

ANATOMIA VEGETAL

2ª edição revista e atualizada



editoras

Beatriz Appezato-da-Glória
Sandra Maria Carmello-Guerreiro

Capítulo 8

Câmbio

Veronica Angyalossy¹
Carmen Regina Marcati²

Em gimnospermas e em muitas angiospermas dicotiledôneas, o aumento em diâmetro do caule e da raiz é devido ao crescimento secundário resultante da atividade de meristemas laterais. A atividade de um meristema lateral - o câmbio - origina assim os tecidos vasculares denominados secundários, ou seja, o xilema secundário, que se desenvolve a partir do câmbio em sentido centrífugo, e o floema secundário, que se forma centripetamente ao câmbio (Fig. 8.1).

O câmbio é o único meristema que forma dois sistemas: o axial e o radial. Entende-se por sistema axial o conjunto de células floemáticas e xilemáticas que são alongadas no sentido axial da planta, isto é, seu maior comprimento é paralelo ao eixo vertical do caule ou da raiz. Já o sistema radial é formado pelo conjunto de células floemáticas e xilemáticas secundárias, cujo maior comprimento é perpendicular ao eixo vertical da planta.

O tempo de vida de uma planta está relacionado, entre outros fatores, com a longevidade do câmbio. A atividade deste câmbio garante a produção de elementos do xilema e floema secundários ao mesmo tempo que o crescimento em espessura do caule e da raiz progride. Há registros de um espécime vivo de *Pinus longaeua* – Pinaceae, na Califórnia, EUA, com mais de 4.900 anos de idade graças à longevidade do câmbio. O famoso jequitibá brasileiro (*Cariniana* sp. – Lecythidaceae) possui indivíduos vivos, no Estado de São Paulo, que apresentam idade estimada em 400 anos.

¹ Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, USP Cx. Postal 11461. 05422-970 São Paulo, SP

² Departamento de Recursos Naturais, FCA, UNESP Cx. Postal 237. 18603-970 Botucatu, SP

Origem

O câmbio na raiz

O câmbio na raiz se origina do procâmbio e de células pericíclicas.

Divisões periclinais do procâmbio, isto é, divisões paralelas ao eixo vertical da planta, acrescentam novas células tanto ao interior quanto à periferia da raiz, constituindo o câmbio de origem procambial, que se dispõe geralmente em forma de arcos entre o xilema e o floema primários. Este câmbio de origem procambial, enquanto se divide periclinalmente, acrescentando células do xilema secundário ao interior e células do floema secundário à periferia, torna-se contínuo com as células pericíclicas situadas em frente aos pólos de protoxilema. Tais células pericíclicas, uma vez estimuladas pela proximidade das células do câmbio de origem procambial, passam então a apresentar atividade meristemática, ou seja, formam o câmbio de origem pericíclica. A partir deste estágio, as duas porções do câmbio - de origem procambial e de origem pericíclica - compõem um cilindro contínuo de câmbio em toda a circunferência da raiz (Fig. 8.2).

Em geral, a porção do câmbio que se origina das células pericíclicas contribui para o crescimento secundário da raiz apenas com células do sistema radial, formando raios parenquimáticos mais largos (Fig. 8.3).

O câmbio no caule

São considerados três padrões principais de origem e desenvolvimento do câmbio no caule:

- A partir do procâmbio dos feixes, formando xilema e floema secundários restritos aos feixes vasculares, como em aboboreira (*Cucurbita pepo* – Cucurbitaceae) (Figs. 8.4 e 8.5).
- A partir de um cilindro contínuo de procâmbio na estrutura primária do caule, formando xilema e floema secundários em toda a sua circunferência, como em cipó-timbó (*Serjania caracasana* - Sapindaceae) (Figs. 8.6 a 8.8).
- A partir do procâmbio dos feixes e do tecido interfascicular células parenquimáticas entre os feixes vasculares, que guardam potencial meristemático), ambos compondo um cilindro contínuo de câmbio, o qual produzirá xilema e floema secundários em todo o perímetro do caule, como se pode observar em *Cipocereus crassisepalus* -Cactaceae (Figs. 8.9 a 8.12).

Nesse último caso, o procâmbio, entre o xilema e o floema primários nos feixes vasculares, dá origem ao câmbio fascicular, que inicia a produção de elementos axiais e radiais secundários no caule.

O tecido interfascicular, uma vez estimulado pela proximidade do câmbio fascicular recém-instalado nos feixes, passa a desenvolver o seu potencial meristemático, formando uma nova porção do câmbio – o câmbio interfascicular (Figs. 8.11 e 8.23). A partir de ambas as porções do câmbio - fascicular e interfascicular – compõe-se um cilindro contínuo de câmbio em toda a circunferência do caule (Fig. 8.13).

Convém ressaltar que o tecido interfascicular é o próprio periciclo, como se verifica em seções transversais dos caules de mamona (*Ricinus communis* – Euphorbiaceae) (Figs. 8.14 e 8.15), de vedélia (*Sphagneticoh trilobata* - Asteraceae) (Figs. 8.19 a 8.21) e de papo-de-peru (*Aristolochia* sp. - Aristolochiaceae) (Figs. 8.22 e 8.23). A última camada de células que se sucede da periferia para o interior do córtex é a endoderme (Figs. 8.14 e 8.15), que, em vedélia, aparece nítida com suas estrias de Caspary e amiloplastos (Figs. 8.20 e 8.21). A camada imediatamente interna à endoderme é o periciclo, com células diferenciadas em relação ao córtex e à medula (Fig. 8.23). As células do periciclo, situadas numa região próxima ao câmbio fascicular, iniciam intenso processo de divisão celular (Figs. 8.11 e 8.23), resultando na formação do câmbio interfascicular (Figs. 8.11, 8.13 a 8.15 e 8.19 a 8.24).

Alguns autores preferem considerar que o tecido interfascicular se origina de resquícios do meristema residual que permaneceram entre os feixes vasculares.

Por definição, o meristema residual é a continuação do meristema apical que se aloja nas porções logo abaixo do ápice do caule. Sua função é produzir novos cordões de procâmbio. Uma vez diferenciados, todos esses cordões em novos feixes vasculares primários, a região entre os feixes guardaria ainda porções do meristema residual que posteriormente originariam o tecido interfascicular.

Uma terceira possibilidade de origem do tecido interfascicular é a desdiferenciação ou, em outros termos, a retomada de uma atividade meristemática pelas células parenquimáticas localizadas entre os feixes vasculares. Nesse caso, o tecido interfascicular, assim como o córtex e a medula, teria como origem o meristema fundamental.

A atividade do câmbio no caule apresenta três variações conhecidas:

- Câmbios fascicular e interfascicular com atividade idêntica – Contribuem, em igual proporção, com células axiais e radiais do xilema e do floema secundários para o crescimento em espessura do caule, formando um cilindro vascular contínuo. Exemplo: *Ricinus communis* – Euphorbiaceae – (Figs. 8.13 a 8.18).
- Câmbios fascicular e interfascicular com atividade diferenciada – O câmbio fascicular produz um xilema secundário composto por fibras e elementos de vasos, e o interfascicular, um xilema secundário composto somente por fibras. Exemplo: *Sphagneticoh trilobata* - Asteraceae (Figs. 8.19 a 8.21).
- Câmbio fascicular e interfascicular com atividade diferenciada – O câmbio fascicular forma todos os elementos do sistema axial da planta, ou seja, no xilema secundário produz elementos de vasos, fibras e células do parênquima axial; no floema secundário forma elementos de tubos crivados, células companheiras, fibras e células do parênquima axial. O câmbio interfascicular produz apenas elementos do sistema radial da planta, isto é, os raios parenquimáticos do xilema e do floema secundários. Exemplos: *Cipocereus crassisepalus* - Cactaceae (Figs. 8.9 a 8.12) e *Aristolochia* -Aristolochiaceae (Figs. 8.22 a 8.24).

Organização

Tipos celulares

O câmbio é um meristema lateral, cujas células ativas – em processo de divisão celular – têm vacúolos muito proeminentes. Essa característica contrasta com a das células do meristema apical, cujos vacúolos aparecem em número reduzido. Além disso, o meristema apical tem células com núcleo grande, citoplasma denso e contorno isodiamétrico.

Em seções transversais de caules e raízes que já iniciaram o crescimento secundário, a região do câmbio aparece como uma faixa contínua de células retangulares mais ou menos achatadas, que se dividem e se empilham no sentido radial com duas a várias células por pilha (Figs. 8.18 e 8.25 a 8.27).

Compõem esse arranjo em forma de pilhas: a) células iniciais, numa posição quase mediana, formando às vezes uma camada contínua na circunferência do caule ou da raiz; e b) células derivadas, que se originaram da divisão das células iniciais (Figs. 8.27 a 8.29).

As células iniciais combinam autoperpetuação com adição de novas células para o corpo da planta. Um processo contínuo de divisão celular resulta, a cada ciclo, dois tipos de células-filhas: a que permanece como célula inicial e a denominada célula derivada. A alusão ao câmbio enquanto tecido meristemático lateral implica considerar, necessariamente, estes dois tipos de células. De cada pilha ou fileira de células que compõem o câmbio, apenas uma é a célula inicial - geralmente numa posição mediana da pilha e com sinais de uma divisão celular recém-processada, enquanto as demais, que estão em direção ao interior ou em direção à periferia do caule ou da raiz, são as células derivadas (Figs. 8.27 a 8.29).

Em seções longitudinais desses caules e raízes com crescimento secundário já instalado, duas categorias de células iniciais podem ser reconhecidas: células iniciais fusiformes (em forma de fuso) (Figs. 8.25 e 8.30) e células iniciais radiais (Figs. 8.28 e 8.29).

As células iniciais fusiformes são geralmente alongadas axialmente. Sua face longitudinal radial tem paredes terminais quase sempre retas, mas em seções longitudinais tangenciais estas células apresentam terminações afiladas, gradual ou abruptamente cônicas (Figs. 8.30 e 8.31).

O comprimento das iniciais fusiformes afeta o comprimento das suas derivadas. As células iniciais fusiformes são longas, podendo variar de 140 a 462 μm nas dicotiledôneas. Nas coníferas, variam de 700 a 4.500 μm de comprimento em *Pinus* sp. - Pinaceae e podem chegar a 9.000 μm em *Sequoia sempervirens* – Taxodiaceae.

As iniciais fusiformes juntamente com as suas células derivadas originam o sistema axial da planta, formando células constituintes do xilema e do floema secundários, as quais são igualmente alongadas axialmente.

O sistema axial é composto pelos elementos traqueais, células do parênquima axial e fibras do xilema secundário, e por elementos crivados, células companheiras, células do parênquima axial e fibras do floema secundário.

As células iniciais radiais têm quase sempre um contorno isodiamétrico (Fig. 8.29) e, nas seções longitudinais tangenciais de caules e raízes, aparecem agrupadas entre as iniciais fusiformes e suas derivadas, formando um corpo alongado no sentido do eixo vertical da planta, o qual é denominado raio cambial (Figs. 8.30 e 8.31). As iniciais radiais em conjunto com as suas derivadas dão origem ao sistema radial da planta, que é composto pelos raios parenquimáticos (Figs. 8.3, 8.12, 8.22, 8.23 e 8.25).

Arranjo

As células iniciais fusiformes podem apresentar um arranjo estratificado, ou seja, aparecem alinhadas lado a lado, quando observadas em seções longitudinais tangenciais. Nesse caso, o câmbio é denominado estratificado, o qual constitui uma característica diagnóstica, a exemplo de muitas espécies de leguminosas, como o pau-brasil (*Caesalpinia echinata*) (Fig. 8.31).

Quando as células fusiformes não apresentam um arranjo estratificado, o câmbio é denominado não-estratificado, o qual é comum na maioria das espécies, a exemplo do pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae) (Fig. 8.30).

Divisão celular

O xilema e o floema secundários são produzidos nos caules e nas raízes a partir de divisões periclinais das células iniciais, ou seja, divisões celulares num plano paralelo à superfície do órgão em que as células em questão se encontram. Desta divisão resultam, concomitantemente, células derivadas tanto para o interior quanto para a periferia do perímetro do câmbio (Fig. 8.32).

As células derivadas para o lado interno - células-mãe do xilema - dão origem aos elementos do xilema secundário, podendo diferenciar-se em parênquima radial (raio) e em células axiais, como os elementos traqueais (elementos de vasos, traqueídes), tornarem-se fibras, ou, ainda, continuar dividindo-se, formando séries de células parenquimáticas.

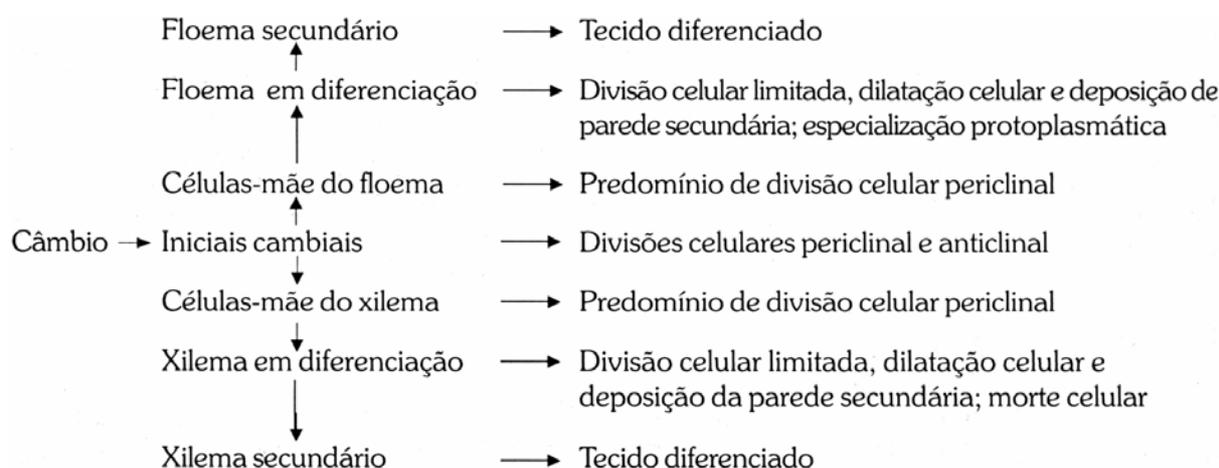
As células derivadas para a periferia - células-mãe do floema - formam os elementos axiais e radiais do floema secundário: parênquima radial (raio), elementos crivados (elementos de tubo crivado, células crivadas), células companheiras, fibras e séries parenquimáticas.

Enquanto esse processo de divisão das células iniciais permanecer inalterado, o câmbio acrescentará camadas ou fileiras radiais de células do xilema e do floema secundários. Durante a maior atividade do câmbio, quando as divisões periclinais estão ocorrendo, as células vão sendo acrescentadas tão rapidamente que, num curto período de tempo, forma-se uma região mais ou menos contínua de células em divisão. As células iniciais e suas derivadas xilemáticas e floemáticas constituem uma faixa cambial, cujo aspecto em seções transversais de caules e de raízes é de fileiras de células empilhadas radialmente. Somente uma célula nessa fileira radial é a inicial, e apenas ela se divide, originando a célula-mãe do xilema para o interior e a célula-mãe do floema para a periferia do perímetro do câmbio (Fig. 8.32).

Em uma fileira radial de células cambiais, a diferenciação entre a célula inicial em relação à sua derivada é muito difícil, pois apresentam forma, dimensão e protoplasma similares. Eventualmente, pode ser observada uma diferença em relação ao tamanho da inicial, cujo aspecto em seção transversal apresenta um diâmetro radial menor em relação ao das derivadas (Figs. 8.27 a 8.29).

Divisões anticlinais, ou seja, divisões celulares num plano perpendicular à superfície do órgão em que as células em questão se encontram, acrescentam novas células no sentido lateral em relação ao perímetro do câmbio, resultando na multiplicação das iniciais fusiformes e das iniciais radiais (Figs. 8.33 e 8.34).

No esquema a seguir estão resumidas as etapas da atividade cambial.



No câmbio não-estratificado, as terminações das células iniciais fusiformes adjacentes não estão alinhadas (Fig. 8.30). As divisões são anticlinais oblíquas, mas, dependendo do comprimento da célula inicial, podem ser mais ou menos inclinadas. O tipo mais comum de divisão, nesse caso, é o pseudotransversal (Fig. 8.34). Esse tipo de divisão celular inicialmente tem a aparência de uma divisão longitudinal, mas a placa celular não alcança as extremidades das células. Ambas as células, a inicial e a recém-derivada, resultam em células mais curtas, aumentando depois o seu tamanho pelo crescimento intrusivo de suas extremidades. Crescimento intrusivo é um tipo de crescimento em que uma célula pode intrometer-se entre as outras através da lamela mediana, resultando no aumento de seu comprimento. Durante o crescimento intrusivo, são as terminações das células que crescem, podendo sofrer bifurcação (Figs. 8.39 e 8.40). Assim, cada nova célula produzida por divisão pseudotransversal alonga-se devido também ao crescimento intrusivo.

No câmbio estratificado, as iniciais fusiformes são curtas, e em suas divisões anticlinais a placa celular atravessa a célula no sentido axial, de extremidade a extremidade, de forma perfeita ou quase perfeita. As células-filhas, tanto a inicial quanto a recém-derivada, apresentam igual comprimento, e as suas terminações estão alinhadas com as das células vizinhas. Essas divisões são denominadas anticlinais radiais (Fig. 8.33).

Mudanças no desenvolvimento das iniciais

Com o aumento da espessura do xilema secundário, o câmbio é deslocado para a periferia devido às divisões periclinais e sua circunferência aumenta em decorrência das divisões anticlinais. Tal atividade é seguida pelo crescimento intrusivo, que muitas vezes é acompanhado pela formação de iniciais radiais a partir de iniciais fusiformes.

Em algumas espécies, o xilema secundário apresenta os raios originais e um grupo de novos raios, aumentando o tecido xilemático e, conseqüentemente, o floemático (Fig. 8.37 - a). Esses novos raios xilemáticos e floemáticos formam-se a partir de novas iniciais radiais que surgem de iniciais fusiformes por divisões anticlinais desiguais. Alguns autores constataram divisões na porção mediana das células iniciais fusiformes das dicotiledôneas (Fig. 8.37 - b) e divisões em uma das extremidades da inicial fusiforme nas coníferas (Fig. 8.37 - b'). Em ambos os casos formam-se iniciais fusiformes curtas, que, após novas divisões, originam novas iniciais radiais (Fig. 8.38).

Desse modo, a adição de novas células tende a manter constante a razão entre os componentes axiais e radiais durante o aumento na circunferência do cilindro vascular. Novos raios têm sempre menos células do que os raios originais. Inicialmente, um raio pode ser de uma célula de largura e de uma de altura (Fig. 8.38); divisões posteriores aumentarão o número de células em altura e em largura se os raios multisseriados forem característicos da planta (Figs. 8.24, 8.30, 8.41, 8.42 e 8.45).

Terminologia

O termo câmbio não é um consenso entre os autores. Alguns se referem ao câmbio apenas como a camada unisseriada de células iniciais e usam o termo zona cambial para a faixa que compreende, além da camada de células iniciais, as camadas subseqüentes das suas células derivadas. Tem-se, assim, o conceito restrito para o câmbio. Já outros autores preferem adotar o conceito mais amplo, utilizando o termo câmbio para o grupo de camadas de células iniciais e derivadas. Este conceito é baseado nos seguintes aspectos: a) pode se tornar difícil distinguir as células iniciais de suas células recém-derivadas (Fig. 8.28); b) as células iniciais podem não estar alinhadas entre si, formando uma camada contínua (Fig. 8.27); e c) há casos em que ocorre a perda da célula inicial, cuja posição passa a ser ocupada pela sua derivada.

Neste capítulo adotou-se o conceito mais amplo do termo câmbio.

Sazonalidade do câmbio

O câmbio, tal como os meristemas apicais, pode sofrer dormência durante períodos de estresse. Nas regiões temperadas, o fator temperatura é o mais importante. O frio durante o período de inverno causa a dormência do câmbio, que é reativado na primavera.

Durante o período de dormência do câmbio, cessa a divisão celular, o que resulta em uma região cambial mais estreita em relação ao câmbio formado nos períodos mais favoráveis ao crescimento.

Nos trópicos, a disponibilidade hídrica para a planta induz a uma sazonalidade cambial. Períodos de dois a três meses contínuos de seca, com precipitações mensais menores que 50 mm, causam a parada da atividade cambial, que depois é retomada nos períodos em que as precipitações mensais são superiores a 50 mm.

Em espécies arbóreas, como o cedro (*Cedrela fissilis* – Meliaceae) (Figs. 8.35 e 8.36), a copaíba (Copaí/era *hngsdorfii* - Leguminosae) e o pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae), o número de camadas de células, inicial e derivadas, por faixa cambial está entre três e nove nos períodos de parada da atividade, isto é, durante os meses mais secos (Fig. 8.43), e entre 10 e 25 nos períodos de pluviosidade adequada (Fig. 8.44).

Em razão da dormência do câmbio, além da redução do número de camadas de células, ocorre o espessamento de muitas células-mãe do xilema e do floema. Em seções longitudinais tangenciais, as paredes radiais das células deste câmbio têm a aparência de "contas de rosário", revelando que a parede está se espessando. As depressões que se observam nas paredes radiais das células correspondem aos campos de pontoação primária, os quais se tornam facilmente visíveis devido ao espessamento dessas paredes (Fig. 8.45). No câmbio ativo, as paredes radiais das células se apresentam lisas, em consequência do não-espessamento dessas paredes, e os campos de pontoação primária não são facilmente visualizados (Fig. 8.46).

A sazonalidade cambial é assim refletida, como um espelho, no xilema e no floema secundários, podendo formar camadas de crescimento em ambos os tecidos.

Leitura Complementar

- ADAMSON, R.S. Anomalous Secondary Thickening in Compositae. **Annals of Botany**, v. 48, p. 505-514, 1934.
- BUVAT, R. **Ontogeny, cell differentiation and structure of vascular plants**. Berlin: Springer-Verlag, 1989. 581 p.
- CUTTER, E.G. **Plant anatomy**. Part I. Cells and tissues. 2. ed. London: Edward Arnold, 1978.
- EAMES, A. J.; MACDANIELS, L. H. **An Introduction to Plant Anatomy**. New York: Mc Graw-Hill. 1947. 427 p.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1965.
- ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1977. 550 p.
- EVERT, R. F. Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes. **Univ. Calif. Publ. Bot.**, v.32, p. 127-194, 1960.
- EVERT, R. E. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. **Amer. J. Bot.**, v. 48, p. 479-488, 1961.
- FAHN, A. **Plant anatomy**. 4. ed. Oxford: Pergamon Press, 1990. 588 p.
- GEMUMELL, A. R. **Anatomia do vegetal em desenvolvimento**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 1981. 73 p.
- IQBAL, M. Structural and operational specializations of the vascular cambium of seed plants. In: IQBAL, M. (Ed.). **Growth patterns in vascular plants**. Oregon: Dioscorides Press, 1994. p. 211-271.
- IQBAL, M.; GHOUSE, A. K. M. Cambial concept and organisation. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium**. New York: John Wiley & Sons. 1990. p. 1-36.
- LARSON, R R. **The concept of cambium**. In: BAAS, R (Ed.). **New perspectives in wood anatomy**. London: Martinus Nijhoff/Dr.W. Junk Publishers, 1982. p. 85-121.

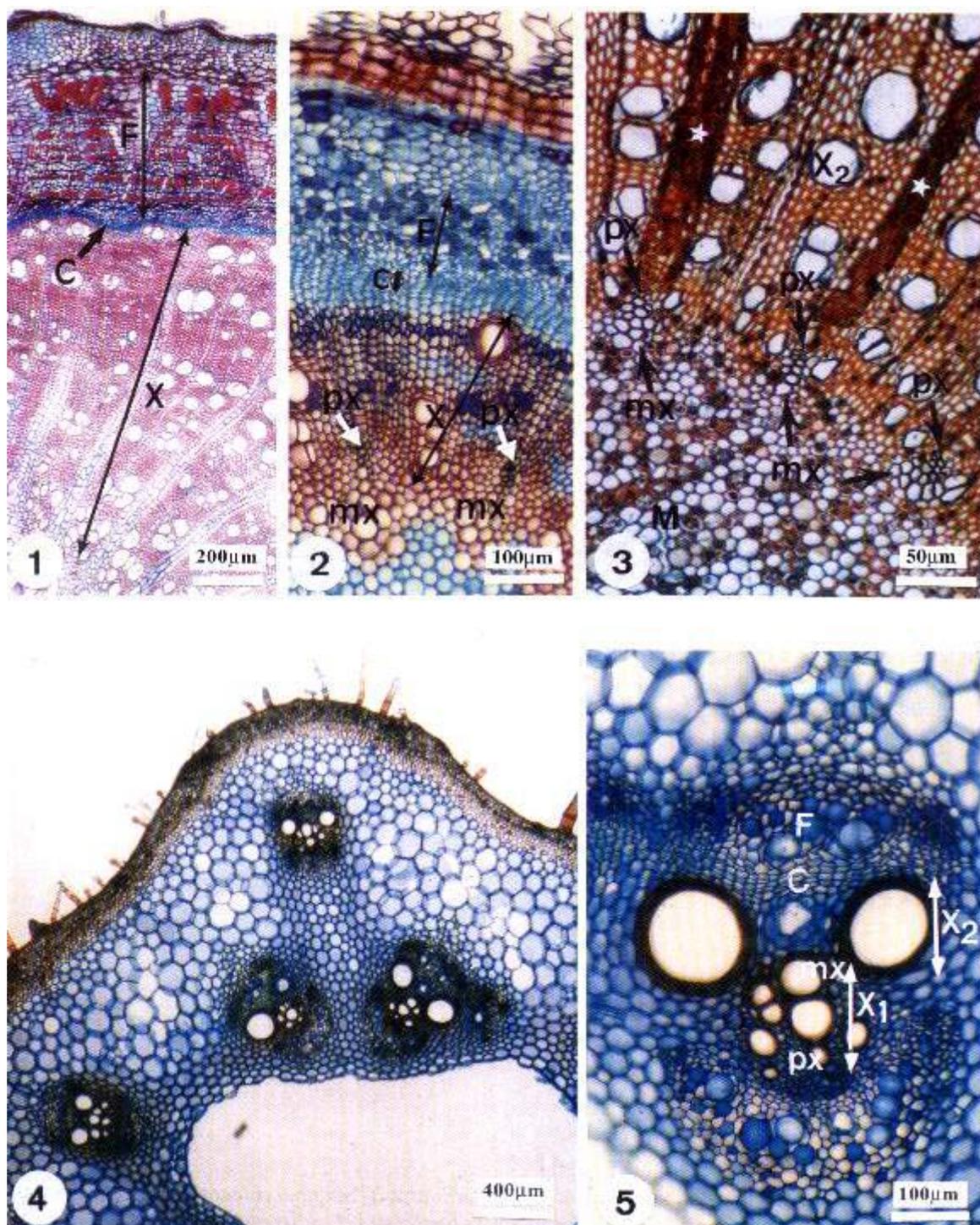
- MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1988. 560 p.
- RAVEN H.; EVERT, R.F; EICHHORN, S.E. **Biology of plants**. 5. ed. New York: Worth Publishers, 1992. 791 p.
- SOH, W.Y. Origin and development of cambial cells. In: IQBAL, M. (Ed.). **The vascular cambium**. New York: John Wiley & Sons, 1990. p. 37-62.

Figura 8.1 – Seção transversal do caule de louro-pardo (*Cordia trichotoma* - Boraginaceae), mostrando o câmbio entre o xilema e o floema secundários. (Foto: E. Amano e V. Angyalossy).

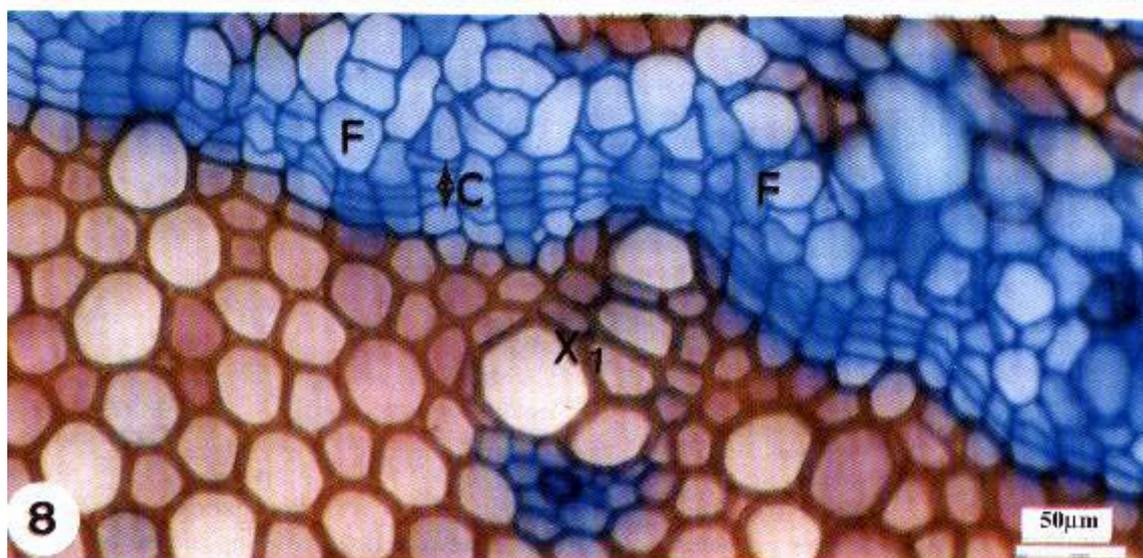
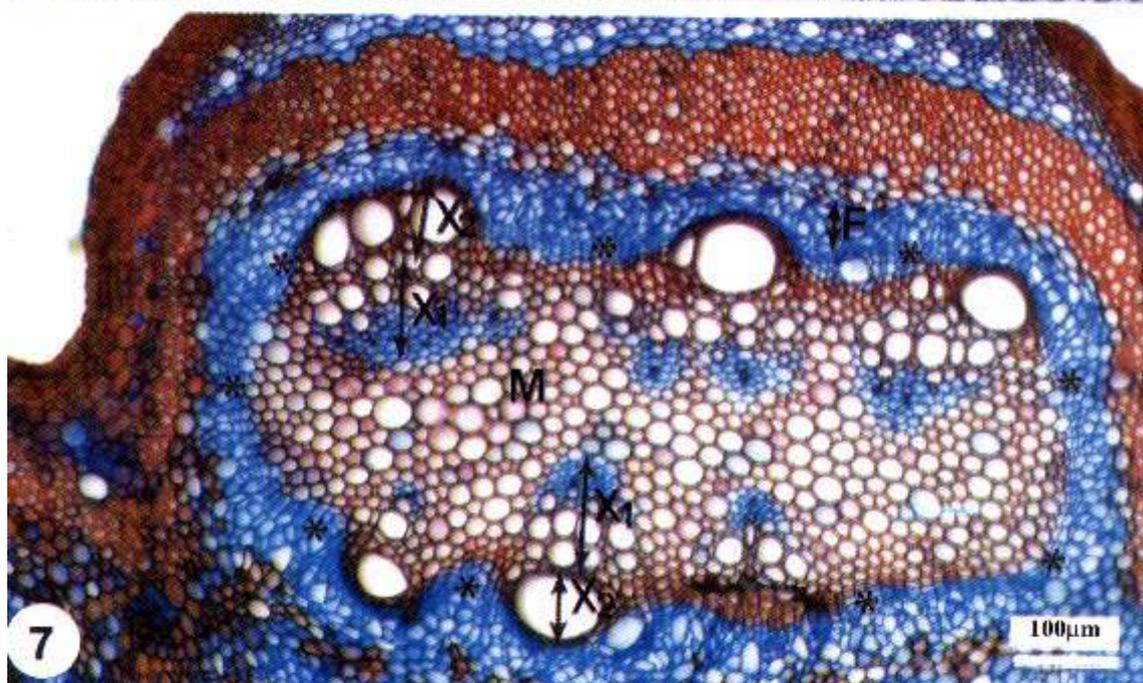
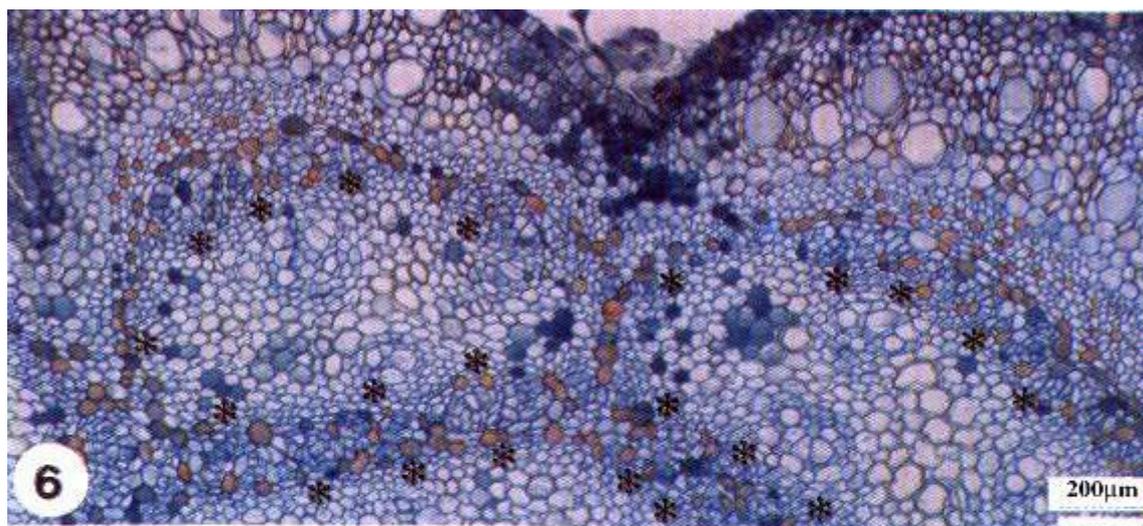
Figuras 8.2 e 8.3 – Seções transversais de raiz. 8.2 - Figueira (*Ficus elastica*, Moraceae), mostrando os pólos de protoxilema exarcos. 8.3. *Clusia criuva* – Cusiaceae, evidenciando-se os raios largos do xilema originados a partir do câmbio de origem pericíclica, situado em frente aos pólos de protoxilema. (Fotos: 8.2 - N. L. Menezes; 8.3 – K. Esemann de Quadros e V. Angyalossy).

Figuras 8.4 e 8.5 – Secoes transversais do caule jovem de aboboreira (*Cucurbita pepo* - Cucurbitaceae). 8.4 - Aspecto geral. 8.5 - Detalhe do crescimento secundário restrito ao feixe vascular.

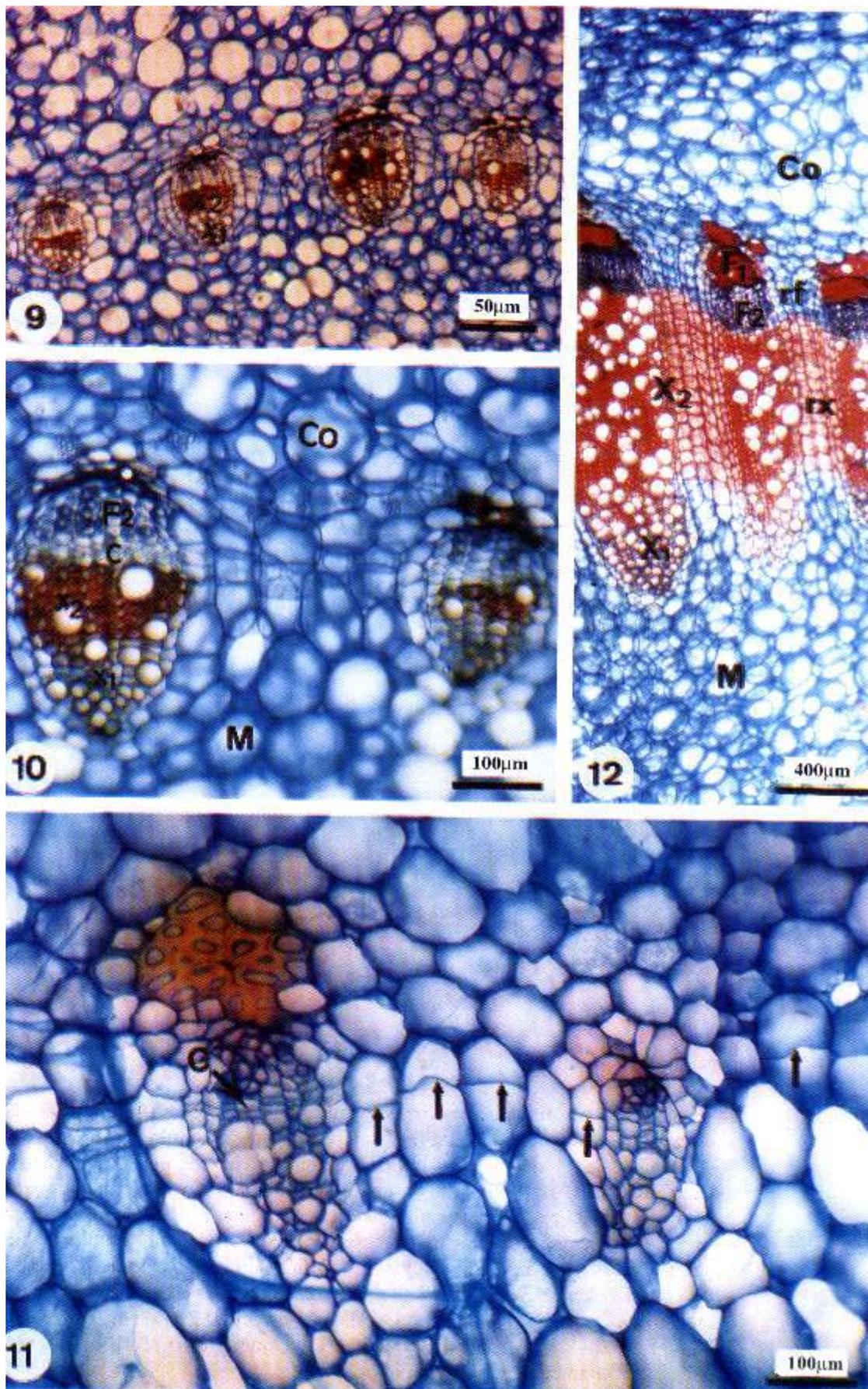
M = medula; X e X2 = xilema secundário; XI = xilema primário; C = câmbio; F = floema secundário; px = protoxilema; mx = metaxilema; (*) = raios xilemáticos largos.



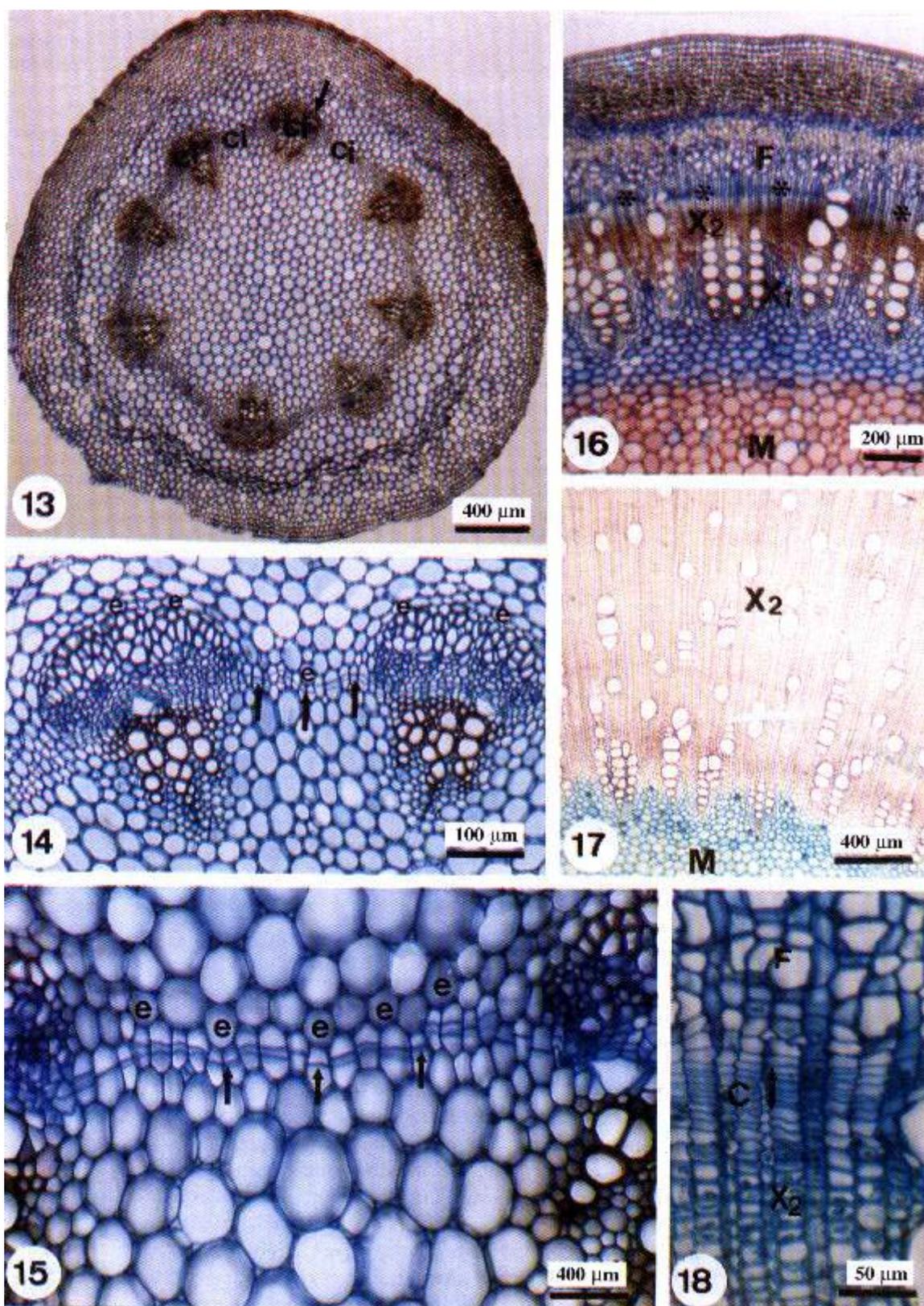
Figuras 8.6 a 8.8 – Seções transversais do caule de cipó-timbó (*Serjania caracasana* – Sapindaceae). 8.6 – Caule jovem; o procâmbio forma um cilindro contínuo (*). 8.7 – Câmbio cilíndrico (*) formado a partir do procâmbio cilíndrico. 8.8 – Detalhe do câmbio. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; F = floema. (Fotos: N. Tamaio e V. Angyalossy).



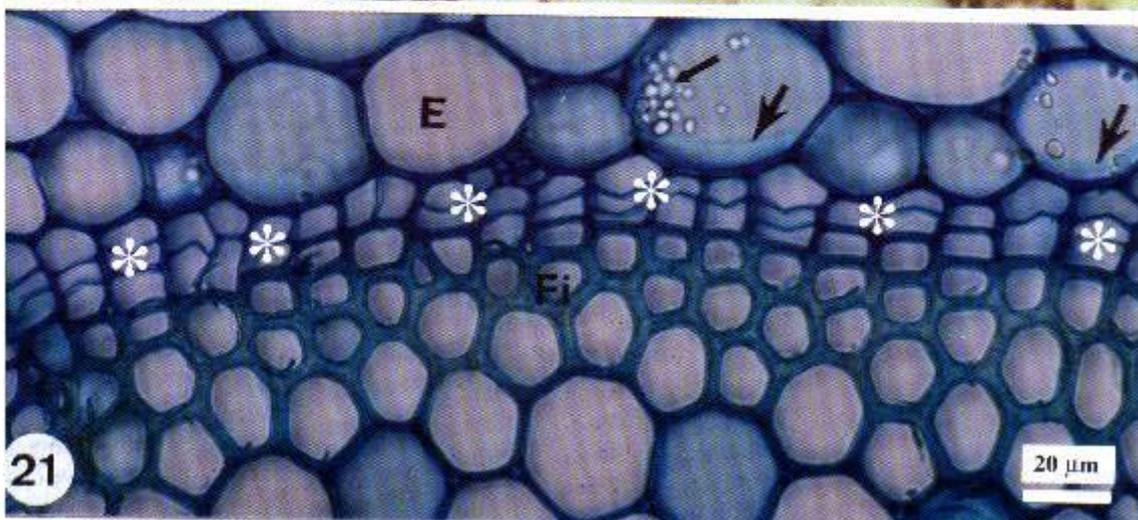
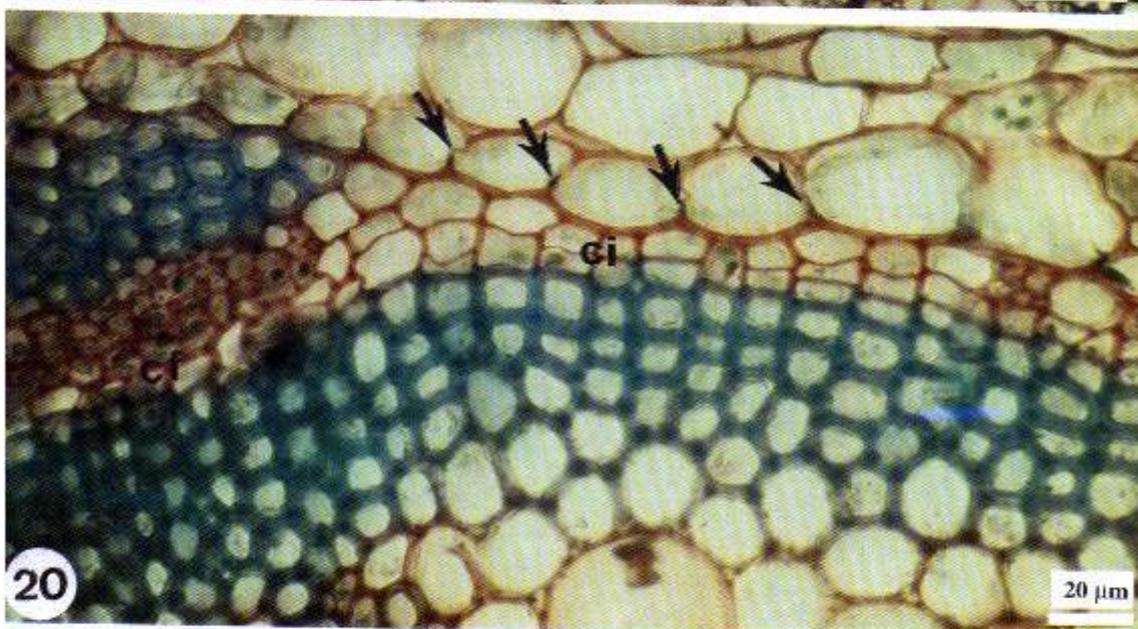
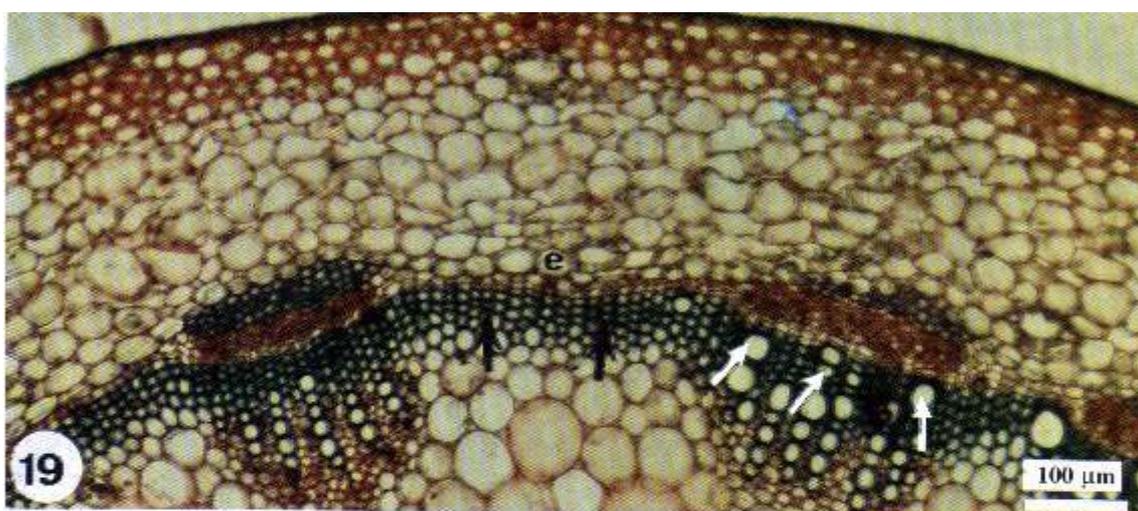
Figuras 8.9 a 8.12 – Seções transversais do caule. *Cipocereus crassisepalus*, Cactaceae. 8.9 – Crescimento secundário instalando-se nos feixes vasculares pela atividade do câmbio fascicular. 8.10 – Detalhe da foto anterior. 8.11 - Divisões das células interfasciculares, dando início ao câmbio interfascicular (seta). 8.12 - Câmbio interfascicular e fascicular com atividade diferenciada em que o câmbio interfascicular origina apenas os raios do xilema e do floema. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; F1 = fibras do floema primário; F2 = floema secundário; (*) = floema primário colapsado; Co = córtex; rf = raio do floema; rx = raio do xilema. (Fotos: R Soffiatti e V Angyalossy).



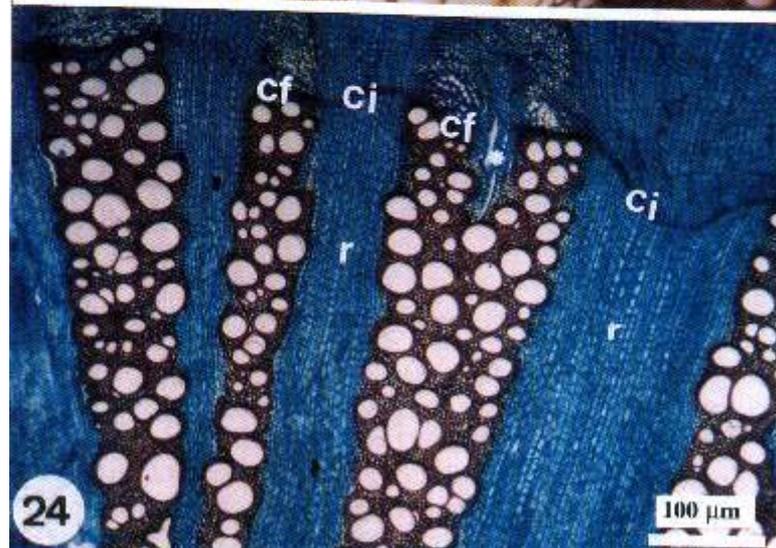
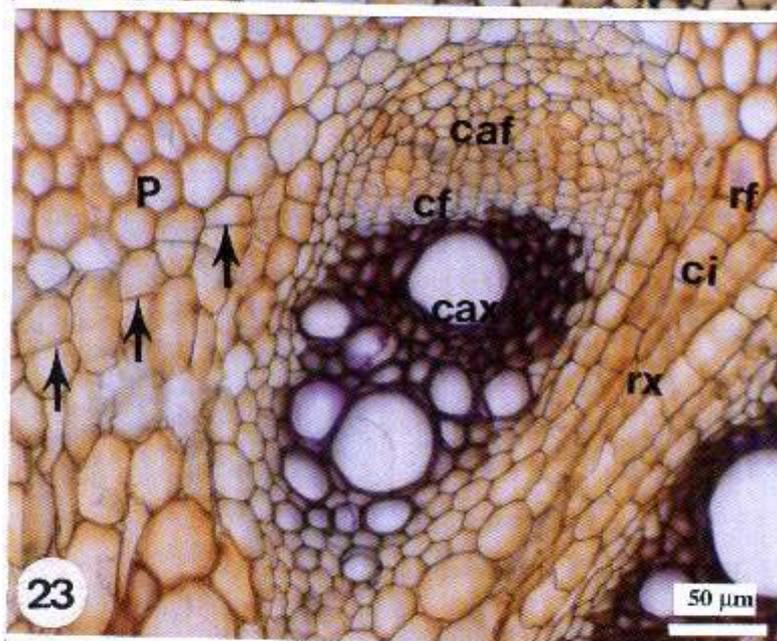
Figuras 8.13 a 8.18 – Seções transversais do caule de mamona (*Ricinus communis* - Euphorbiaceae). 8.13 – Câmbios fascicular e interfascicular em caule jovem. 8.14 e 8.15 – Detalhe do câmbio interfascicular de origem pericíclica (seta) e endoderme. 8.16 – Estádio mais desenvolvido com o câmbio vascular concêntrico originando xilema e floema secundários. 8.17 – Porção de xilema secundário formada pelo câmbio vascular, onde se observa a uniformidade do tecido xilemático, evidenciando a mesma atividade do câmbio fascicular e do interfascicular. 8.18 – Detalhe das células cambiais e do xilema e floema recém-formados. M = medula; X1 = xilema primário; X2 = xilema secundário; C = câmbio; F = floema secundário; (*) = câmbio; cf = câmbio fascicular; ci = câmbio interfascicular; e = endoderme.



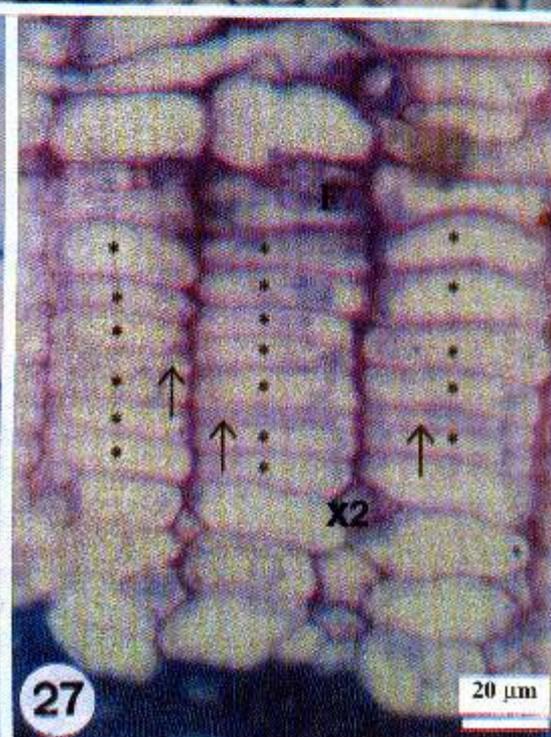
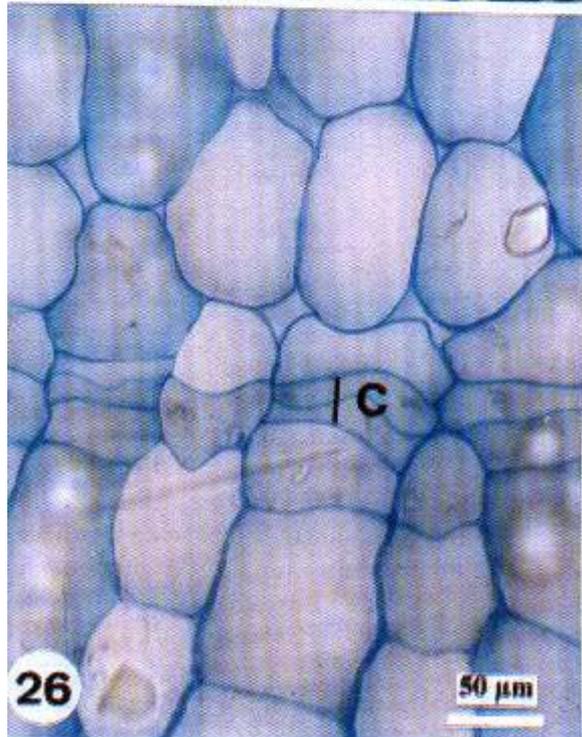
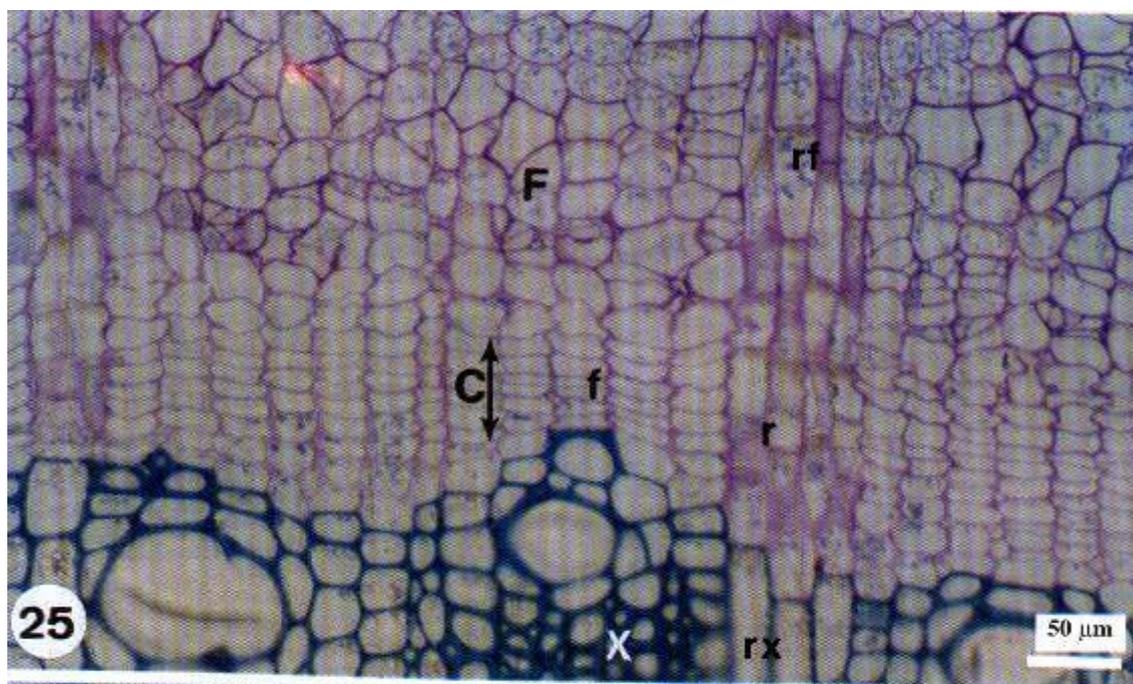
Figuras 8.19 a 8.21 – Secções transversais do caule de vedélia (*Sphagneticola trihata* - Asteraceae). 8.19 – Atividade diferenciada do câmbio vascular: o câmbio interfascicular forma somente fibras (seta maior) e o câmbio fascicular forma elementos de vaso e fibras, em proporções similares (setas brancas). 8.20 – Detalhe da endoderme com estrias de Caspary (setas), e do câmbio interfascicular proveniente do periciclo. 8.21 – Detalhe da estria de Caspary (seta maior) e de amiloplastos (seta menor) nas células da endoderme. Câmbio interfascicular (*) originando apenas fibras (seta menor). ci = câmbio interfascicular; cf = câmbio fascicular; e = endoderme; Fi = fibras. (Fotos: N. L. Menezes).



Figuras 8.22 a 8.24 – Seções transversais do caule de papo-de-peru (*Aristolochia* sp. – Aristolochiaceae). 8.22 – Aspecto geral. Atividade desigual do câmbio: câmbio interfascicular dando origem apenas aos raios e câmbio fascicular aos elementos axiais. 8.23 – Detalhe do início das divisões celulares na formação do câmbio interfascicular (setas). 8.24 – Caule adulto. Detalhe mostrando a formação de um novo raio (*). X2 = xilema secundário; F = floema secundário; r = raio original; rf = raio do floema; rx = raio do xilema; caf = células axiais do floema; cax = células axiais do xilema; cf = câmbio fascicular; ci = câmbio interfascicular; P = periciclo multisseriado.



Figuras 8.25 a 8.27 – Seções transversais do caule. 8.25 – Pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Células cambiais (fusiformes e radiais). 8.26 – *Klotzchia rhizophylla*, Umbeliferae. Câmbio com duas células de largura. 8.27 – Pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do não-alinhamento das células iniciais (setas), das células derivadas (*) e do xilema e do floema em diferenciação. C = câmbio; f = células fusiformes; r = células radiais; X = xilema secundário diferenciado; X2 = xilema secundário em diferenciação; I = iniciais fusiformes; F = floema secundário em diferenciação. (Fotos 25 e 27: C. R. Marcati, V. Angyalossy; e 26: A. M. Yoshitake).



Figuras 8.28 a 8.30 – Seções do caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). 8.28 - Seção transversal. Detalhe do câmbio e do xilema e floema recém-formados. As setas indicam as paredes recém formadas pela divisão celular das células iniciais. Notam-se a inicial radial e as derivadas no raio. 8.29 - Seção longitudinal radial. Detalhe das iniciais radiais e das derivadas do raio. 8.30 - Seção longitudinal tangencial na região do câmbio não-estratificado. Detalhe das células fusiformes e das radiais. Raios cambiais unisseriados e multisseriados presentes. (Fotos: C. R. Marcati e V Angyalossy).

Figura 8.31 – Seção longitudinal tangencial do caule de pau-brasil (*Caesalpinia echinata* - Leguminosae). Detalhe do câmbio estratificado.

rc = raio cambial; i = inicial radial; (*) = derivadas do raio; f = células fusiformes; X = xilema e F = floema.

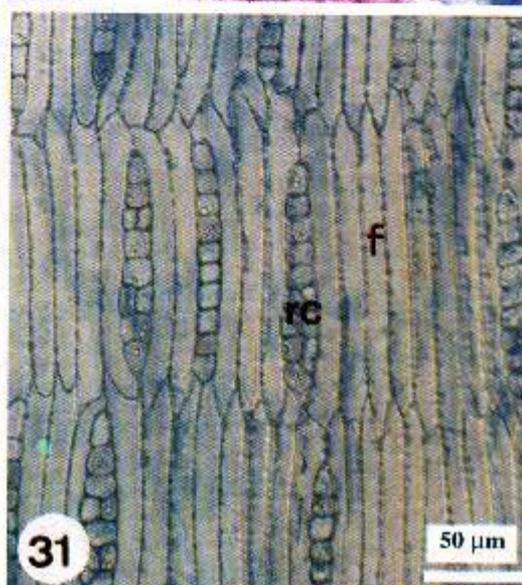
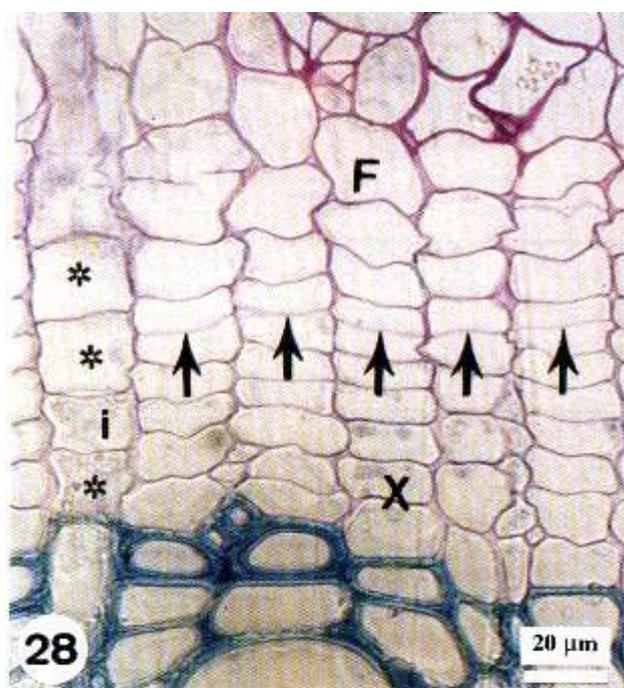


Figura 8.32 – Divisões periclinais de iniciais fusiformes. Esquema: a - a': divisão periclinal de uma inicial fusiforme originando uma derivada xilemática, isto é, uma célula-mãe do xilema, que dará origem a uma célula diferenciada do xilema secundário (ex.: elemento de vaso, ou fibra, ou parênquima axial), b - b': divisão periclinal de uma inicial fusiforme, originando uma derivada floemática, isto é, uma célula-mãe do floema, que dará origem a uma célula diferenciada do floema secundário (ex.: elemento de tubo crivado ou fibra ou parênquima axial), i = inicial.

Figuras 8.33 e 8.34 – Divisões anticlinais de iniciais cambiais. Esquemas: 8.33 (a - a') - Divisão anticlinal radial, dando origem a duas células de igual tamanho e dispostas lado a lado. 8.34 – Divisões anticlinais pseudotransversais (tracejado).

Figuras 8.35 e 8.36 – Seções transversais do caule de cedro (*Cedrela fissilis* – Meliaceae). 8.35 – Câmbio; parede anticlinal sendo formada (seta). 8.36 – Detalhe. (Foto: C. R. Marcati e V. Angyalossy).

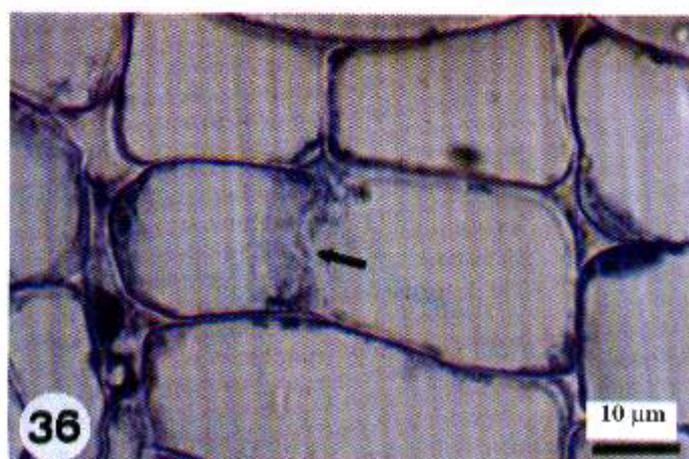
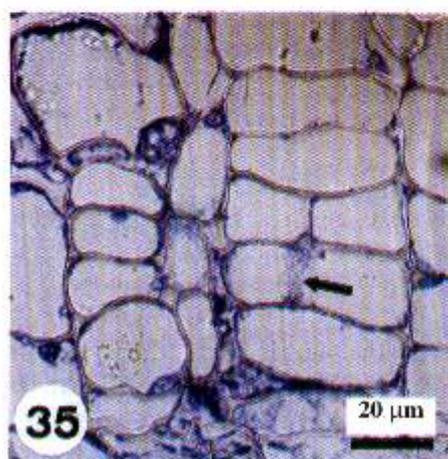
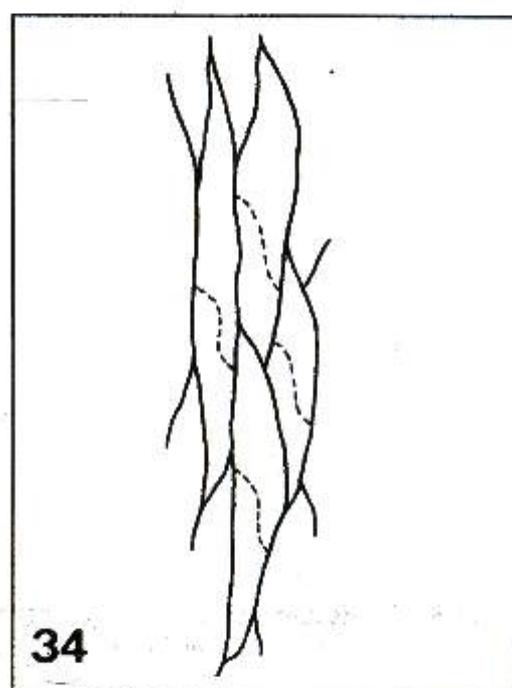
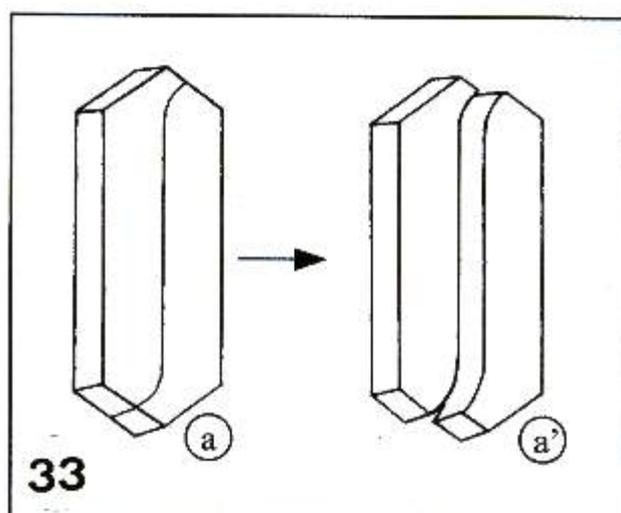
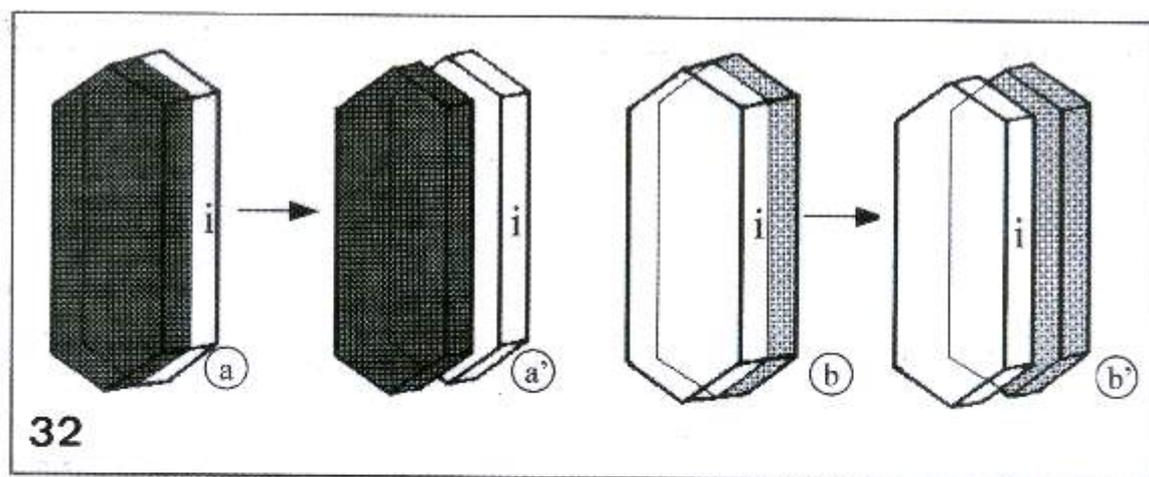
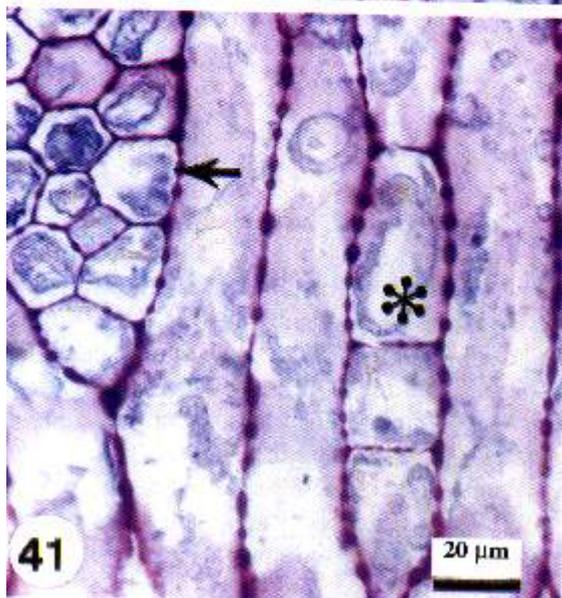
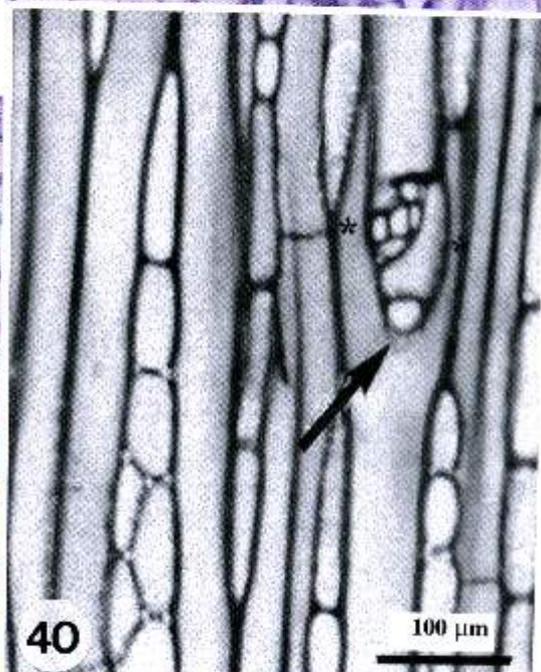
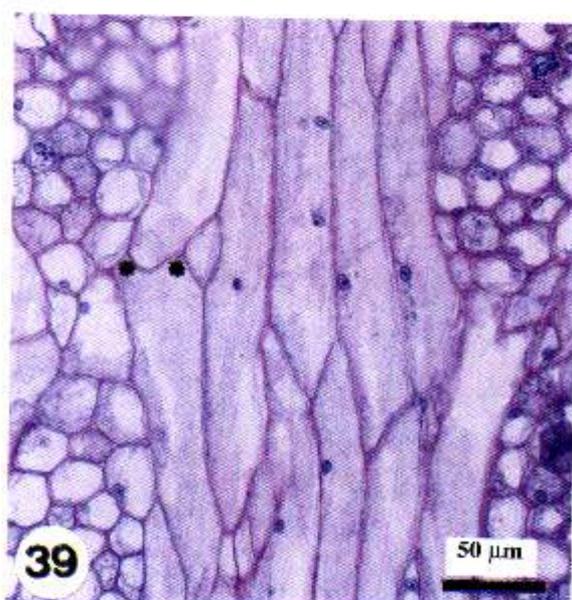
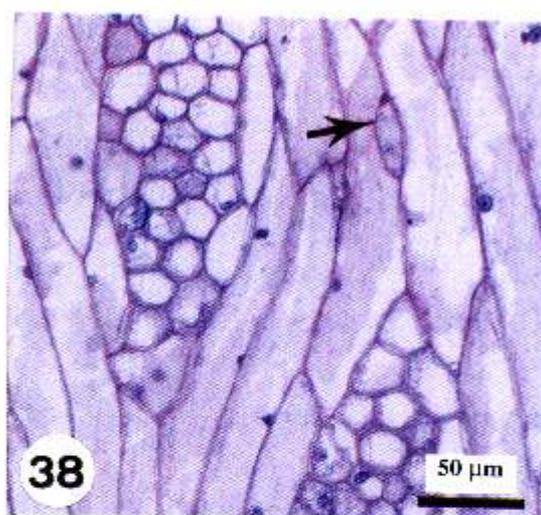
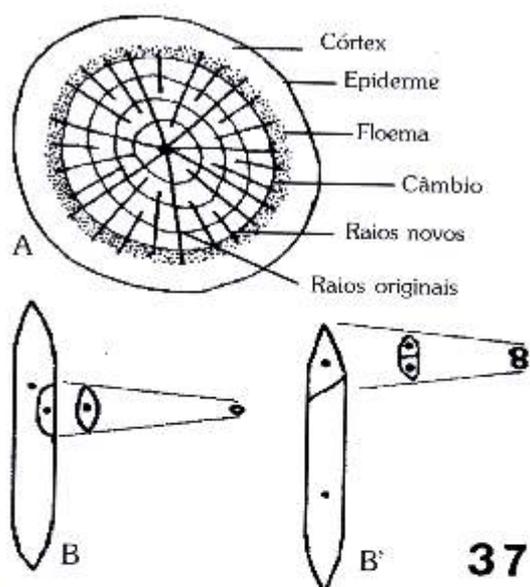


Figura 8.37 – Esquemas: A – Seção transversal de caule mostrando os raios originais e os raios novos. B - Célula radial formada a partir de divisão anticlinal na porção mediana da célula fusiforme. B' - Células radiais formadas a partir de divisão anticlinal na extremidade da célula fusiforme.

Figuras 8.38 e 8.39 – Seções longitudinais tangenciais do caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.38 – Celula radial formada por divisão na porção mediana da célula fusiforme (seta). 8.39 – Início de crescimento intrusivo da célula (*). (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).

Figura 8.40 – Seção longitudinal tangencial do caule de *Alchornea triplinervia* - Euphorbiaceae. Xilema secundário. Detalhe de crescimento intrusivo evidenciando uma fibra bifurcada (seta), formando duas extremidades (*). (Foto: C. L. Dias-Leme e V. Angyalossy).

Figuras 8.41 e 8.42 – Seção longitudinal tangencial do caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.41 – Dois tipos de raios: raio proveniente de inicial fusiforme (*) e raio proveniente de iniciais radiais (seta). 8.42 – Parede recém-formada por divisão anticlinal em célula radial (seta). (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).



Figuras 8.43 a 8.46 – Caule de pau-de-viola (*Citharexylum myrianthum* – Verbenaceae). Detalhe do câmbio. 8.43 e 8.44. Seções transversais. 8.43 – Câmbio inativo. 8.44 – Câmbio ativo. 8.45 e 8.46 – Seções longitudinais tangenciais. 8.45 – Parede das células cambiais, fusiformes e radiais, com a aparência de contas de rosário, em que se notam as depressões, que são os campos de pontoação primária (setas menores), e um raio novo formado a partir da divisão anticlinal de uma inicial fusiforme (seta maior). 8.46 – Parede lisa das células cambiais, fusiformes e radiais (*). C = câmbio; F = floema secundário em diferenciação; X = xilema secundário em diferenciação; X2 = xilema secundário; r = raio. (Fotos: C. R. Marcati e V. Angyalossy).

