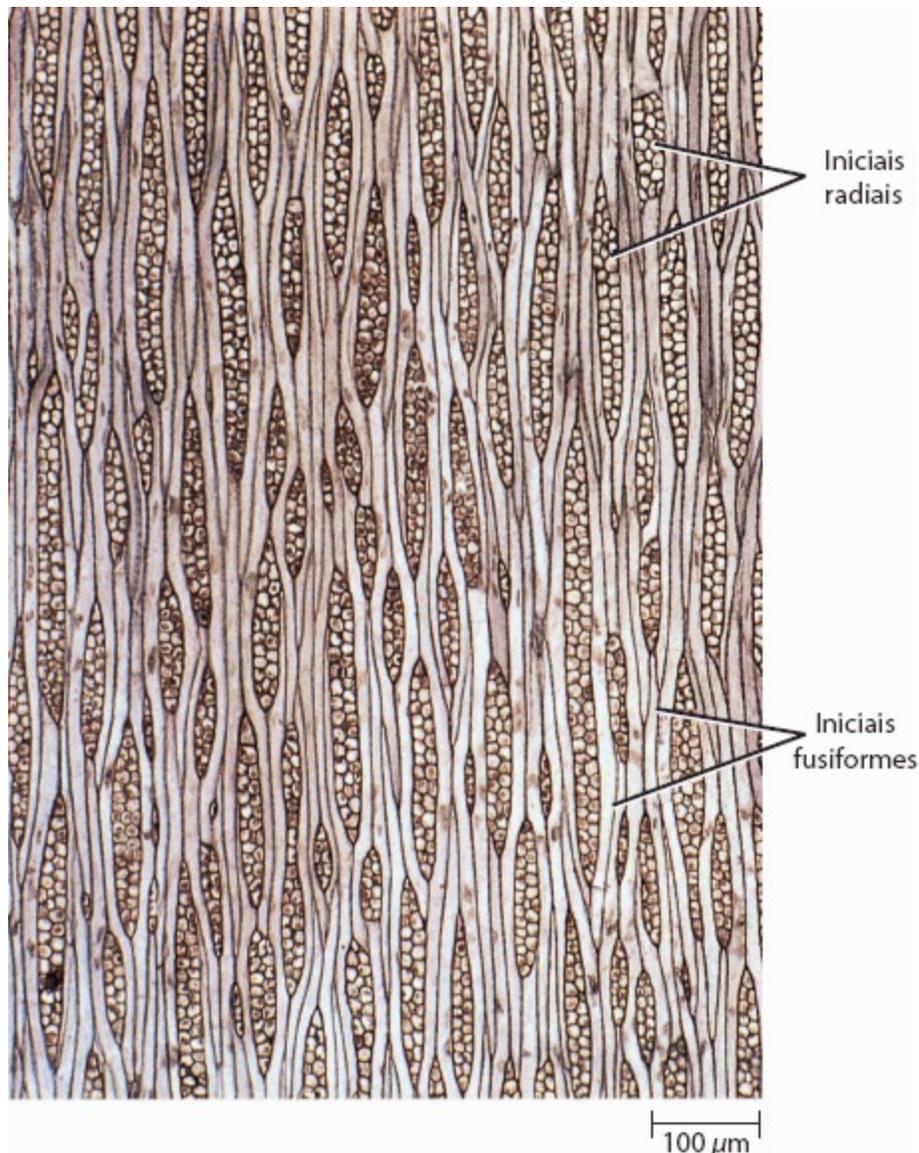
O xilema e o floema secundários são produzidos por meio de divisões periclinais das iniciais fusiformes e radiais e de suas derivadas imediatas. Em outras palavras, a placa celular que se forma entre essas iniciais em divisão é paralela à superfície da raiz ou do caule (Figura 26.4A). Se a derivada de uma inicial é produzida em direção ao exterior da raiz ou do caule, ela se transforma, ao final, em uma célula de floema; se ela é produzida em direção ao interior, ela se transforma em uma célula de xilema. Dessa maneira, uma longa fileira radial contínua ou linha de células é formada, estendendo-se desde a inicial cambial centrifugamente para o floema e centripetamente para o xilema (Figura 26.5).

As células de xilema e floema produzidas pelas iniciais fusiformes possuem seus maiores eixos orientados verticalmente e constituem o chamado *sistema axial* do tecido vascular secundário. As iniciais radiais produzem *células radiais* horizontalmente orientadas, que formam os *raios vasculares* ou *sistema radial* (Figura 26.5). Constituídos principalmente por células de parênquima, os raios vasculares são variáveis em comprimento. Eles servem como caminhos para o movimento de substâncias nutritivas do floema secundário para o xilema secundário, e o movimento da água do xilema secundário para o floema secundário. Os raios vasculares também servem como centros de armazenagem para substâncias como amido, proteínas e lipídios e também podem sintetizar metabólitos secundários.

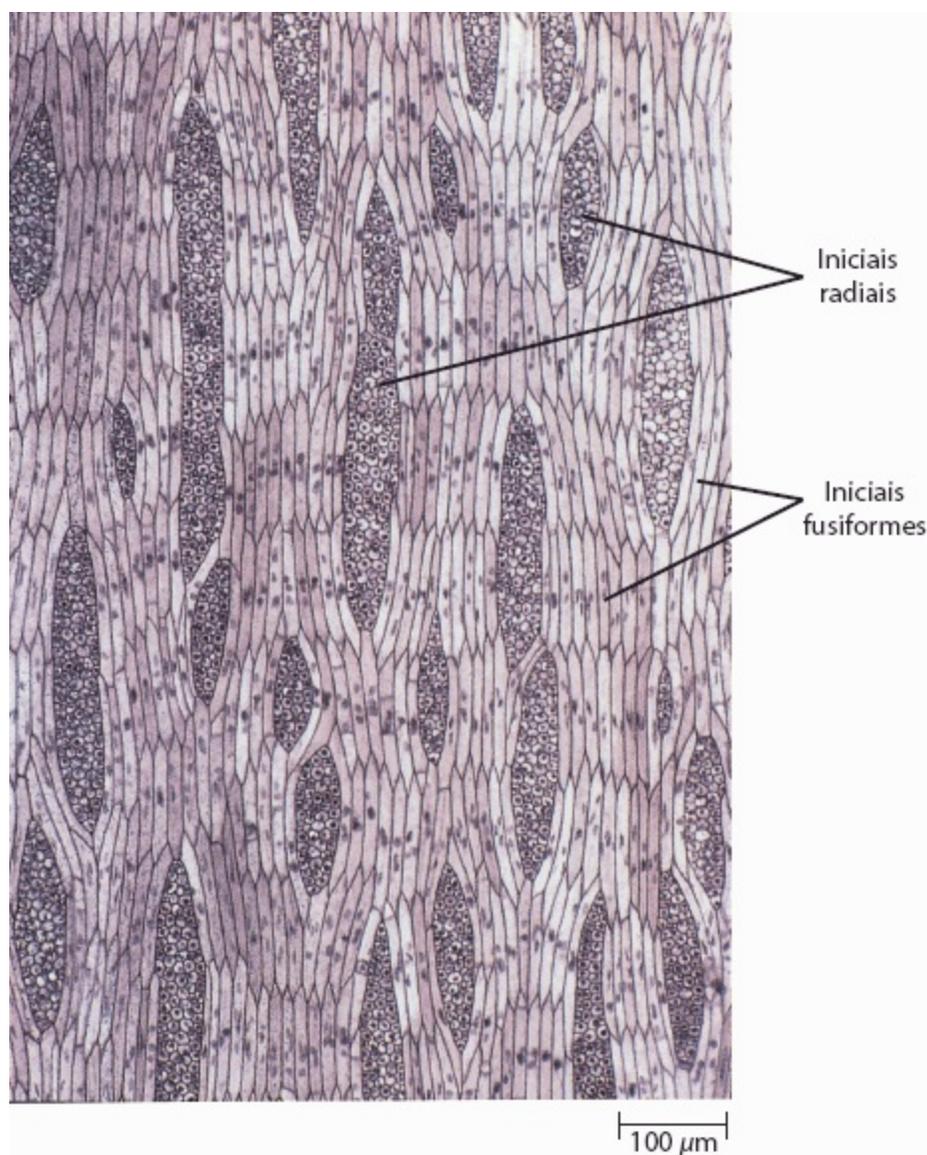
Em sentido restrito, o termo “câmbio vascular” é usado para referir-se apenas às iniciais cambiais, das quais há apenas uma célula por fileira radial. Entretanto, é geralmente difícil, se não impossível, distinguir entre as iniciais das suas derivadas imediatas, as quais se mantêm meristemáticas por um período considerável, antes de se diferenciarem. Mesmo em condições de inverno, quando o câmbio está dormente ou inativo, muitas camadas de aparência similar de células indiferenciadas podem ser vistas entre o xilema e o floema. Consequentemente, alguns botânicos usam o termo “câmbio vascular” em um sentido mais amplo para se referirem às iniciais e suas

derivadas imediatas, que são indistinguíveis das iniciais. Outros botânicos se referem a essa região de iniciais e derivadas como *zona cambial*.

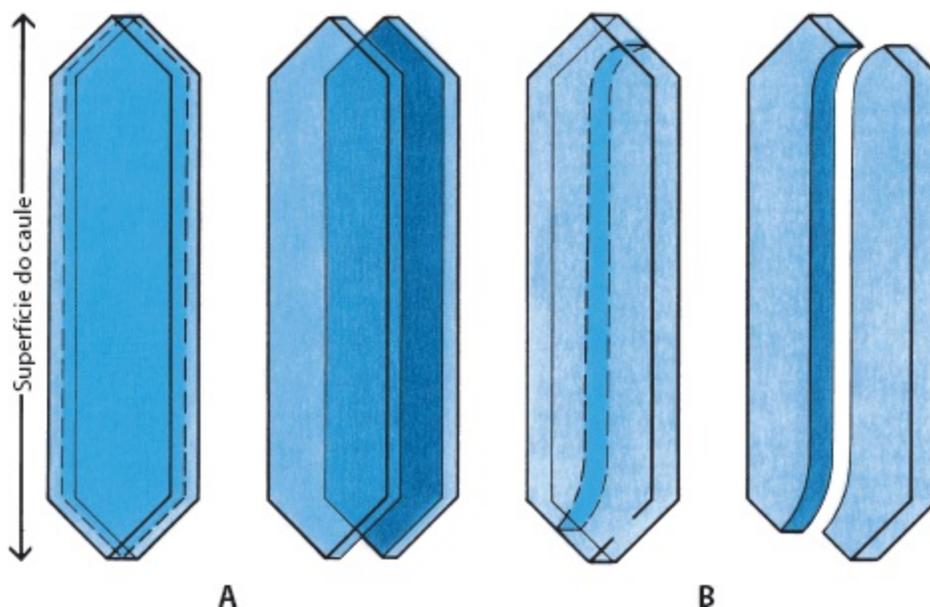
Como o câmbio vascular adiciona células ao xilema secundário e o cilindro de xilema aumenta em diâmetro, o câmbio é deslocado para fora, aumentando, assim, a circunferência. De modo a acomodar o aumento na circunferência, novas células são adicionadas ao câmbio vascular por divisões anticlinais das iniciais (Figura 26.4B). Juntamente ao aumento do número de iniciais fusiformes, novas iniciais radiais são adicionadas, e é mantida, desta maneira, uma razão aproximadamente constante entre iniciais radiais e fusiformes, nos tecidos vasculares secundários. As novas iniciais radiais que dão origem a novos raios têm a sua origem na subdivisão das iniciais fusiformes. Evidentemente, as mudanças no desenvolvimento que ocorrem no câmbio são extremamente complexas.



26.2 Câmbio vascular da macieira (*Malus domestica*). Seções tangenciais são cortadas em ângulo reto em relação aos raios; podem ser vistos, então, os raios em seção transversal (ver Figura 26.12). Um câmbio como este, no qual as células fusiformes não estão organizadas em faixas horizontais na superfície tangencial, é denominado não estratificado. As iniciais fusiformes medem 0,53 mm de comprimento na macieira.



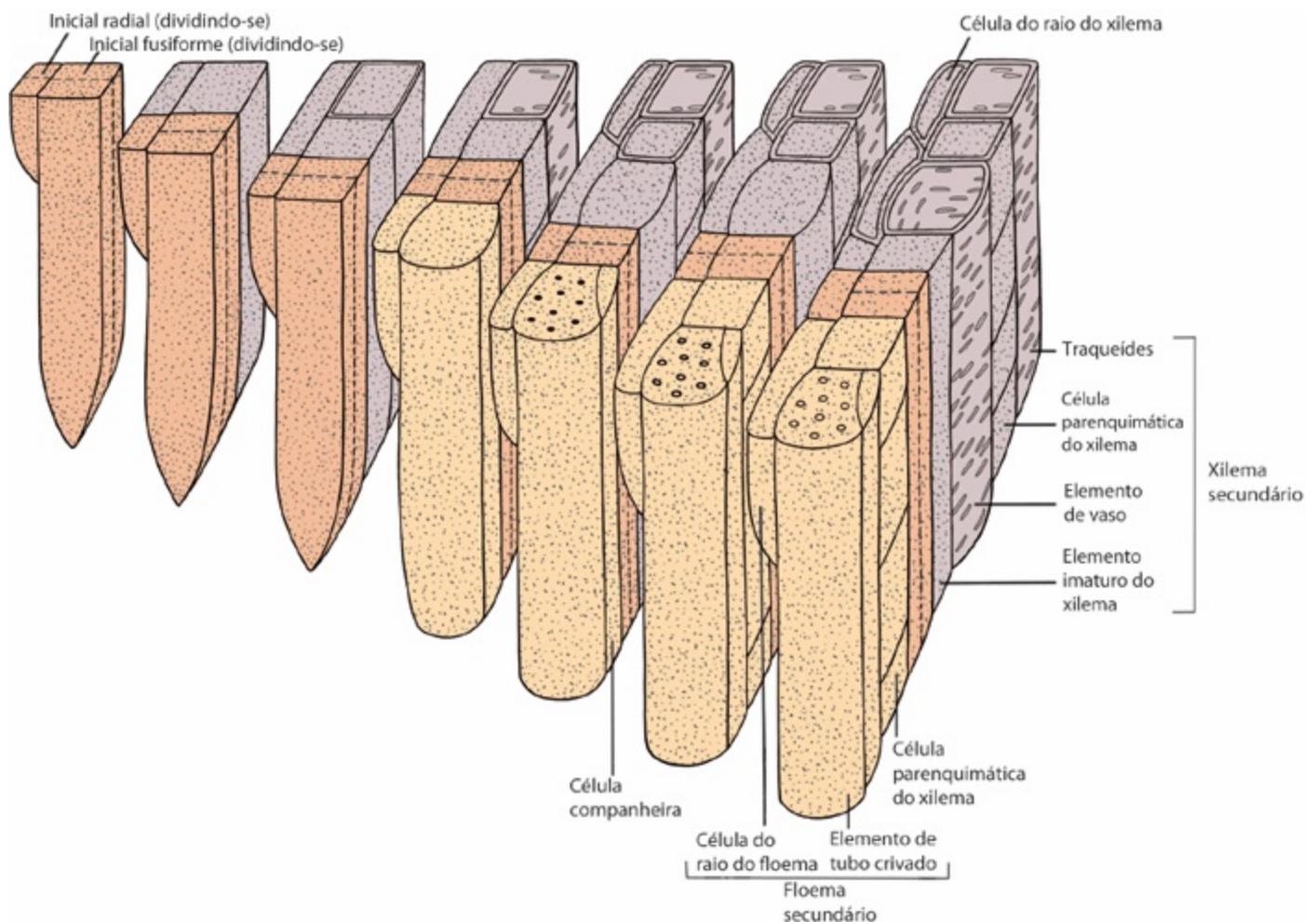
26.3 Câmbio vascular da robínia-comum (*Robinia pseudoacacia*). Um câmbio como este, no qual as iniciais fusiformes são arranjadas em faixas horizontais na superfície tangencial (ver Figura 26.12), é denominado estratificado. As iniciais fusiformes medem 0,17 mm de comprimento em robínia-comum.



26.4 Divisões periclinais e anticlinais das iniciais fusiformes. **A.** Divisões periclinais, que ocorrem paralelas à superfície, estão envolvidas na formação de células do xilema secundário e do floema secundário (ver Figura 26.5). Quando uma inicial se divide periclinalmente, as duas células-filhas aparecem uma atrás da

outra (ou na frente da outra). **B.** Divisões anticlinais, aquelas que ocorrem perpendiculares à superfície, estão envolvidas na multiplicação das iniciais fusiformes. Quando uma inicial se divide anticlinalmente, duas células-filhas aparecem lado a lado.

Em regiões temperadas, o câmbio vascular fica dormente durante o inverno e se reativa na primavera. Durante a reativação, as células cambiais absorvem água, aumentam radialmente e começam a se dividir periclinalmente. Durante essa expansão, as paredes radiais das células cambiais e suas derivadas ficam mais finas, e, como resultado, a casca (todos os tecidos situados externamente ao câmbio) pode ser mais facilmente removida ou “descolada” do caule. Novas camadas de crescimento de xilema e floema secundários são depositadas durante a estação de crescimento. A reativação do câmbio vascular é desencadeada pelo desenvolvimento das gemas e a retomada do seu crescimento. O hormônio auxina, produzido pelas gemas em desenvolvimento, move-se em direção basípeta nos caules e estimula a retomada da atividade cambial. Outros fatores estão também envolvidos na reativação cambial e no crescimento normal contínuo do câmbio (ver Capítulo 27).



26.5 Relação do câmbio vascular com o xilema secundário e o floema secundário. O câmbio vascular é formado por dois tipos de células: as iniciais fusiformes, que formam o sistema axial, e as iniciais radiais, que formam o sistema radial. Quando as iniciais cambiais produzem xilema secundário e floema secundário, elas se dividem periclinalmente, isto é, paralelamente à superfície do caule ou da raiz. Acompanhando a divisão de uma inicial, uma célula-filha (a inicial) permanece meristemática, e a outra célula-filha (a derivada da inicial) ao final se desenvolve em uma ou mais células do tecido vascular. As células produzidas em direção ao lado interno do câmbio vascular tornam-se elementos de xilema, e aquelas produzidas em direção ao lado externo tornam-se elementos de floema. Com a produção de xilema secundário adicional, o câmbio e o floema secundário são deslocados ao exterior. As iniciais radiais dividem-se para formar raios vasculares,

que se posicionam em ângulo reto em relação às derivadas das iniciais fusiformes.

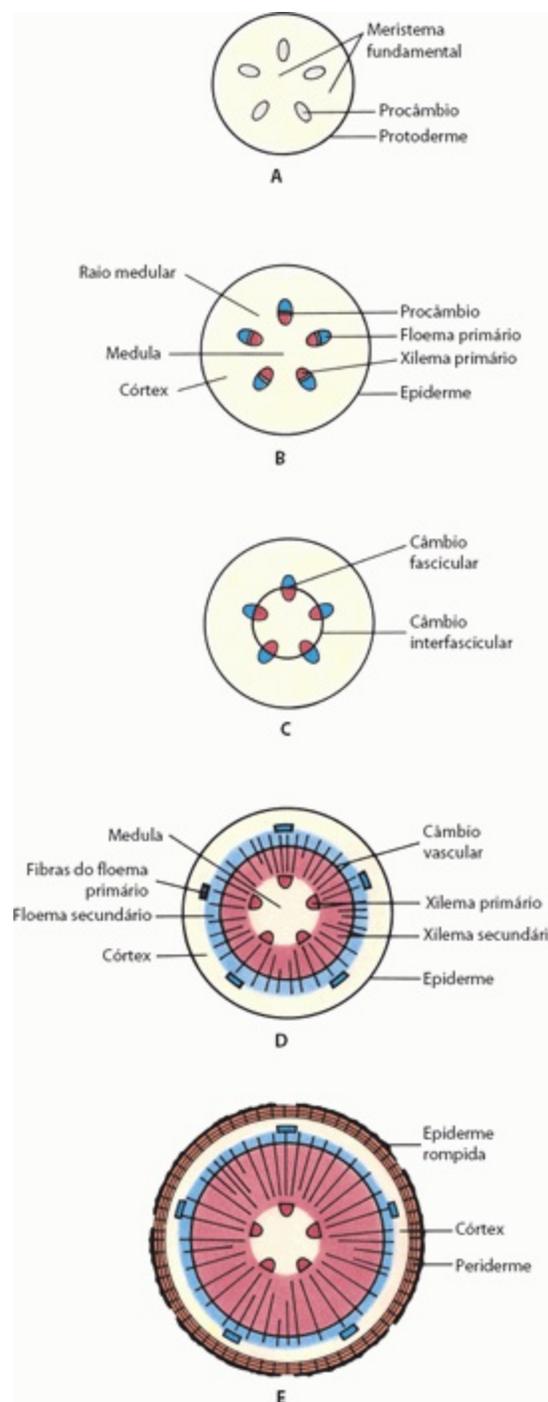
Em algumas plantas, as células cambiais dividem-se mais ou menos continuamente, e os elementos de xilema e de floema passam por uma diferenciação gradual. Esse tipo de atividade cambial é encontrado em plantas que crescem em regiões tropicais. Entretanto, nem todas as plantas tropicais exibem uma atividade cambial contínua. Cerca de 75% das árvores crescendo nas florestas pluviais da Índia exibem atividade cambial contínua. Essa porcentagem cai para 43% nas florestas pluviais da Bacia Amazônica e para apenas 15% nas da Malásia.

Estudos genômicos com *Arabidopsis thaliana* e com o choupo-negro, *Populus trichocarpa*, que se tornou o modelo taxonômico universal para a genômica e a biotecnologia das plantas lenhosas, indicam que muitos dos genes e mecanismos essenciais que regulam o crescimento secundário também são necessários para o crescimento primário e a função do meristema apical das gemas. Isso pode explicar como novas espécies de natureza lenhosa podem se originar de espécies herbáceas dentro de um período de tempo relativamente curto. Diversos hormônios vegetais, incluindo auxina, citocinina, giberelina e etileno, foram implicados na regulação da manutenção e atividade das iniciais cambiais (ver Capítulo 27).

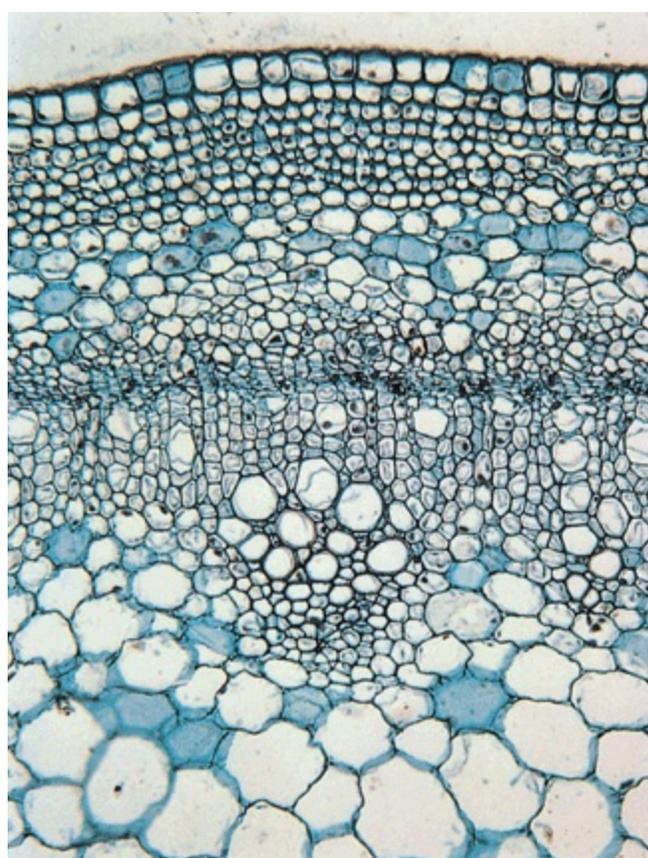
Efeito do crescimento secundário no corpo primário do caule

Como mencionado no Capítulo 25, o câmbio vascular do caule forma-se a partir do procâmbio que permanece indiferenciado entre as células de xilema e floema primários, bem como do parênquima das regiões interfasciculares (regiões entre os feixes vasculares ou fascículos). A porção do câmbio que se origina dos feixes vasculares é conhecida como *câmbio fascicular*, e aquela originada nas regiões interfasciculares ou nos raios da medula é chamada *câmbio interfascicular*. O câmbio vascular do caule, ao contrário do da raiz, é essencialmente circular e delimitado, desde a sua instalação (Figura 26.6).

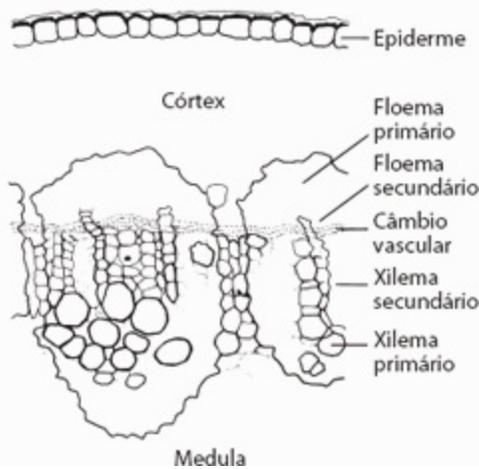
Em caules lenhosos, a produção de xilema e floema secundários resulta na formação de um cilindro de tecidos vasculares secundários, cujos raios dispõem-se radialmente pelo cilindro (Figura 26.6). Comumente, muito mais xilema secundário do que floema secundário é produzido no caule em um dado ano; isso também ocorre na raiz. Com o crescimento secundário, o floema primário é empurrado para fora e suas células de parede fina são destruídas. Somente as fibras do floema primário de parede espessa, se presentes, permanecem intactas (ver Figura 26.8). Veja no Capítulo 24 a discussão sobre o crescimento secundário em raízes.



26.6 Desenvolvimento do caule de uma angiosperma lenhosa. **A.** Crescimento primário, em estágio inicial, mostrando os três meristemas primários. **B.** Crescimento primário completo. **C.** Origem do câmbio vascular. **D.** Após a formação de algum xilema secundário e floema secundário. **E.** Ao final do primeiro ano de desenvolvimento, mostrando o efeito do crescimento secundário – que inclui a formação de periderme – sobre o corpo primário da planta. Em (D) e (E), as linhas radiais representam os raios. (Compare com o desenvolvimento de raiz apresentado na Figura 24.15.)

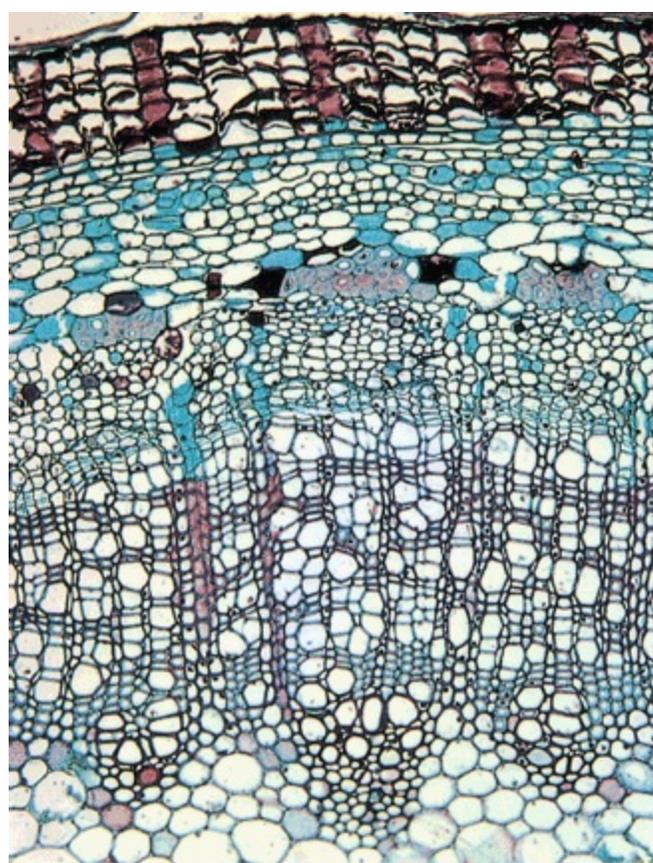


200 μm

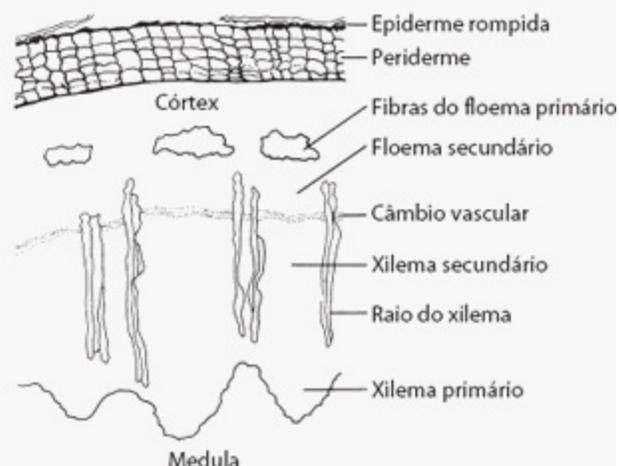


26.7 Caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*) com pouco crescimento secundário. Como mostrado nesta seção transversal, só uma pequena quantidade de xilema e floema secundários foi produzida, e o felogênio ainda não se formou.

O caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), em dois estágios do desenvolvimento secundário, é mostrado nas Figuras 26.7 e 26.8. (O crescimento primário do caule de *Sambucus* foi descrito no Capítulo 25.) Somente pequenas quantidades de xilema e floema secundários foram produzidas no caule mostrado na Figura 26.7. No final do primeiro ano de crescimento, consideravelmente mais xilema secundário que floema secundário foi formado (Figura 26.8). Observe que o crescimento secundário começa no primeiro ano. As células de parede espessada localizadas externamente ao floema secundário são fibras do floema primário. As células de parede fina – elementos de tubo crivado e células companheiras – não são mais discerníveis. Elas foram obliteradas durante o desenvolvimento das fibras do floema primário.



200 μm



26.8 Caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*) ao final do primeiro ano de crescimento. Como mostrado nesta seção transversal, foi produzido consideravelmente mais xilema secundário do que floema secundário. O crescimento secundário começa no primeiro ano.

A Figura 26.9 mostra o caule de tília (*Tilia americana*) com 1, 2 e 3 anos de crescimento. No Capítulo 25, o caule de *Tilia* foi dado como exemplo de um sistema vascular primário que se dispõe como um cilindro mais ou menos contínuo (ver Figuras 25.8 e 25.9), sendo os feixes vasculares separados um do outro por regiões interfasciculares muito finas, ou raios medulares. Assim, a maior parte do câmbio vascular do caule de *Tilia* é de origem fascicular. Alguns dos raios no floema secundário de *Tilia* se tornam dilatados em direção à periferia, à medida que o caule aumenta em circunferência (Figura 26.9A). Essa é uma das maneiras pelas quais os tecidos externos ao câmbio se mantêm, com o aumento de circunferência do cilindro de xilema.

O câmbio vascular e os tecidos secundários da raiz e do caule são contínuos um com o outro. Não há região de transição no corpo secundário da planta como há no corpo primário (ver Capítulo 25).

A periderme é o sistema de revestimento do corpo secundário da planta

Na maioria dos caules lenhosos, bem como na maioria das raízes lenhosas, a formação da periderme geralmente ocorre após o início da produção de xilema e floema secundários. A *periderme* substitui a epiderme como revestimento de proteção naquelas porções da planta. Estruturalmente, a periderme consiste em três partes: o *câmbio da casca*, ou *felogênio*, o meristema que produz a periderme; o *súber**, ou felema, o tecido de proteção formado para fora pelo câmbio da casca; e a *feloderme*, um tecido que se assemelha ao parênquima cortical, formado para dentro pelo meristema (Figura 26.10).

No caule da maioria das plantas lenhosas, a primeira periderme aparece durante o primeiro ano de crescimento, mais comumente originada em uma camada de células corticais, imediatamente abaixo da epiderme, ocasionalmente na epiderme (Figura 26.8). Em algumas espécies, a primeira periderme aparece mais internamente no caule, geralmente no floema primário.

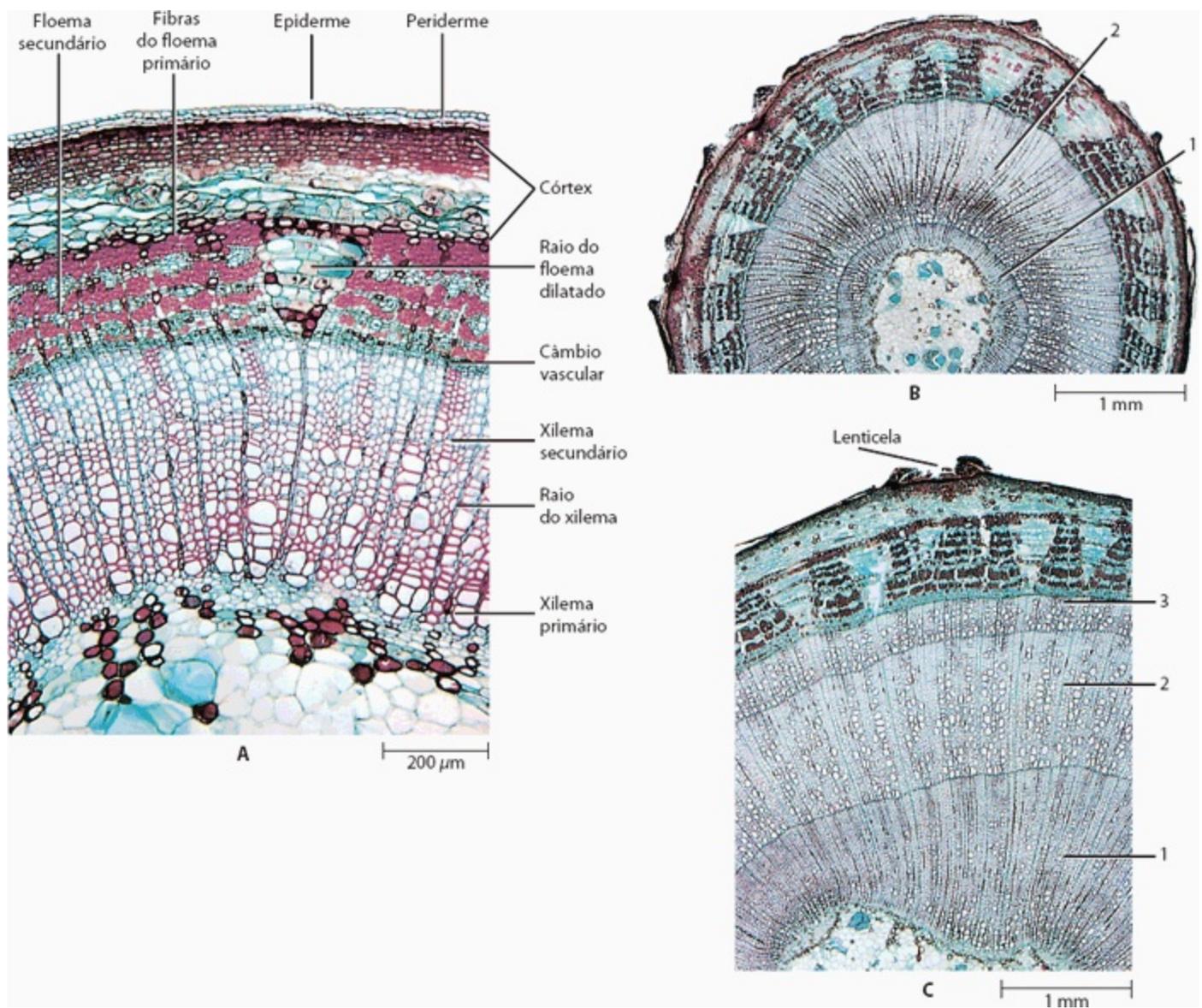
Divisões repetidas do felogênio resultam na formação de séries radiais de células compactamente arranjadas, a maioria das quais é formada por células de súber (Figuras 26.10 e 26.11; ver também Figura 23.29). Durante a diferenciação das células do súber, a superfície das paredes internas é recoberta por lamelas de suberina, consistindo em camadas alternantes de suberina e cera, que tornam o tecido muito impermeável à água e aos gases. A parede das células do súber também pode se tornar lignificada. As células do súber morrem após completarem sua diferenciação.

As células da feloderme são vivas na maturidade, carecem de lamelas de suberina e, conforme já mencionado, assemelham-se às células do parênquima cortical. As células da feloderme podem ser distinguidas das células corticais pela sua posição mais interna nas séries radiais de outras células da periderme (Figura 26.11). Já que a primeira periderme no caule em geral aparece na camada mais externa de células corticais, o córtex do caule não é eliminado durante o primeiro ano como acontece com o córtex das raízes lenhosas (Figuras 26.6 e 26.8; compare com as Figuras 24.15 e 24.16C); no entanto, a epiderme seca e se destaca.

Ao final do primeiro ano de crescimento, os seguintes tecidos estão presentes no caule (de fora para dentro): remanescentes de epiderme; periderme; córtex; floema primário (fibras e células de paredes finas colapsadas); floema secundário; câmbio vascular; xilema secundário; xilema primário e medula (Figura 26.6). (Compare esta lista de tecidos àquela da raiz lenhosa ao final do primeiro ano de crescimento, no Capítulo 24.)

As lenticelas permitem trocas gasosas através da periderme

Na discussão anterior, observamos que as células suberizadas do felema são compactamente dispostas e, como um tecido, elas representam uma barreira para a água e os gases. Entretanto, os tecidos internos do caule, como outros tecidos metabolicamente ativos, precisam realizar trocas gasosas com o ar circundante, da mesma maneira que os tecidos mais internos da raiz necessitam realizar trocas gasosas com os espaços aeríferos presentes entre as partículas de solo. Em caules e raízes que contêm periderme, essa necessária troca de gases é realizada por meio das *lenticelas* (Figuras 26.10C, D e 26.11) – porções da periderme com numerosos espaços intercelulares.



26.9 Três caules de tília (*Tilia americana*) mostrados em seção transversal. A.Caule com 1 ano de idade. **B.**Caule com 2 anos de idade. **C.**Caule com 3 anos de idade. Os números em (B) e (C) indicam incrementos de crescimento no xilema secundário. Observe a diferença de largura de anéis de ano para ano.

As lenticelas começam a se formar durante o desenvolvimento da primeira periderme (Figura 26.10) e, nos caules, elas geralmente aparecem abaixo de um estômato ou grupo de estômatos. Na superfície de caules e raízes, as lenticelas aparecem como áreas salientes circulares, ovais ou alongadas (ver Figura 26.16). As lenticelas são também formadas em alguns frutos – por exemplo, os pequenos pontos na superfície de peras e maçãs são lenticelas. À medida que raízes e caules envelhecem, as lenticelas continuam a se desenvolver no fundo de fissuras da casca nas porções recém-formadas da periderme.

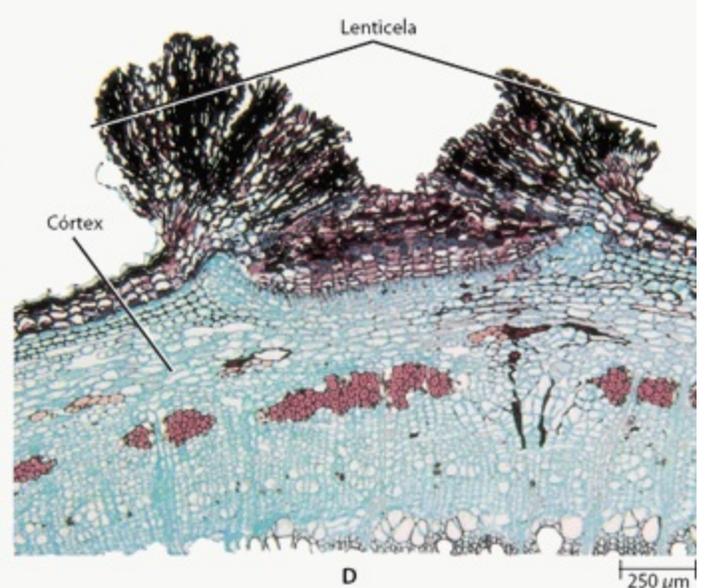
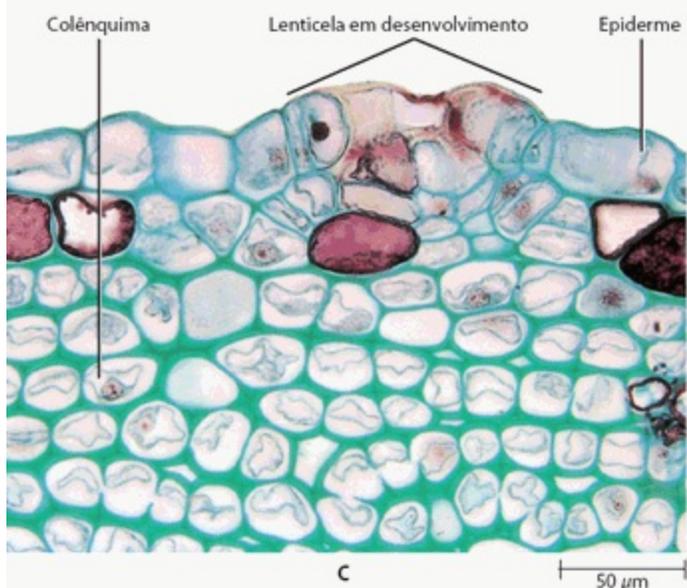
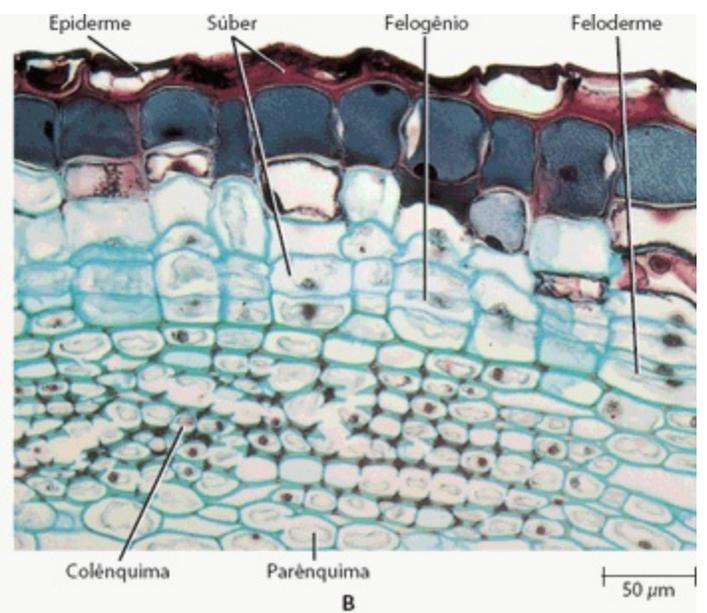
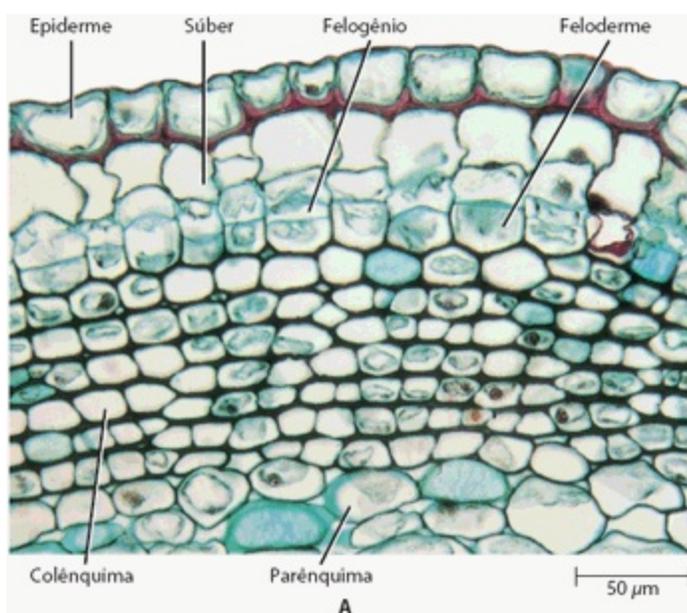
A casca inclui todos os tecidos externos ao câmbio vascular

Os termos “periderme”, “súber” e “casca” são frequentemente confundidos um com o outro, desnecessariamente. Como comentamos, a periderme é o tecido secundário que substitui a epiderme na maioria das raízes e dos caules; o súber é uma das três partes da periderme. O termo *casca* se refere a todos os tecidos externos ao câmbio vascular, incluindo a periderme, ou peridermes, quando presente(s) (Figuras 26.12 e 26.13). Quando o câmbio se forma pela primeira vez e o floema secundário ainda não se formou, a casca consiste inteiramente em tecidos primários. Ao final do

primeiro ano de crescimento, a casca inclui qualquer tecido primário ainda existente, floema secundário, a periderme e alguns tecidos mortos para fora da periderme.

A cada estação de crescimento, o câmbio vascular adiciona floema secundário à casca, bem como xilema secundário à madeira, para o interior do caule ou da raiz. Geralmente o câmbio vascular produz menos floema secundário do que xilema secundário. Além disso, as células de paredes finas (elementos crivados e vários tipos de elementos parenquimáticos) do floema secundário antigo são geralmente esmagadas (Figuras 26.14 e 26.15). Ao final, o floema secundário antigo se separa do resto do floema por peridermes recém-formadas e acaba sendo esmagado. Como resultado, muito menos floema secundário se acumula no caule ou na raiz do que xilema secundário, o qual continua a se acumular ano após ano.

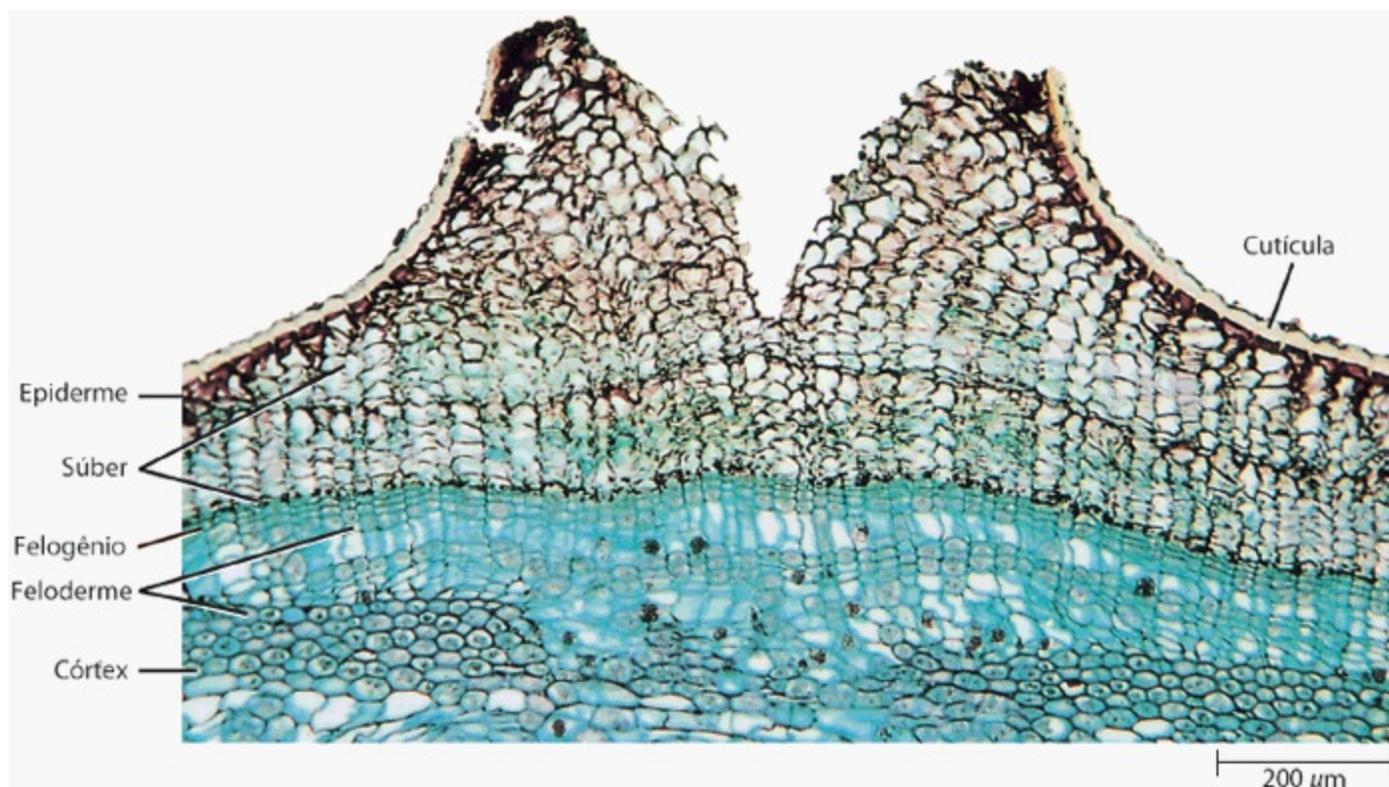
À medida que o caule ou a raiz aumenta em circunferência, um considerável estresse é imposto aos tecidos mais velhos da casca. Em algumas plantas, a queda desses tecidos resulta na formação de grandes espaços aeríferos. Em muitas plantas, as células parenquimáticas do sistema axial e dos raios se dividem e aumentam de tamanho. Dessa maneira, o floema secundário antigo persiste enquanto aumenta a circunferência do caule ou da raiz. Como foi observado anteriormente no caule de *Tilia*, alguns raios, conhecidos como raios dilatados, tornam-se muito largos à medida que o caule aumenta em espessura (ver Figura 26.9A).



26.10 Alguns estágios do desenvolvimento da periderme e lenticelas em sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*). **A.** A periderme recém-formada, que consiste em felogênio, súber e feloderme, é vista sob a epiderme nesta seção transversal. A periderme foi separada da epiderme do córtex, que é constituído por colênquima e parênquima. **B.** Periderme em estágio mais avançado de desenvolvimento, com aumento de tamanho da camada de súber. A feloderme em *Sambucus canadensis* consiste em uma única camada de células. Observe que a epiderme está degenerando. **C.** Início do desenvolvimento de uma lenticela. As células de colênquima do córtex podem ser vistas abaixo da lenticela em desenvolvimento. **D.** Lenticela completamente desenvolvida.

A primeira periderme formada pode acompanhar o aumento em espessura da raiz ou do caule por muitos anos, com o felogênio exibindo períodos de atividade e inatividade, que podem ou não corresponder a períodos de atividade do câmbio vascular. Em caules de macieira (*Malus domestica*) e pereira (*Pyrus communis*), o primeiro felogênio formado pode permanecer ativo por até 20 anos. Na maioria das raízes e dos caules lenhosos, peridermes adicionais são formadas à medida que o eixo aumenta em circunferência. Após a primeira periderme, peridermes subsequentes formam-se cada vez mais profundamente na casca (Figuras 26.12 e 26.13) a partir de células parenquimáticas do floema não mais ativamente engajado no transporte de substâncias nutritivas. Essas células parenquimáticas tornam-se meristemáticas e formam novo felogênio.

Todos esses tecidos externos ao felogênio mais interno – todas as peridermes, junto com qualquer tecido cortical e floema incluídos entre elas – formam a *casca externa* (Figuras 26.12 e 26.13). Com a maturação das células do súber, os tecidos externos a elas são separados do suprimento de água e nutrientes. Assim, a casca externa consiste inteiramente em tecidos mortos. A porção viva da casca, localizada internamente ao felogênio mais interno e que se estende para dentro em direção ao câmbio vascular é chamada *casca interna* (Figuras 26.12 e 26.13).

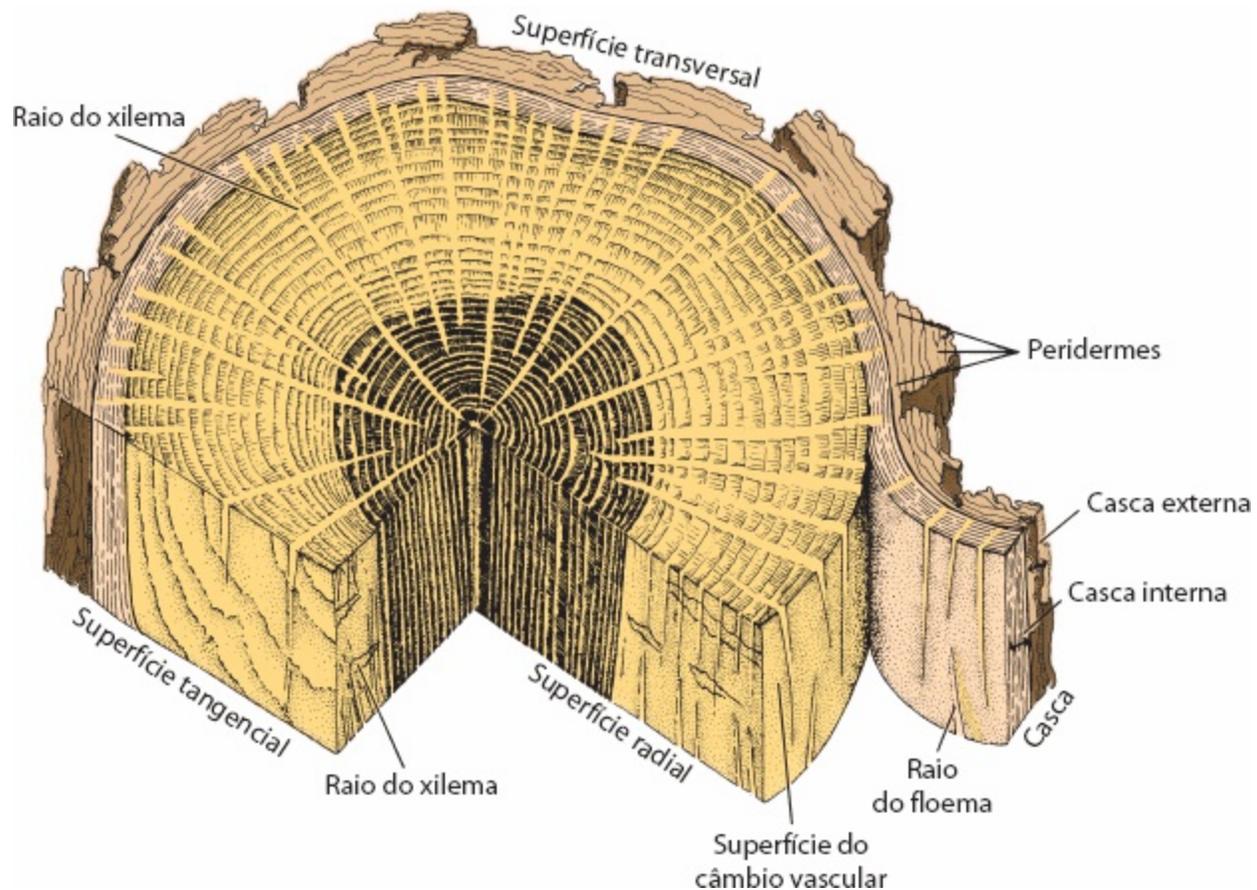


26.11 Lenticela do caule de papo-de-peru (*Aristolochia*). Diferentemente daquela de *Sambucus*, a feloderme de *Aristolochia* consiste em várias camadas de células, como mostrado nesta seção transversal.

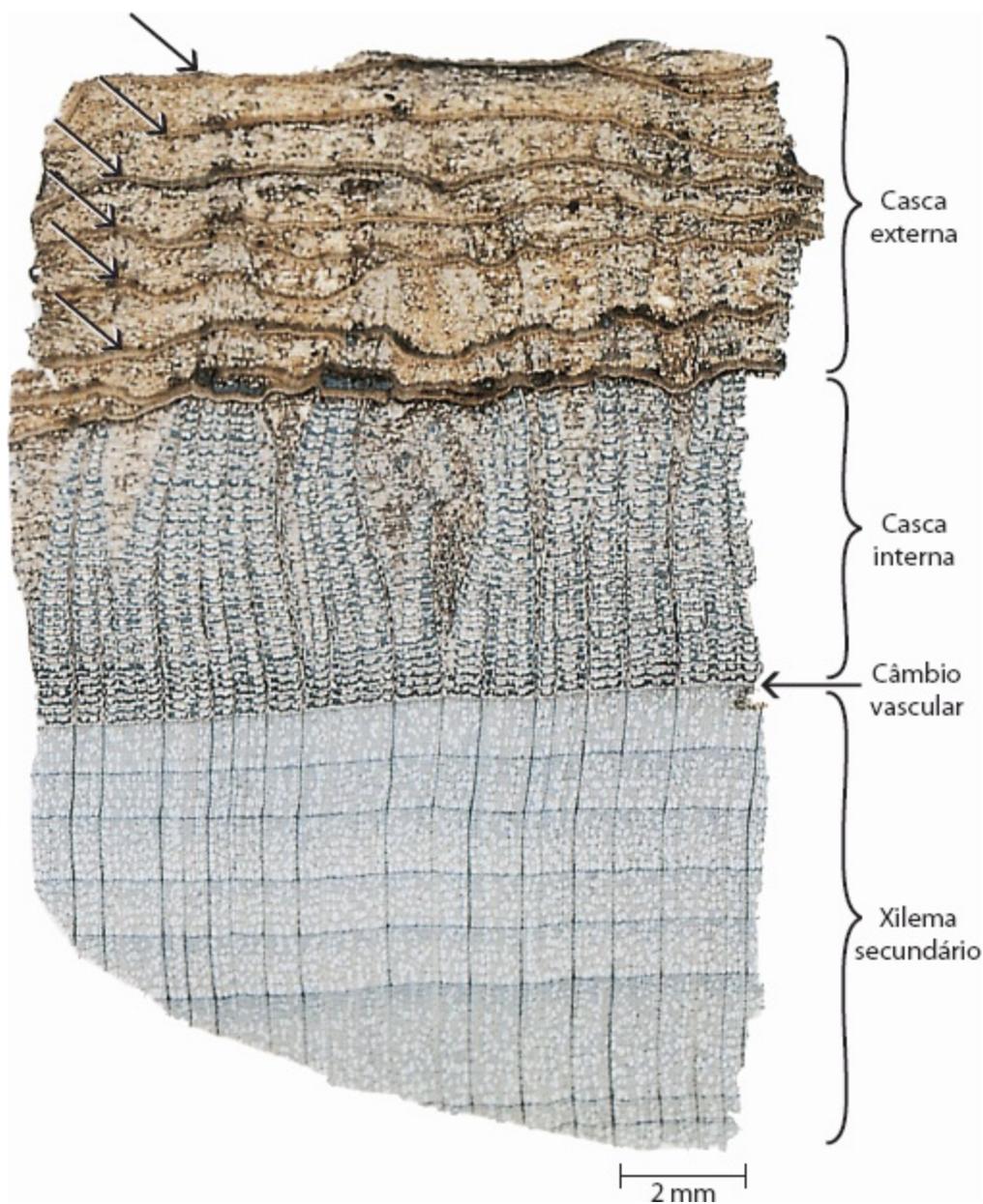
A maneira como as novas peridermes são formadas e os tipos de tecidos isolados por elas têm

grande influência na aparência da superfície externa da casca (Figura 26.17). Em algumas cascas, as peridermes recém-formadas desenvolvem-se como camadas sobrepostas descontínuas, resultando na formação de uma casca do tipo descamante, chamada casca escamosa (Figuras 26.12 e 26.13). Cascas escamosas são encontradas, por exemplo, em caules relativamente jovens de pinheiro (*Pinus*) e pereira (*Pyrus communis*). Menos comumente, as peridermes recém-formadas desenvolvem-se como anéis concêntricos ao redor do caule e da raiz, resultando na formação de uma casca anelar. A videira (*Vitis*) e a lonícera ou madressilva (*Lonicera*) são exemplos de plantas com cascas anelares. As cascas de muitas plantas são intermediárias entre as do tipo anelar e as do tipo escamosa.

A cortiça comercial é obtida da casca do carvalho-corticeiro, *Quercus suber*, o qual é nativo da região Mediterrânea (Figura 26.18). O primeiro felogênio dessa árvore tem origem na epiderme, e a cortiça produzida por ele tem pouco valor comercial. Quando a árvore tem cerca de 20 anos de idade, a periderme original é removida e um novo felogênio se forma no córtex, apenas alguns milímetros abaixo da posição do primeiro. A cortiça produzida pelo novo felogênio acumula-se rapidamente e após 10 anos é espessa o suficiente para ser removida da árvore. Uma vez mais, um novo felogênio se forma abaixo do anterior, e após mais 10 anos a cortiça pode ser novamente removida. Após vários descascamentos, o novo felogênio é formado no floema secundário. Esse procedimento pode ser repetido a intervalos de cerca de 10 anos, até que a árvore tenha 150 anos ou mais. As manchas e as longas estrias vistas nas rolhas comerciais são as lenticelas.

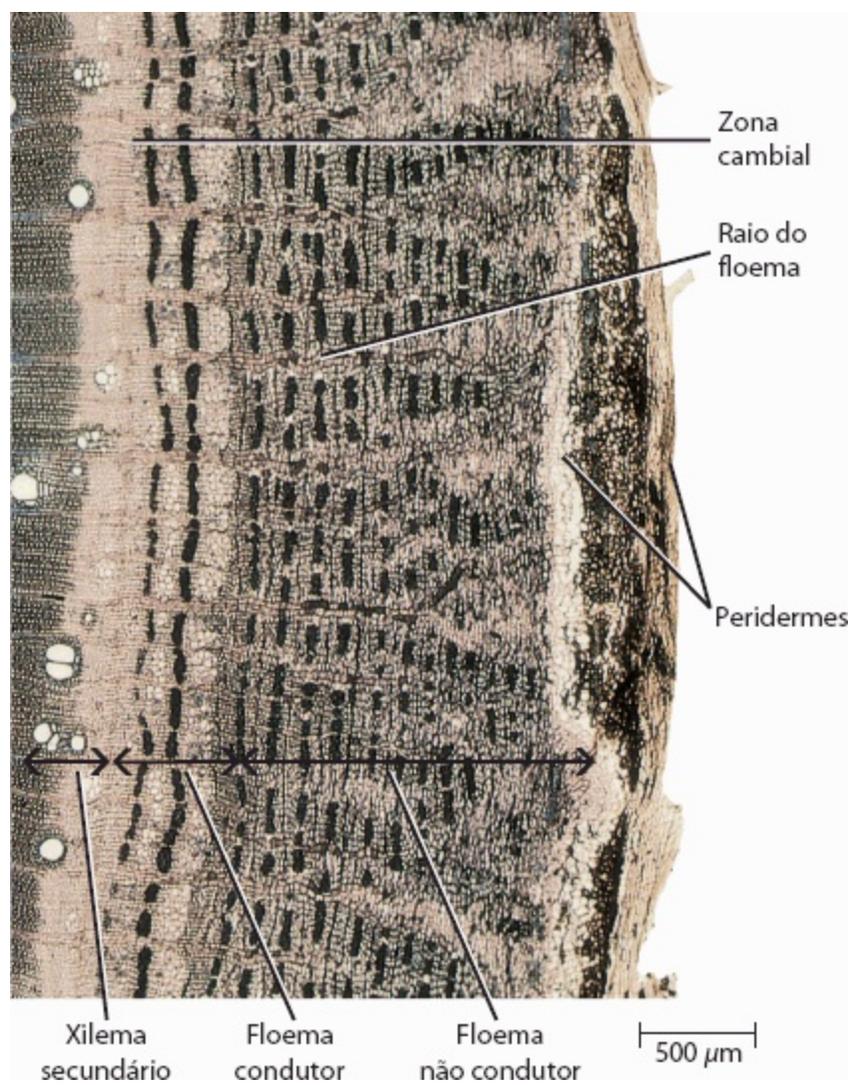


26.12 Caule de carvalho-vermelho (*Quercus rubra*), mostrando as superfícies transversal, tangencial e radial. A área mais escura no centro da madeira é o cerne, e a parte mais clara é o alburno.

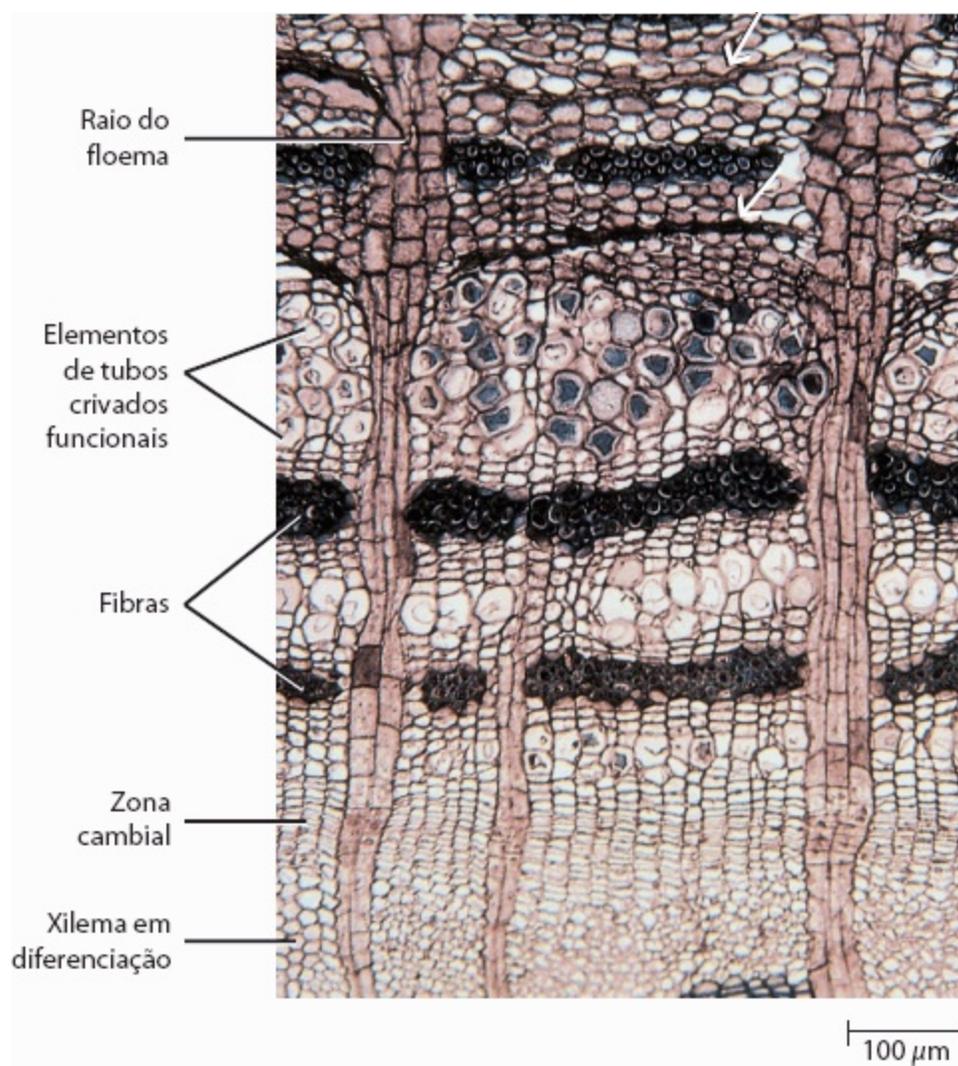


26.13 Caule maduro de tília (*Tilia americana*), mostrando casca e parte do xilema secundário. Muitas peridermes (setas) podem ser vistas atravessando a casca externa, predominantemente amarronzada, no terço superior desta seção transversal. Sob a casca externa está a casca interna, que parece bem distinta do xilema, o qual se apresenta corado em tom mais claro no terço inferior desta seção.

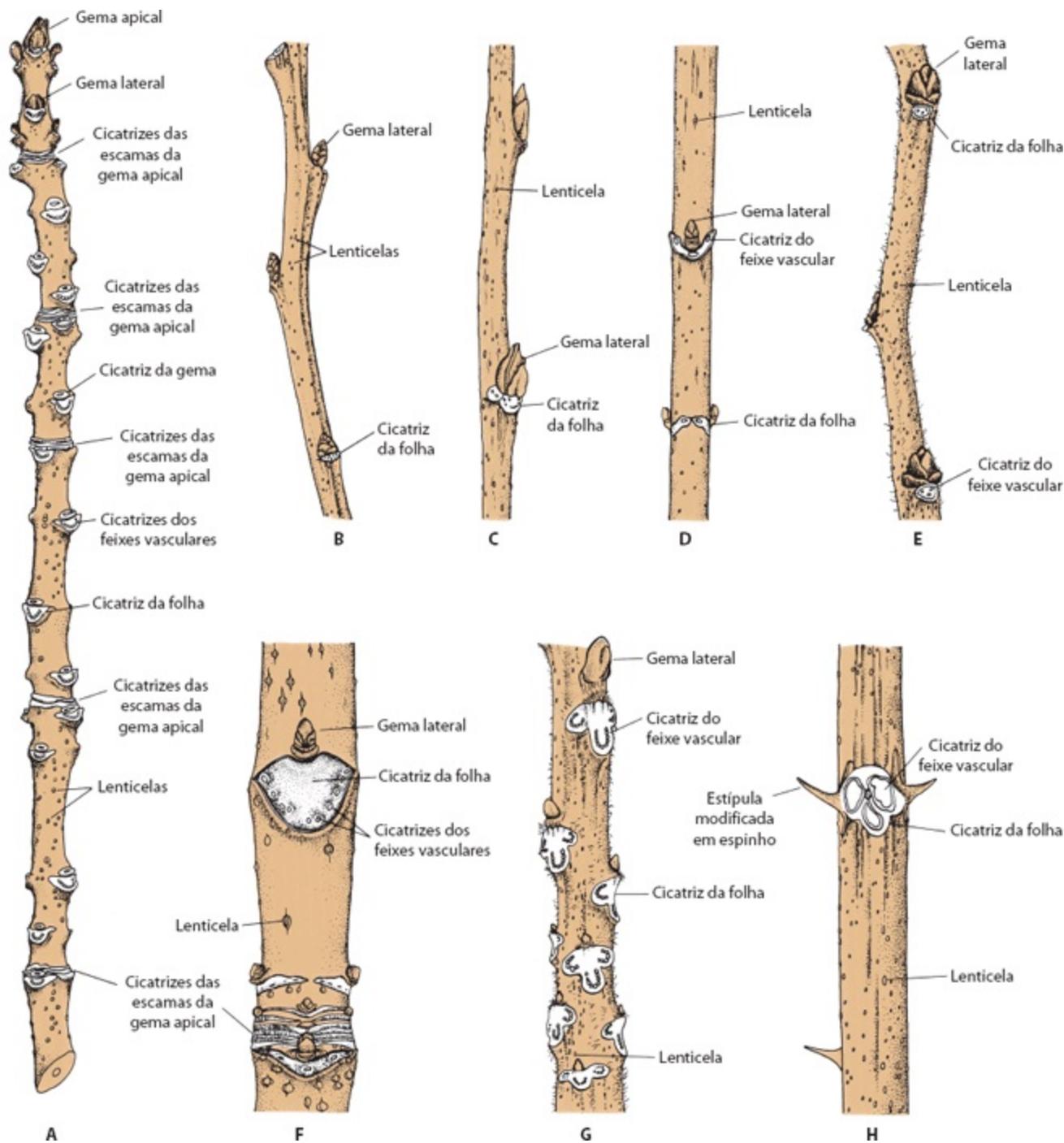
Na maioria das raízes e dos caules, muito pouco floema secundário está mesmo envolvido na condução de substâncias nutritivas. Em muitas espécies, somente o incremento de crescimento do ano corrente, ou anel de crescimento, de floema secundário, é ativo no transporte de alimento a longa distância pelo caule. Isso ocorre porque os elementos crivados vivem pouco (ver Capítulo 23), e a maioria deles morre ao final do mesmo ano em que eles derivaram do câmbio vascular. Em algumas plantas como robínia-comum (*Robinia pseudoacacia*), os elementos crivados colapsam e são esmagados logo depois de sua morte (Figuras 26.14 e 26.15).



26.14 Casca do caule de robínia-comum (*Robinia pseudoacacia*). A casca consiste majoritariamente em floema não condutor, como é visível nessa seção transversal.



26.15 Floema secundário do caule de robínia-comum (*Robinia pseudoacacia*). A seção transversal mostra principalmente o floema condutor. Os tubos crivados (indicados por setas) do floema não condutor colapsaram.



26.16 Características externas dos caules lenhosos. Um exame dos ramos de plantas decíduas revela muitas características importantes da estrutura e do desenvolvimento do caule. As estruturas mais evidentes dos ramos são as gemas. As gemas ocorrem no ápice – gemas apicais – e na axila das folhas – gemas laterais ou axilares dos ramos. Além destas, gemas acessórias são encontradas em algumas espécies. As gemas acessórias, comumente ocorrendo aos pares, localizam-se uma em cada lado de uma gema lateral. Em algumas espécies, as gemas acessórias não se desenvolvem se a gema lateral correspondente apresenta desenvolvimento normal. Em outras, as gemas acessórias formam flores e as laterais formam os ramos e suas folhas.

Após a queda das folhas, abaixo das gemas laterais, podem ser vistas as marcas dos feixes na cicatriz da folha. A camada protetora da zona de abscisão produz a cicatriz da folha. As cicatrizes dos feixes são as diversas terminações de feixes vasculares que se estendem dos traços foliares em direção ao pecíolo da folha, antes da abscisão.

Grupos de cicatrizes das escamas da gema apical revelam a localização das gemas apicais prévias, e, até que sejam ocultados pelo crescimento secundário, esses grupos de cicatrizes podem ser usados para determinar a idade de partes do caule. A porção do caule entre dois grupos de cicatrizes corresponde a 1 ano de crescimento. As lenticelas aparecem como áreas levemente protuberantes no caule.

A.Freixo (*Fraxinus pennsylvanica* var. *subintegerrima*). **B.** Carvalho-branco (*Quercus alba*). **C.** Tília (*Tilia americana*). **D.** Ácer (*Acer negundo*). **E.** Elmo americano (*Ulmus americana*). **F.** Castanheira-da-índia (*Aesculus hippocastanum*). **G.** Nogueira (*Juglans cinerea*). **H.** Robíniacomum (*Robinia pseudoacacia*).



A



B



C



D

26.17 Casca de quatro espécies de árvores. **A.**Casca fina e descamante da bétula (*Betula papyrifera*). As linhas horizontais na superfície da casca são lenticelas. **B.**Casca “fibrosa” de cária (*Carya ovata*). **C.**Casca escamosa do plátano-americano (*Platanus occidentalis*). **D.**Casca profundamente sulcada do carvalho-negro (*Quercus velutina*).

A parte da casca interna que contém elementos crivados vivos e funcionais e está ativamente envolvida no transporte de substâncias nutritivas é denominada *floema condutor*. Embora os elementos crivados localizados externamente ao floema condutor estejam mortos, as células parenquimáticas do floema (parênquima axial) e as células parenquimáticas dos raios podem permanecer vivas e continuar a funcionar como células de armazenagem por muitos anos. Essa parte da casca interna é conhecida como *floema não condutor* (Figuras 26.14 e 26.15). Somente a casca

externa é composta inteiramente de tecido morto (Figura 26.13).



26.18 Coleta da cortiça. Usando adequadamente um machado, um trabalhador qualificado retira uma espessa camada de cortiça do carvalho-corticeiro (*Quercus suber*) na floresta de Portugal. Essa coleta sustentável e de baixo impacto, que está sendo ameaçada pela crescente utilização de rolhas de plástico para o vinho, ajuda a manter um dos mais importantes *habitats* para a vida selvagem na Europa. O valor comercial da cortiça deve-se a sua impermeabilidade a líquidos e gases, bem como a sua resistência, elasticidade e leveza.

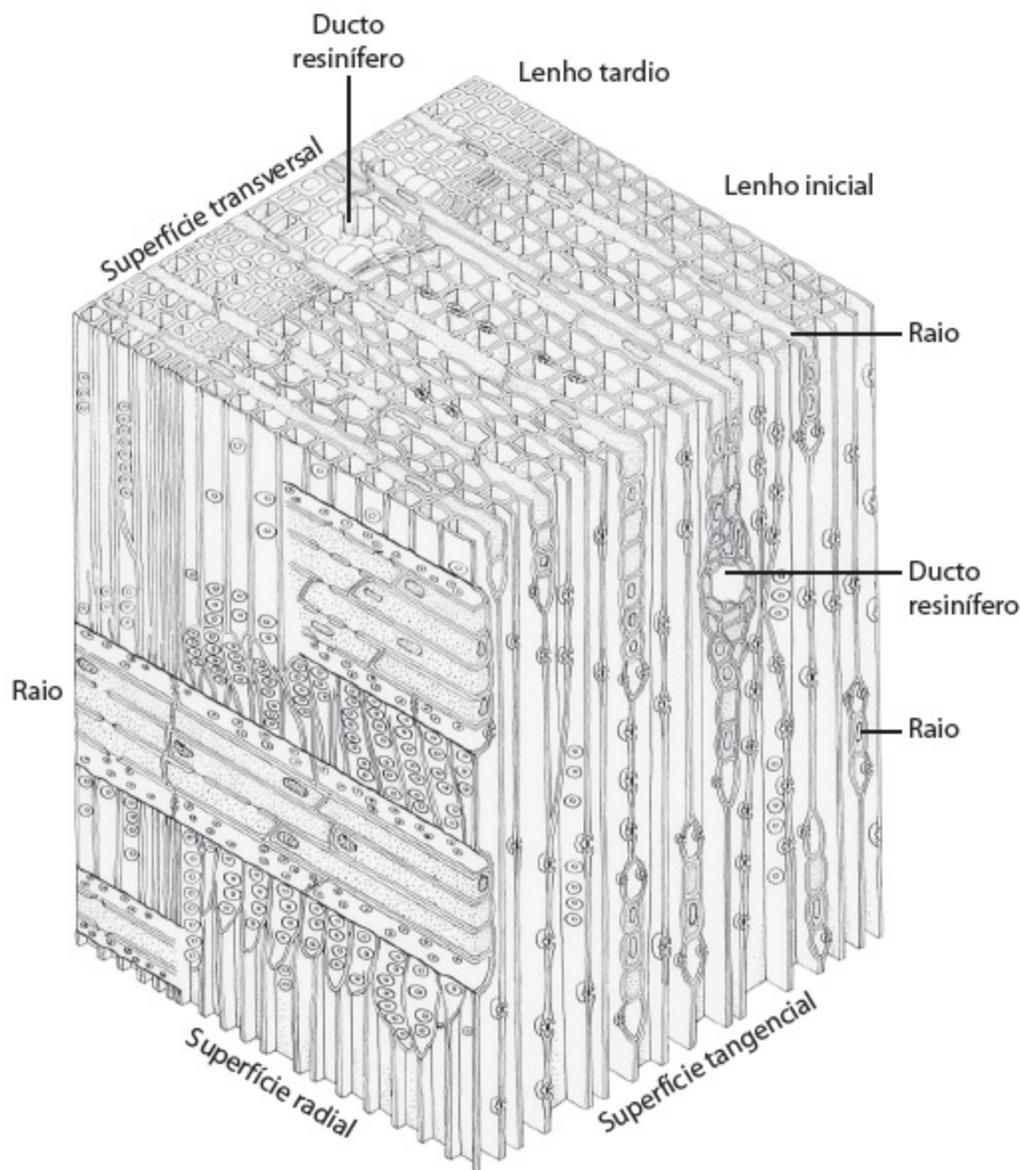
Madeira | Xilema secundário

Apesar do uso de muitos tecidos de plantas como alimentos, no registro histórico nenhum outro tecido individualmente desempenhou um papel tão indispensável na sobrevivência do homem como a *madeira* ou xilema secundário. Entre outras coisas, a madeira foi usada para abrigo; para o fogo,

provendo aquecimento e para cozinhar; para armas, mobília, ferramentas e brinquedos; para a polpa de papel; como meio de transporte na forma de jangada, barcos e rodas. Comumente, as madeiras são classificadas como *hardwood* (madeira de folhosas) e *softwood* (madeira de coníferas)*. Assim, o nome *hardwood* designa as madeiras de angiospermas (magnoliídeas e eudicotiledôneas) e *softwoods* são as madeiras de coníferas. Os dois tipos de madeira apresentam diferenças estruturais básicas, mas os termos *hardwood* e *softwood* não expressam a densidade relativa (massa por unidade de volume) ou dureza da madeira. Por exemplo, uma das madeiras mais leves e macias é a madeira-balsa (*Ochroma lagopus*), uma eudicotiledônea tropical. Diferentemente, as madeiras de algumas coníferas, como a do pinheiro-americano (*Pinus elliottii*), são mais duras que algumas *hardwoods*. Apesar de este capítulo tratar principalmente do crescimento secundário em angiospermas, por motivos práticos serão abordadas coníferas e angiospermas.

As madeiras de coníferas não têm vasos

A estrutura da madeira de coníferas é mais simples que a da maioria das angiospermas. As características principais da madeira de coníferas é a ausência de vasos (ver no Capítulo 23 a discussão sobre elementos traqueais) e sua quantidade relativamente pequena de parênquima axial ou parênquima do lenho. As traqueídes longas e afiladas consistem no tipo celular dominante no sistema axial. Em alguns gêneros, como *Pinus*, as únicas células parenquimáticas do sistema axial são aquelas associadas aos *ductos resiníferos*. Ductos resiníferos são espaços intercelulares, razoavelmente grandes, revestidos por células de parênquima com parede delgada; as células de parênquima secretam resina para dentro do espaço ou lume. Em *Pinus*, os ductos resiníferos ocorrem tanto no sistema axial como nos raios (Figuras 26.19 e 26.20). Pressão e lesões causadas pelo frio e vento podem estimular a formação de ductos resiníferos na madeira de coníferas, levando alguns pesquisadores a sugerir que todos os ductos resultam de traumas. A resina, aparentemente, protege a planta do ataque de fungos apodrecedores e de besouros da casca.



26.19 Xilema secundário do pinheiro-branco (*Pinus strobus*). Com exceção das células de parênquima associadas aos ductos resiníferos, o sistema axial desta conífera consiste inteiramente em traqueídes, como mostrado neste diagrama do bloco de madeira. Os raios têm uma célula de largura, exceto aqueles contendo os ductos resiníferos. (Os lenhos inicial e tardio são descritos adiante, no texto.)

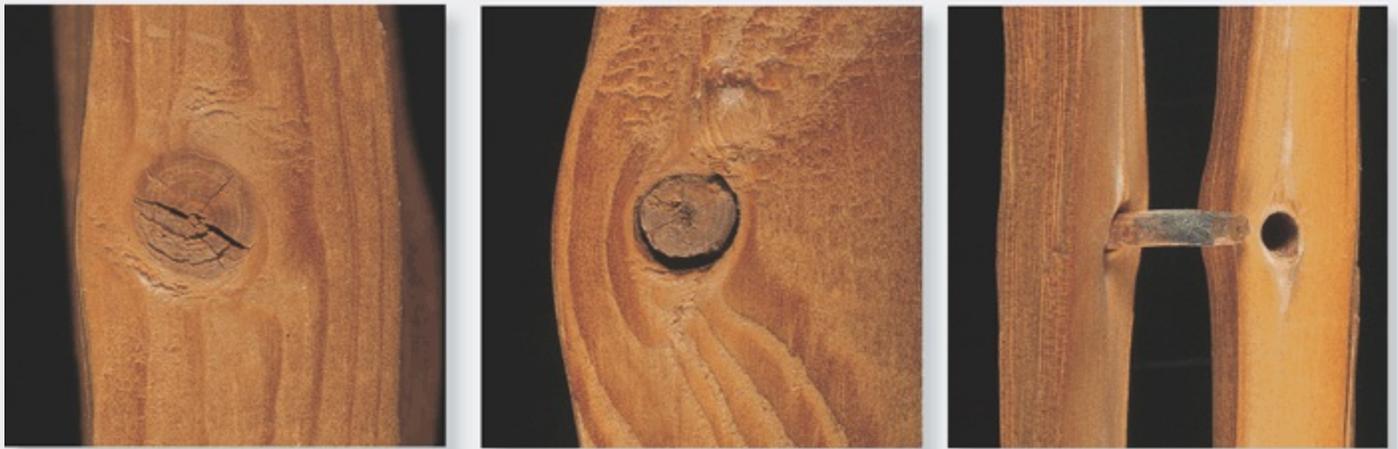
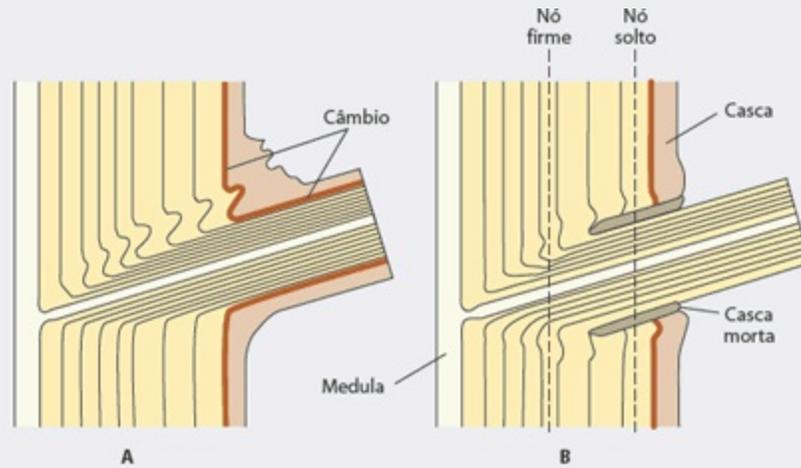
A VERDADE SOBRE OS NÓS

As árvores jovens apresentam tipicamente numerosos ramos, que crescem de seus troncos; entretanto, os ramos estão geralmente ausentes nas porções inferiores dos troncos das árvores mais velhas. Mas o que acontece com os ramos encontrados nos troncos das árvores jovens? Para que se mantenham na árvore, eles são incrustados no tronco em crescimento, formando os nós.

Os ramos são originados de gemas e, desde que estejam vivos, sofrem um crescimento periódico em comprimento e espessura, assim como o tronco no qual se encontram inseridos. O câmbio vascular do ramo vivo é contínuo com aquele do tronco. Assim, durante os períodos de atividade cambial, novo lenho é adicionado em camadas contínuas sobre o ramo e o tronco, fixando bem o nó no lenho do tronco (**A**). Tais nós são denominados nós firmes (**C**). Eles permanecerão no seu lugar se o tronco for cortado.

Quando um ramo morre, ele cessa seu crescimento e gradualmente vai sendo englobado, com casca e tudo, no lenho do tronco, que continua crescendo. Como o seu câmbio não é mais ativo, desse ponto em diante, o ramo perde a continuidade com o tronco

(B). O ramo morto pode perder sua casca, mas se permanecer no tronco, ele será englobado pelo lenho e continuará como um nó. Tais nós, conhecidos como nós soltos ou frouxos, podem ser retirados do tronco quando este for cortado, (D) e (E). Algumas vezes, modificações no lenho dos ramos mortos levam à formação de substâncias, as quais tornam os nós extremamente duros, e a madeira torna-se difícil de trabalhar com ferramentas manuais. Por outro lado, as madeiras com nós proeminentes, como o pinheiro-de-nó (rádica), são valorizadas por suas qualidades decorativas.



C

D

E

Seções radiais de madeira com nós. A. Tronco com nó firme. O câmbio e os anéis de crescimento são contínuos entre a madeira e o nó. B. Vista do tronco após a morte de um galho. A linha tracejada à esquerda estende-se através da região do nó firme. A linha tracejada à direita estende-se através da região do nó solto.

Porções diferentes do mesmo nó da madeira do pinheiro-branco (*Pinus strobus*): (C) nó firme; (D) nó solto; (E) nó solto removido do galho.

As traqueídes das coníferas são caracterizadas por pontoações grandes, circulares e areoladas em suas paredes radiais. As pontoações são mais abundantes nas terminações das células, onde as traqueídes se sobrepõem a outras traqueídes (Figuras 26.19 a 26.21). As pontoações pareadas, conhecidas como par de pontoações (Capítulo 3) e que se encontram entre as traqueídes de coníferas, são caracterizadas pela presença do *toro*, uma parte central dilatada da membrana da pontoação (Figura 26.22) que consiste, principalmente, em lamela mediana e duas paredes primárias. O toro é levemente maior que a abertura ou poro na aréola da pontoação (Figura 26.21). A membrana da pontoação areolada é flexível, e em determinadas condições o toro pode bloquear uma das aberturas e prevenir o movimento de água ou gases através do par de pontoações. Embora por muito tempo se tenha pensado que ocorressem apenas em certas gimnospermas, os toros foram relatados em par de

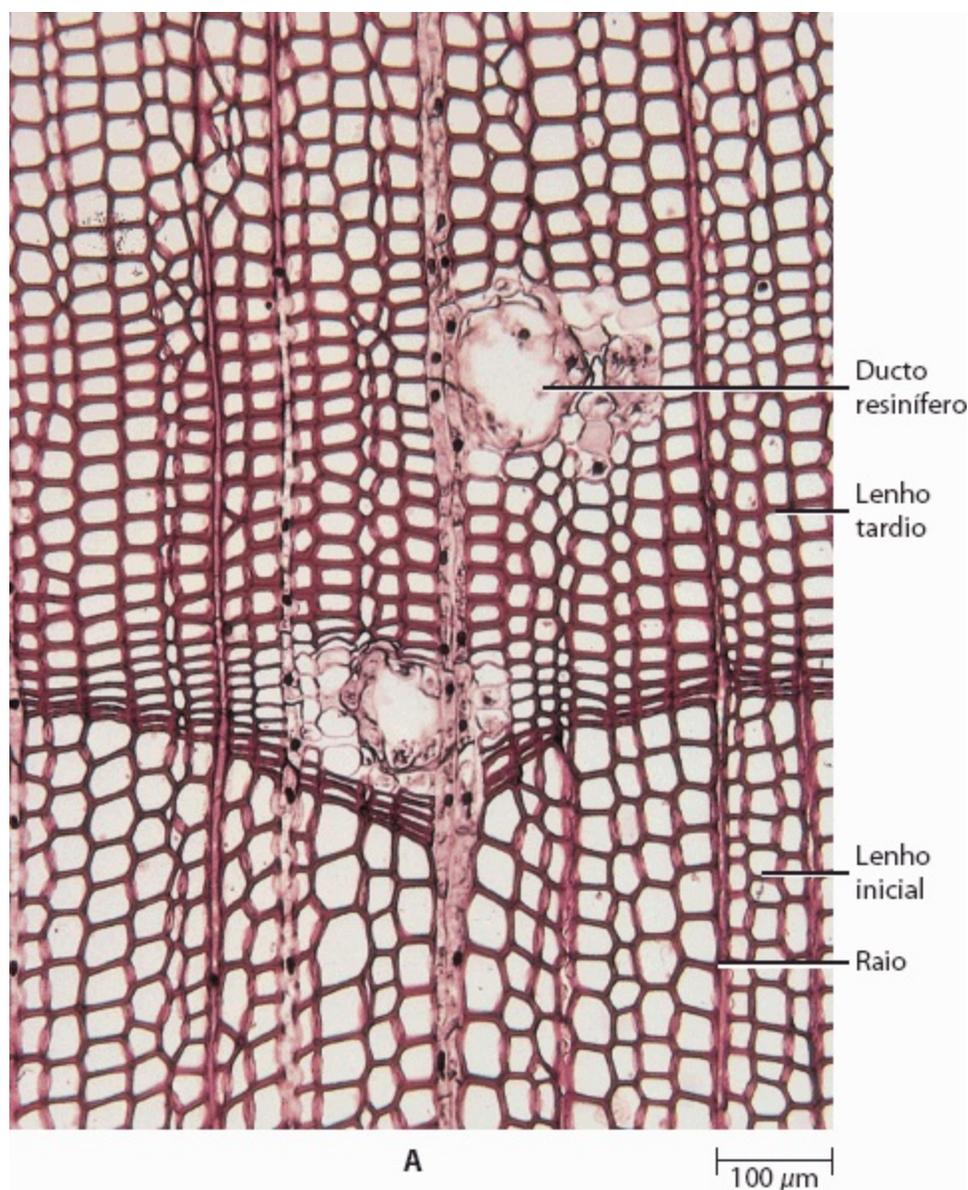
pontoações areoladas de traqueídes e de elementos de vaso em vários gêneros de eudicotiledôneas.

A Figura 26.19 é um diagrama tridimensional da madeira de *Pinus strobus* (pinheiro-branco), baseada em três seções mostradas na Figura 26.20. Em seções transversais, que são feitas em ângulo reto em relação ao eixo maior da raiz ou do caule, as traqueídes aparecem angulares ou quadrangulares, e os raios podem ser vistos estendendo-se pela madeira (Figura 26.20A). Há dois tipos de seções longitudinais – radiais e tangenciais. As seções radiais são feitas ao longo de um raio e paralelas aos raios, e, nestas seções, os raios aparecem como fileiras de células orientadas em ângulo reto em relação às traqueídes alongadas verticalmente do sistema axial (Figuras 26.20B e 26.21D). As seções tangenciais são feitas em ângulo reto em relação aos raios e revelam a largura e a altura destes raios. Em *Pinus*, os raios têm apenas uma célula de largura, exceto aqueles contendo ductos resiníferos (Figura 26.20C), e são 1 a 15 ou mais células de altura. Detalhes de *Pinus strobus* são mostrados na Figura 26.21.

As madeiras de angiospermas tipicamente contêm vasos

A estrutura da madeira em angiospermas é muito mais variada do que a de coníferas devido, em parte, ao maior número de tipos celulares no sistema axial, incluindo os elementos de vaso, as traqueídes, muitos tipos de fibras e as células de parênquima (Figuras 26.23 e 26.25; ver também Figura 23.12). A presença de elementos de vaso, em particular, distingue a madeira de angiosperma da de conífera, com apenas algumas exceções.

Os raios da madeira das angiospermas variam de uma a muitas células de largura e de uma a centenas de células de altura, e assim são consideravelmente maiores que aqueles das madeiras de coníferas. Em algumas madeiras de angiospermas, como o carvalho-vermelho (*Quercus rubra*), os raios largos podem ser vistos a olho nu (ver Figura 26.12). Os raios largos da madeira do carvalho-vermelho ilustrados na Figura 26.24C têm 12 a 30 células de largura e centenas de células de altura. Além dos raios largos, o carvalho apresenta numerosos raios com apenas uma célula de largura. Nessa espécie, os raios compõem, em média, 21% do volume da madeira. Ao todo, os raios das madeiras *hardwood* equivalem em média a 17% do volume da madeira, enquanto a média para coníferas é de cerca de 8%.



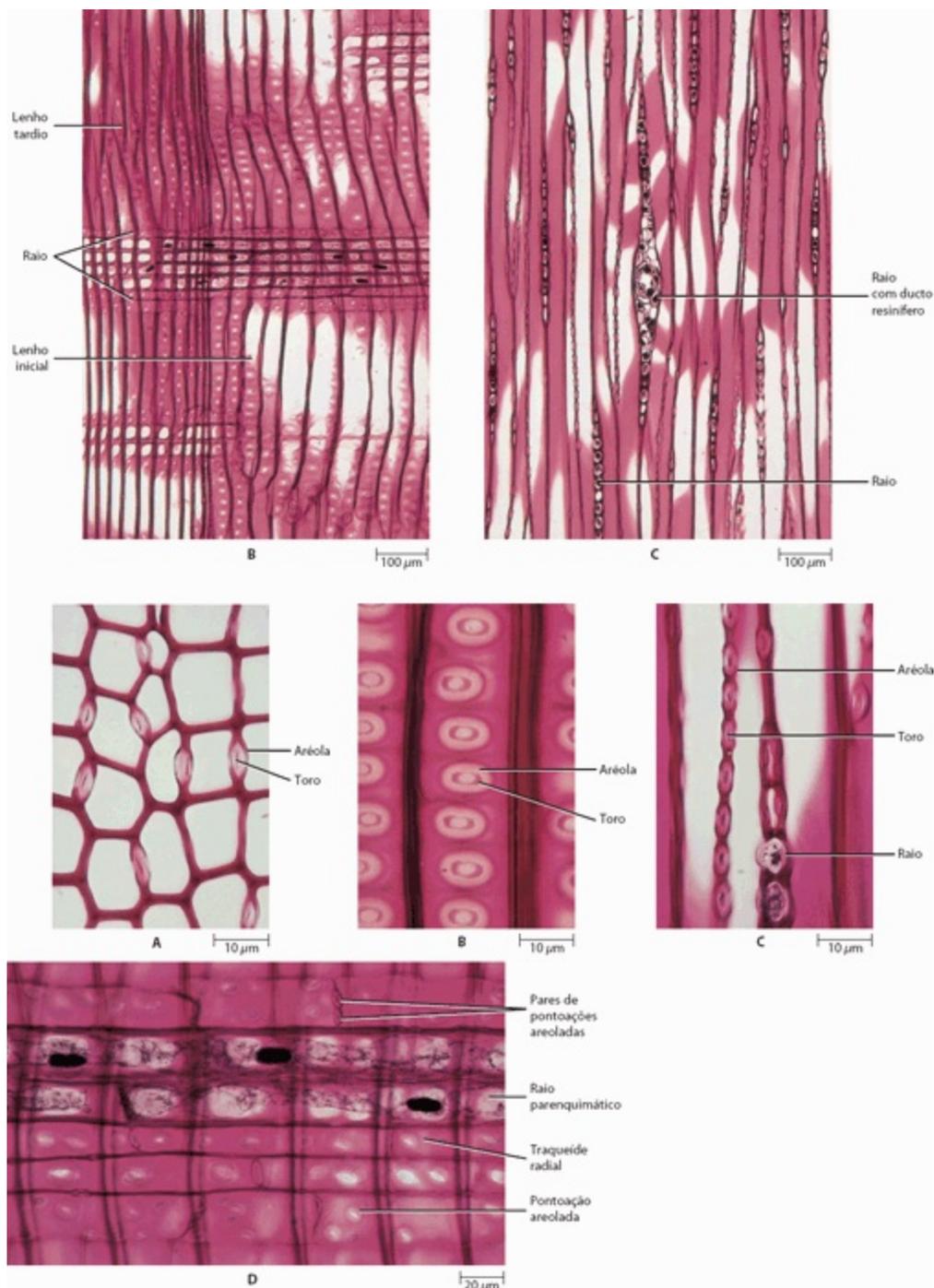
26.20 Madeira do pinheiro-branco (*Pinus strobus*). A madeira dessa conífera é mostrada em (A) seção transversal e, na próxima página, (B) seção radial e (C) seção tangencial. (O pinheiro-branco tem massa específica de 0,34; ver mais adiante.)

Como em madeiras de coníferas, as seções transversais da madeira de angiospermas revelam fileiras de células radiais, tanto no sistema radial como no sistema axial, derivadas das iniciais cambiais (Figuras 26.23 e 26.24A). As fileiras podem não estar tão ordenadas como em madeiras de coníferas, pois a dilatação dos vasos e o alongamento das fibras tendem a empurrar muitas células para fora de sua posição. O deslocamento dos raios por elementos de vaso é particularmente evidente em seções transversais do carvalho-vermelho, como mostrado pelos raios ondulados à esquerda dos vasos, na Figura 26.24A.

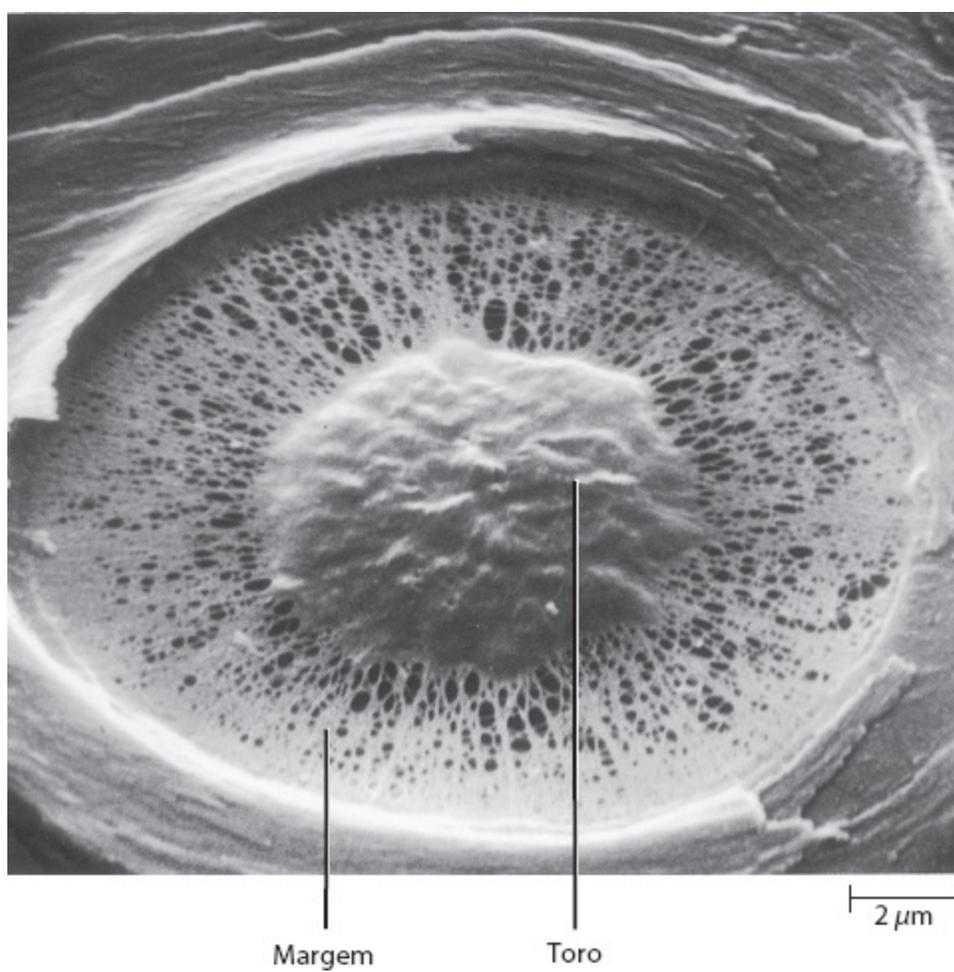
Os anéis de crescimento resultam da atividade periódica do câmbio vascular

A atividade periódica do câmbio vascular, a qual é sazonalmente relacionada em zonas temperadas, produz incrementos de crescimento, ou *anéis de crescimento*, tanto no xilema secundário como no floema secundário (no floema os incrementos não são sempre claramente discerníveis). Se uma camada de crescimento representa um crescimento de uma estação, esta é chamada *anel anual* (Figura 26.26). Mudanças abruptas da disponibilidade de água ou outros fatores ambientais podem

ser responsáveis pela produção de mais de um anel de crescimento em um dado ano; tais anéis são chamados *falsos anéis anuais*. Assim, a idade de uma determinada porção de um caule lenhoso antigo pode ser estimada pela contagem dos anéis de crescimento, mas a estimativa pode ser imprecisa se falsos anéis estiverem incluídos. Em árvores que exibem atividade cambial contínua, como muitas florestas tropicais pluviais, os anéis de crescimento podem estar inteiramente ausentes. Portanto, é difícil avaliar a sua idade com base na análise de sua madeira.



26.21 Detalhes da madeira do pinheiro-branco (*Pinus strobus*). **A.** Seção transversal, mostrando par de pontoações areoladas nas paredes radiais de traqueídes. **B.** Seção radial, mostrando par de pontoações areoladas em vista frontal. **C.** Seção tangencial, mostrando par de pontoações areoladas em traqueídes. **D.** Seção radial, mostrando um raio. O raio de pinheiros e de outras coníferas é constituído por traqueídes radiais e células do parênquima do raio. Em (D), as traqueídes radiais ocorrem no topo e na base do raio e o parênquima radial, no meio. Observe as pontoações areoladas das traqueídes radiais. Acima do parênquima radial estão dois pares de pontoações areoladas.



26.22 Membrana da pontoação de um par de pontoações areoladas da traqueíde do pinheiro-branco (*Pinus strobus*). A parte espessada da membrana é o toro, que é impermeável à água. Como visto nesta micrografia eletrônica de varredura, a parte da membrana que circunda o toro, chamada margem, é muito porosa, permitindo o movimento de água e íons de traqueíde para traqueíde.

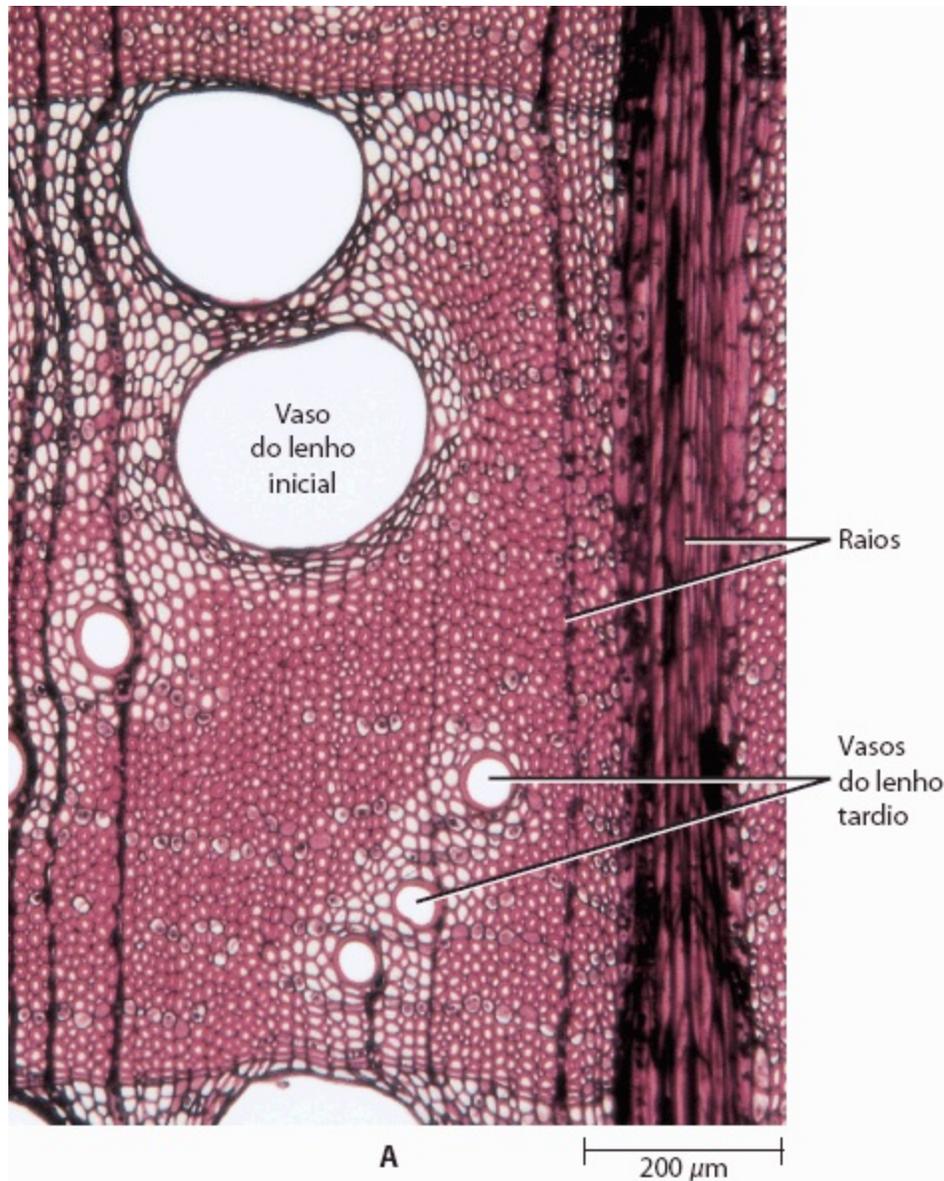


A | 500 μm



B | 500 μm

26.23 Camadas de crescimento da madeira, em seções transversais. **A.** Carvalho-vermelho (*Quercus rubra*). Os vasos grandes da madeira com anel poroso, como no carvalho-vermelho, são observados no lenho inicial. As linhas verticais escuras são os raios. **B.** Tulipeiro (*Liriodendron tulipifera*), uma madeira com porosidade difusa.

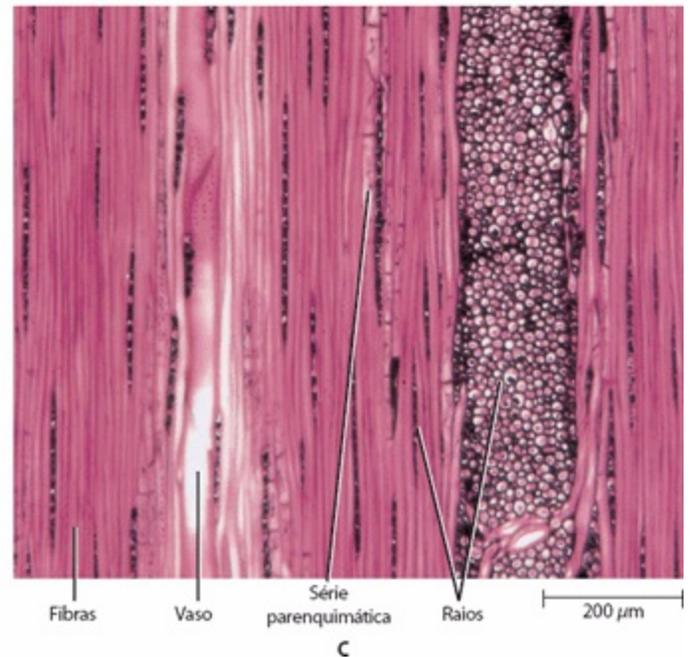
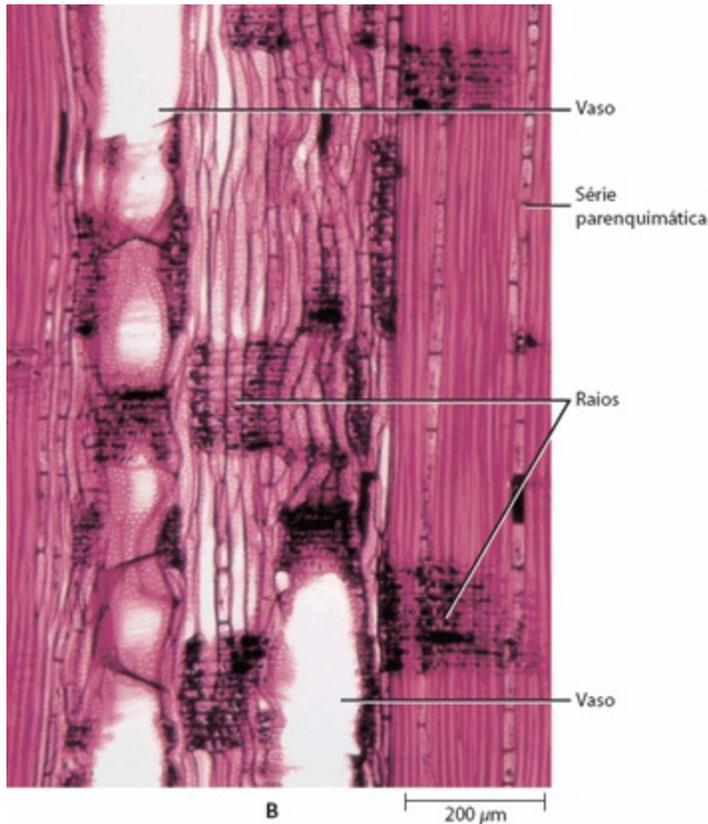


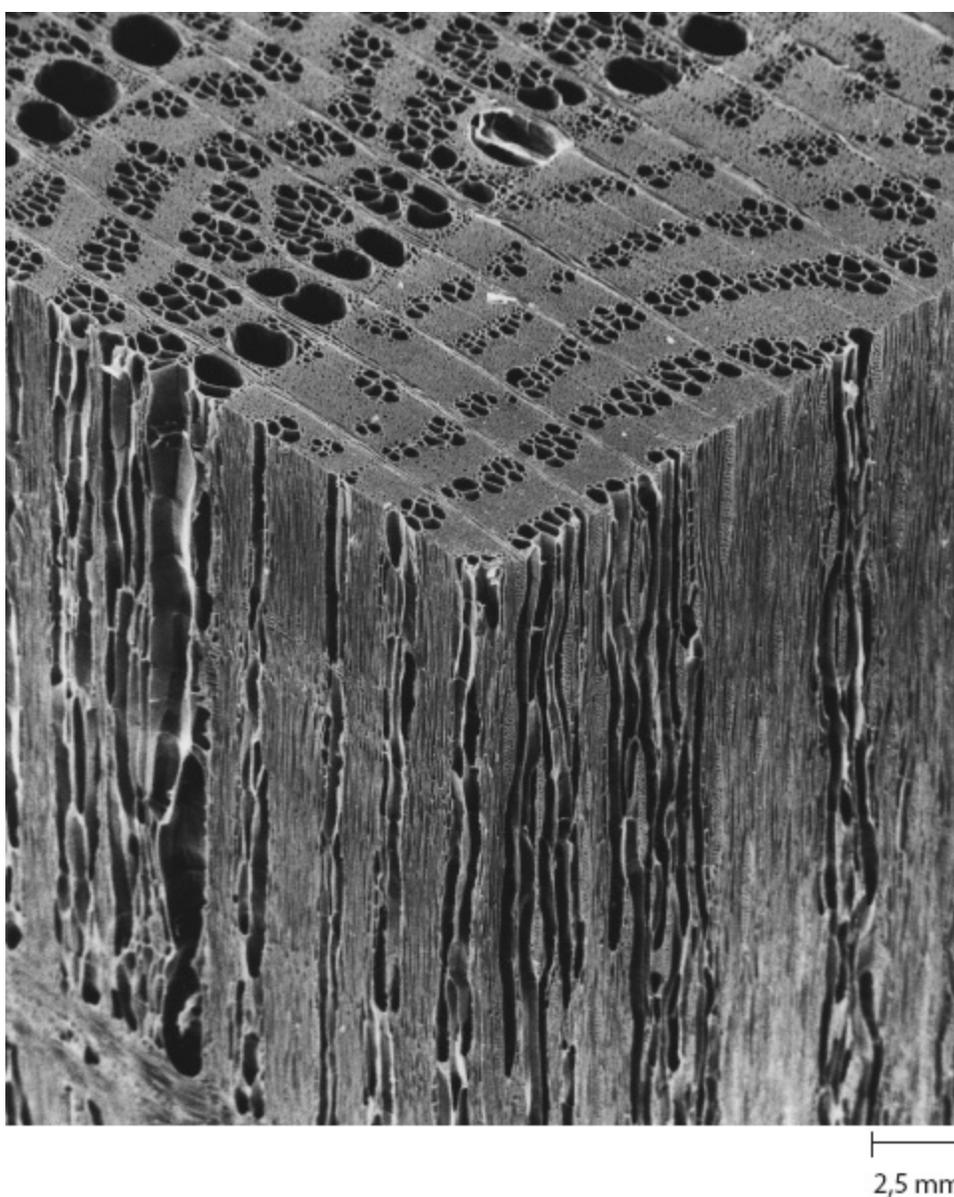
26.24 Madeira do carvalho-vermelho (*Quercus rubra*). A madeira é mostrada em seções (**A**) transversal e, na próxima página, (**B**) radial e (**C**) tangencial. (A madeira do carvalho-vermelho tem massa específica de 0,57.)

A largura dos anéis individuais pode variar enormemente de ano para ano em função de fatores ambientais como luz, temperatura, precipitação pluvial, disponibilidade hídrica do solo e comprimento da estação de crescimento. A largura dos anéis é um índice muito preciso da precipitação pluvial de um dado ano. Sob condições favoráveis – isto é, durante períodos de chuva adequada ou abundante – os anéis de crescimento são largos; sob condições desfavoráveis eles são estreitos.

Em regiões semiáridas, onde há pouca chuva, a árvore atua como um medidor sensível. Um excelente exemplo é o do *Pinus longaeva* do oeste da Great Basin (EUA) (Figura 26.27). Cada anel de crescimento é diferente, e o estudo dos anéis conta a história que remete a milhares de anos no passado. O mais antigo espécime de *Pinus longaeva* conhecido tem 4.845 anos de idade. Os dendrocronologistas – cientistas que desenvolvem pesquisas históricas estudando os anéis de

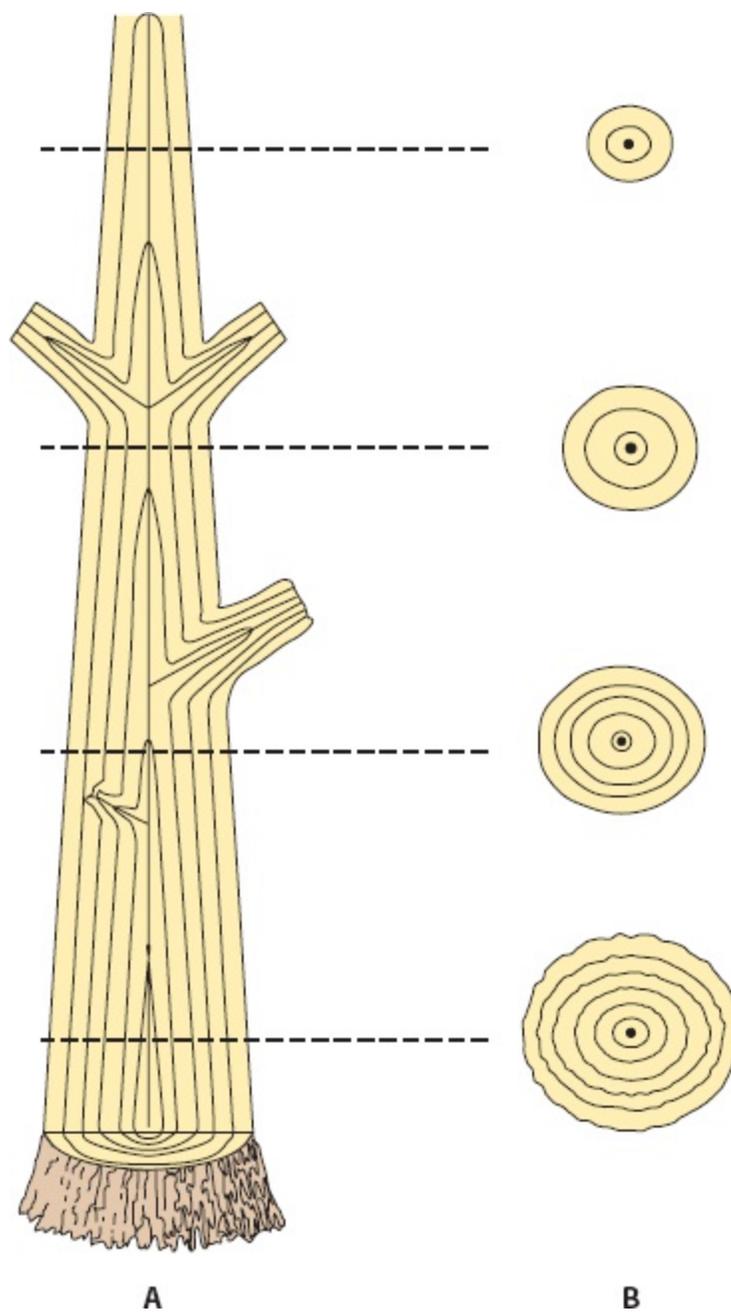
crescimento das árvores – foram capazes de verificar a correspondência entre as amostras de árvores vivas e mortas, e dessa maneira eles construíram uma série contínua de anéis, que remontam a mais de 8.200 anos. A largura dos anéis de crescimento de *Pinus longaeva* de altitudes elevadas (limite superior da “linha de árvores”) também se mostrou relacionada com mudanças de temperatura, as quais afetam intensamente a duração da estação de crescimento, em climas alpinos. Um registro da largura média dos anéis nessas árvores oferece um valioso guia para as temperaturas e as condições climáticas do passado. Por exemplo, nas White Mountains da Califórnia (EUA), os verões foram relativamente quentes de 3500 até 1300 a.C., e a “linha de árvores” estava cerca de 150 m acima do nível atual. Os verões foram frios de 1300 até 200 a.C.





26.25 Bloco de madeira do elmo (*Ulmus americana*), mostrando suas três superfícies. Pela comparação com as Figuras 26.19, 26.23 e 26.24, pode-se identificar cada face ou superfície mostrada na micrografia eletrônica de varredura. É uma madeira com anel semiporoso, com os vasos do lenho tardio dispostos em linhas onduladas, uma feição característica dos elmos. Identifique os vasos do lenho inicial e do lenho tardio e os raios nas três faces. A porção densa da madeira é composta principalmente de fibras. Células de parênquima axial também estão presentes, mas não são distintas nesta ampliação. (A madeira do elmo tem massa específica de 0,46.)

A base estrutural para a visibilidade das camadas de crescimento em madeiras é a diferença entre a densidade da madeira produzida no início da estação de crescimento e a daquela produzida mais tarde (Figuras 26.20, 26.23 e 26.24). O *lenho inicial* é menos denso (com células mais largas e paredes proporcionalmente mais finas) que o *lenho tardio* (com células mais estreitas e paredes proporcionalmente mais espessas). Em uma dada camada de crescimento, a mudança de lenho inicial para o lenho tardio pode ser muito gradual e quase imperceptível. Entretanto, quando o lenho tardio tange o lenho inicial da camada de crescimento seguinte, a mudança é abrupta e, assim, claramente discernível.



A

B

26.26 Anéis anuais. Cada anel anual geralmente representa 1 ano de incremento no crescimento. O número de anéis varia com a distância acima do chão, sendo que a parte mais velha do tronco ocorre ao nível do chão. **A.** Diagrama de uma seção longitudinal mediana de um tronco de árvore e **(B)** seções transversais tiradas em quatro diferentes níveis. Uma vez iniciado o crescimento secundário em uma porção do caule (ou raiz), essa porção não mais cresce em comprimento.

Em algumas angiospermas, as diferenças de tamanho dos vasos ou poros no lenho inicial e no tardio são muito demarcadas. Nessas árvores, os poros (vasos) do lenho inicial são distintamente maiores que aqueles do lenho tardio. Essas madeiras são chamadas madeiras com *porosidade em anel* (Figuras 26.23A a 26.24A). Em outras madeiras de angiospermas, os poros são uniformes em sua distribuição e tamanho por toda a camada de crescimento. Essas são chamadas madeiras de *porosidade difusa* (Figura 26.23B). Em madeiras com porosidade em anel, a maior parte da água é conduzida na camada de crescimento mais externa, em velocidades cerca de 10 vezes maiores que nas madeiras de porosidade difusa.

O albarno conduz e o cerne não conduz

À medida que a madeira envelhece, ela gradualmente se torna não funcional em condução e armazenamento. Antes que isso aconteça, entretanto, a madeira frequentemente sofre mudanças visíveis que envolvem a perda de reservas nutritivas e impregnação da madeira por várias substâncias (como óleos, gomas, resinas e taninos), que a tingem e algumas vezes a tornam aromática. Essa madeira frequentemente mais escura e não condutora é chamada *cerne*, enquanto a madeira geralmente mais clara e condutora é chamada *alburno* (ver Figura 26.12). O alburno, por definição, é a parte da madeira de uma árvore viva que possui células vivas e substâncias de reserva. Ele pode ser ou não inteiramente funcional na condução de água. A formação do cerne é entendida como um processo que permite à planta remover quaisquer metabólitos secundários de regiões de crescimento que podem ser inibitórios ou mesmo tóxicos para as células vivas. A acumulação dessas substâncias no cerne resulta na morte das células vivas da madeira.

A proporção entre alburno e cerne, e o grau de diferença visível entre eles, varia bastante de espécie para espécie. Algumas árvores como o bordo (*Acer*), a bétula (*Betula*) e o freixo (*Fraxinus*) têm alburno espesso; outras como a robínia-comum (*Robinia*), a catalpa (*Catalpa*) e o teixo (*Taxus*) têm alburno estreito. Outras árvores, ainda, como os choupos (*Populus*), os salgueiros (*Salix*) e os abetos (*Abies*), não apresentam separação clara entre alburno e cerne.

Em muitas madeiras, tilos são formados nos vasos quando eles ficam sem função (Figura 26.28). Os *tilos* são projeções globoides das células dos raios ou do parênquima axial que penetram pelas cavidades das pontoações da parede dos vasos. Eles podem bloquear completamente os vasos. Os tilos também são induzidos em resposta a patógenos e podem servir como um mecanismo defensivo por inibir sua expansão na planta pelo xilema.

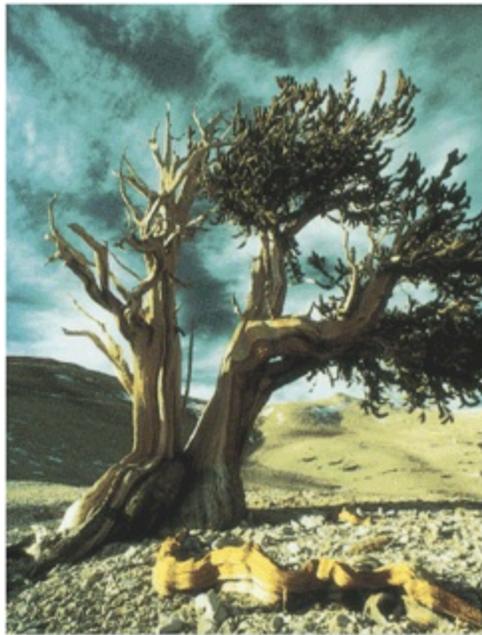
O lenho de reação se desenvolve em troncos e ramos inclinados

A formação do *lenho de reação* é uma resposta morfogenética de um ramo ou caule inclinado para contrapor a força da gravidade. Em coníferas, o lenho de reação se desenvolve na parte inferior da parte inclinada e é chamado *lenho de compressão*. Em angiospermas ele se desenvolve na parte superior e é chamado *lenho de tensão*.

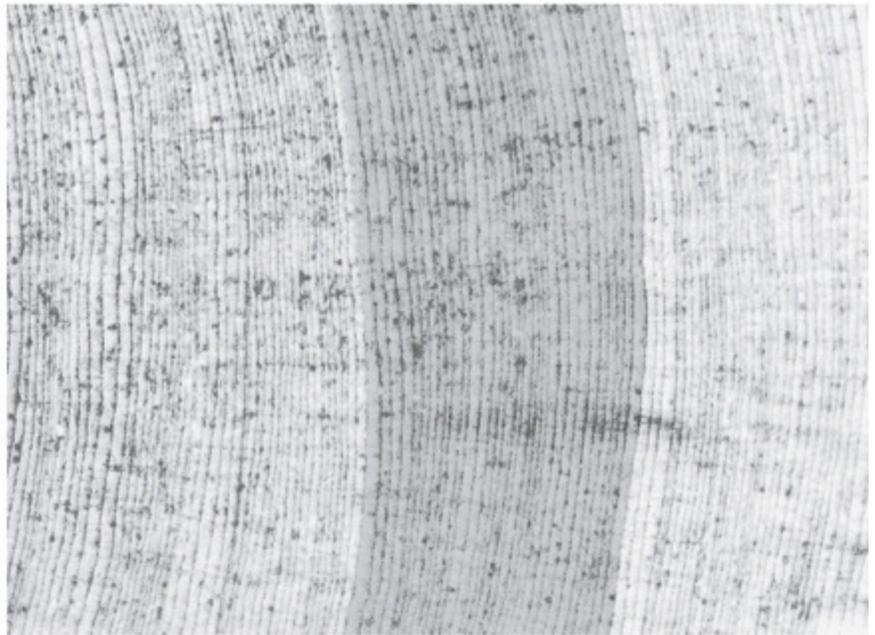
O lenho de compressão é formado pela atividade cambial aumentada no lado curvado do caule, que resulta na formação de anéis de crescimento excêntricos. As porções dos anéis de crescimento localizadas na parte inferior são geralmente muito mais largas que aquelas localizadas na parte superior (Figura 26.29). Assim sendo, a produção do lenho de compressão oferece sustentação pela expansão e por empurrar o tronco ou ramo para cima. O lenho de compressão tem mais lignina e menos celulose que a madeira normal, e sua contração linear durante a secagem é, em geral, 10 vezes maior que a da madeira normal. (A madeira normal geralmente se contrai no sentido das fibras, isto é, no sentido axial não mais que 0,1 ou 0,3%.) A diferença relativa da contração axial entre a porção normal e a de compressão de uma tábua durante a secagem frequentemente causa o seu empenamento ou torção. Esse tipo de madeira é praticamente inútil, exceto para lenha.

O lenho de tensão é produzido pela atividade aumentada do câmbio vascular na parte superior do caule e, como no caso do lenho de compressão, é reconhecido pela presença de anéis de crescimento excêntricos. Para fortalecer o caule, o lenho de tensão deve exercer um estiramento; por isso, o nome “lenho de tensão”. A identificação positiva do lenho de tensão requer exame microscópico de cortes de madeira. Anatomicamente, a principal característica distintiva é a presença de fibras gelatinosas, que são identificadas pela presença da chamada camada gelatinosa. A camada interna da parede

secundária pode ser distinguida da(s) camada(s) externa(s) desta parede secundária pelo seu grande conteúdo de celulose e ausência de lignina. A contração axial do lenho de tensão raramente excede 1%, porém as tábuas que o contêm deformam-se durante a secagem. Quando troncos com lenho de tensão são serrados verdes, o lenho de tensão se rompe em feixes e fibras, conferindo uma aparência felpuda às tábuas.



A

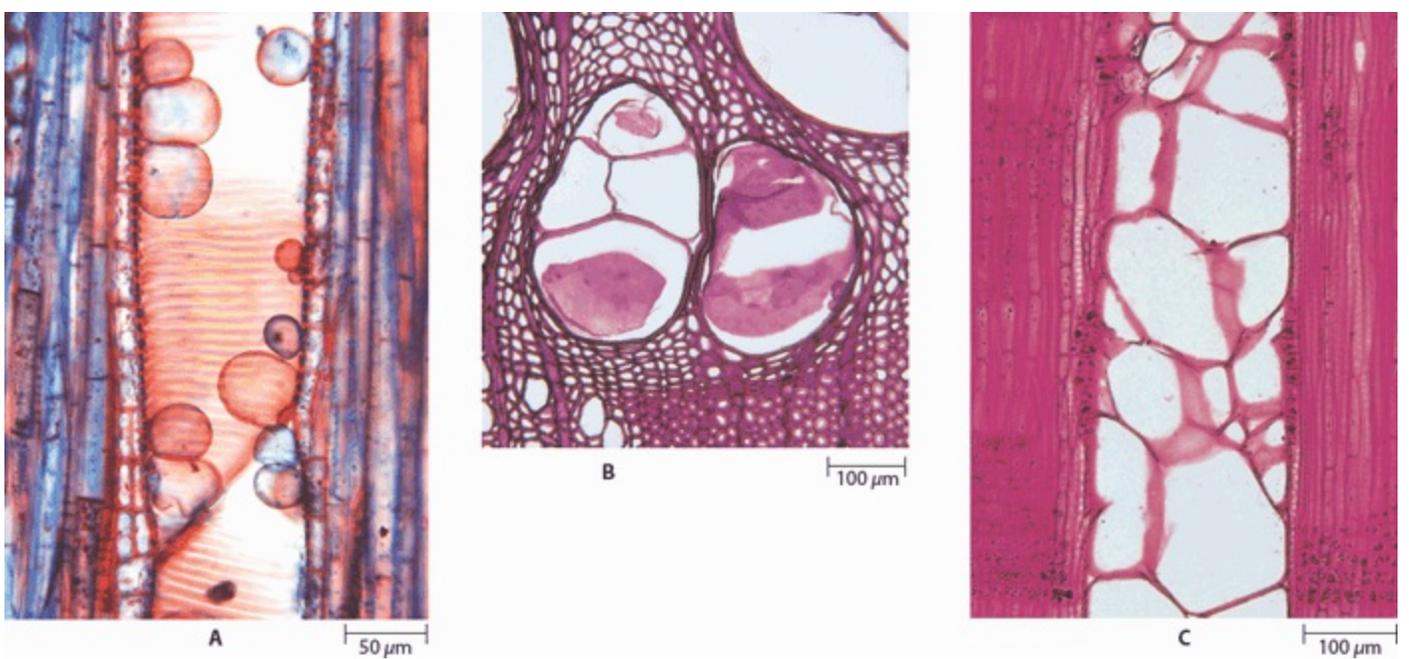


B

500 μm

26.27 *Pinus longaeva*. **A.** A figura mostra os pinheiros (*Pinus longaeva*) crescendo nas White Mountains do leste da Califórnia (EUA), próximo ao *timberline**, consideradas como as árvores vivas mais velhas do mundo; uma árvore atingiu 4.845 anos. **B.** Seção transversal de *Pinus longaeva*, mostrando a variação de largura dos anéis anuais. Este disco de madeira, do qual apenas uma parte é mostrada, começou há, aproximadamente, 6.260 anos; a faixa de anéis escurecida representa os 30 anos de 4240 a.C. a 4210 a.C. O padrão de sobreposição de anéis em árvores mortas permitiu determinar a precipitação relativa no passado, que se estende até 8.200 anos.

Recentemente, clones de espruce (*Picea abies*) foram encontrados na Suécia, crescendo a partir de um rizoma estimado em 9.550 anos. Alguns anos atrás, uma touceira anelar de *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae), aparentemente derivada de uma única semente, teve idade estimada em 12.000 anos. Crescendo no deserto de Mojave, a 241,5 km de Los Angeles (EUA), a touceira foi apelidada de "Clone Rei". Entretanto, o recorde de longevidade pode pertencer a um arbusto conhecido como azevinho-do-rei (*Lomatia tasmanica*, família Proteaceae), que foi descoberto por um grupo de botânicos tasmanianos e estimados por eles em 43.000 anos de idade. (*N.R.T.: *Timberline* é o limite altitudinal ou latitudinal para a ocorrência de espécies arbóreas.)



26.28 Tilos. Os tilos são expansões globoides das células de parênquima que obstruem parcial ou completamente o lume de um vaso. **A.** Seção longitudinal mostrando os tilos fazendo protrusão dentro de um vaso de um caule de videira (*Vitis vinifera*) com fermento. **B.** Seções transversal e **(C)** longitudinal mostrando vasos de carvalho-branco (*Quercus alba*) ocluídos por tilos.



26.29 Lenho de reação em uma conífera. Seção transversal do caule de pinheiro (*Pinus* sp.) mostrando o lenho de compressão com anéis de crescimento mais largos na parte de baixo.

A densidade e a massa específica são bons indicadores da resistência da madeira

A densidade é o indicador individual mais importante da resistência da madeira e pode ser usada para prever características tais como dureza, resistência a aceitar pregos e facilidade do uso de maquinário. As madeiras densas geralmente se contraem e empenam mais que as madeiras leves. As madeiras mais densas oferecem, porém, melhor combustível.

A *massa específica* de uma substância é a razão entre a massa da substância e a massa de igual volume de água. Para o cálculo da massa específica da madeira é usada a massa da madeira seca em estufa:*

$$\text{Massa específica} = \frac{\text{Massa seca da madeira em estufa}}{\text{Massa do volume deslocado de água}}$$

A massa específica da substância sólida da madeira seca (*i. e.*, o material de parede celular seco) de todas as plantas é aproximadamente 1,5. A diferença de massa específica entre as madeiras depende, então, da proporção entre a substância de parede e o lume (espaço delimitado pela parede celular).

As fibras são especialmente importantes na determinação da massa específica. Se as fibras têm paredes espessas e lume estreito, a densidade tende a ser grande. Contrariamente, se as fibras têm paredes finas e lume amplo, ela tende a ser baixa. A presença de muitos vasos com paredes finas também tende a baixar a massa específica.

A *densidade* é expressa como massa por unidade de volume, tanto em libras por pé cúbico (sistema britânico) como em gramas por centímetro cúbico (sistema métrico). A água tem uma densidade de 62,4 lb/pé³ ou 1 g/cm³. A madeira com densidade de 31,2 lb/pé³, ou 0,5 g/cm³, apresenta, então, a metade da densidade da água e massa específica de 0,5. O *Guinness Book of World Records* lista o pau-ferro-preto (*Olea capensis*), da África do Sul, como a madeira mais densa (93 lb/pé³, ou 1,49 g/cm³) e *Aeschynomene hispida*, de Cuba, como a madeira menos densa (2,75 lb/pé³ ou 0,044 g/cm³). Suas massas específicas respectivas são 1,49 e 0,044. A massa específica das madeiras mais usadas comercialmente está entre 0,35 e 0,65.

RESUMO

O crescimento secundário causa aumento da circunferência em caules e raízes

O crescimento secundário, o incremento em circunferência de regiões que não apresentam mais alongamento, ocorre em todas as gimnospermas e na maioria das angiospermas, que não as monocotiledôneas, e envolve a atividade de dois meristemas laterais – o câmbio vascular e o câmbio da casca, ou felogênio. As plantas herbáceas podem apresentar pouco ou nenhum crescimento secundário, enquanto as plantas lenhosas – árvores e arbustos – podem continuar a aumentar em espessura por muitos anos. A Figura 26.30 apresenta um resumo do desenvolvimento do caule de uma planta lenhosa, que se inicia com o meristema apical, finalizando com os tecidos secundários formados durante o primeiro ano de crescimento.

As plantas são frequentemente classificadas de acordo com seu ciclo sazonal de crescimento

As plantas que têm o ciclo inteiro, da semente à planta vegetativa até a planta florida à semente, em uma única estação de crescimento, são chamadas anuais. Em plantas bienais, duas estações são

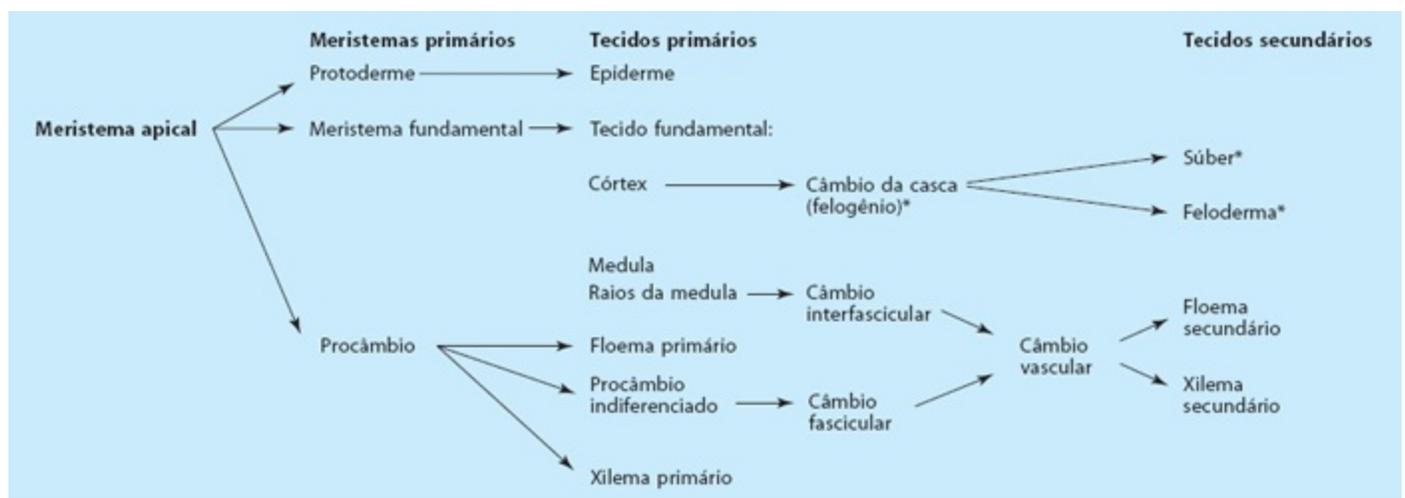
requeridas para o período de germinação da semente até a formação da nova semente. Plantas perenes são aquelas cujas estruturas permanecem vivas ano após ano. Algumas plantas perenes são herbáceas, enquanto outras são lenhosas.

O câmbio vascular contém dois tipos de iniciais: fusiformes e radiais

Por intermédio de divisões periclinais (paralelas à superfície), as iniciais fusiformes dão origem aos componentes do sistema axial, e as iniciais radiais produzem as células do raio, as quais formam os raios vasculares ou sistema radial. O aumento do câmbio em circunferência é acompanhado de divisões anticlinais (perpendiculares à superfície) das iniciais.

O câmbio da casca produz uma cobertura protetora sobre o corpo secundário da planta

O primeiro câmbio da casca (felogênio), na maioria dos caules, origina-se de uma camada de células situadas logo abaixo da epiderme. O felogênio produz súber (felema) para o lado de fora (exterior) e feloderme para o lado de dentro (interior). Juntos, o súber, o felogênio e a feloderme constituem a periderme. Embora a maioria das peridermes seja constituída por células dispostas de maneira compacta, áreas isoladas, denominadas lenticelas, apresentam numerosos espaços intercelulares, desempenhando um importante papel nas trocas gasosas através da periderme.



*O conjunto desses três tecidos constitui a periderme

26.30 Resumo do desenvolvimento do caule de uma angiosperma lenhosa, durante seu primeiro ano de crescimento. (Compare o desenvolvimento do caule com o da raiz, resumido na Figura 24.24.)

A casca é formada por todos os tecidos situados externamente ao câmbio vascular

Nos caules e nas raízes velhas, a maior parte do floema da casca é não condutor. Os elementos crivados têm vida curta, e, em muitas espécies, somente aqueles formados no ano do crescimento vigente são funcionais. Após a formação da primeira periderme, as peridermes subsequentes se originam cada vez mais profundamente na casca, a partir de células parenquimáticas do floema não condutor.

A madeira é o xilema secundário

As madeiras são classificadas como *softwoods* ou *hardwoods*. Todas as denominadas *softwoods* são coníferas, e as chamadas *hardwoods* são angiospermas (magnoliídeas e eudicotiledôneas lenhosas).

As madeiras de coníferas, que são estruturalmente mais simples que as de angiospermas, são constituídas por traqueídes e células parenquimáticas; algumas contêm ductos resiníferos. As madeiras das angiospermas podem conter uma combinação de todos os seguintes tipos de células: elementos de vasos, traqueídes, vários tipos de fibras e células parenquimáticas.

Anéis de crescimento resultam da atividade periódica do câmbio vascular

As camadas de crescimento que correspondem a incrementos de crescimentos anuais são denominadas anéis anuais. A diferença de densidade entre o lenho tardio e o lenho inicial do incremento seguinte torna possível distinguir as camadas de crescimento. A densidade e a massa específica são bons indicadores da resistência da madeira. Em muitas plantas, o cerne não condutor é visivelmente distinto do alburno, o qual é ativamente funcional, ou condutor.

O lenho de reação desenvolve-se em resposta à força da gravidade em um ramo ou caule inclinado

Comumente, o lenho de reação desenvolve-se do lado inferior dos troncos ou dos ramos inclinados de coníferas, e do lado superior de partes similares de angiospermas; sua formação causa fortalecimento do tronco ou ramo. O lenho de reação é denominado lenho de compressão em coníferas e lenho de tensão em angiospermas.

Autoavaliação

1. Faça a distinção entre: sistema axial e sistema radial; câmbio fascicular/câmbio interfascicular; casca interna e casca externa; floema condutor e floema não condutor.
2. Por meio de esquemas simples e legendados, compare a estrutura da raiz de uma eudicotiledônea lenhosa com o caule de uma eudicotiledônea lenhosa ao final do primeiro ano de crescimento. Assuma que a raiz é triarca e que o sistema vascular primário do caule consiste em feixes vasculares isolados.
3. Se um prego fosse enterrado em uma árvore a uma altura de 1,5 m do solo, e, em seguida, a árvore crescesse, em média, 60 cm por ano, qual seria, aproximadamente, a altura do prego acima do solo depois de 10 anos? Explique a sua resposta.
4. Qual característica estrutural da madeira é responsável pela visibilidade dos anéis de crescimento?
5. Qual a importância das lenticelas para as plantas?
6. Os termos *hardwood* e *softwood* não expressam precisamente o grau de densidade ou dureza das madeiras. Explique.
7. A idade de um caule lenhoso nem sempre pode ser precisamente estimada contando anéis de crescimento. Por quê?
8. Qual é a importância do cerne para a planta?
9. Por que algumas madeiras afundam na água e outras não?
10. O que são nós em madeiras?

*N.R.T.: O súber é conhecido popularmente como cortiça.

*N.R.T.: Os termos *hardwood* e *softwood* são os usados pelos especialistas em madeira e por isso foram mantidos no texto.

*N.R.T.: Como a madeira absorve ou elimina a água do ar é necessária sua secagem em estufa, padronizando sua umidade em 12%.

*N.R.T.: O valor crítico refere-se ao fotoperíodo crítico, que é bastante variável entre espécies e, muitas vezes, extremamente preciso.