



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorrem em Cerrado e Mata Atlântica

MARCELA BLAGITZ FERRAZ DO NASCIMENTO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração Morfologia e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP

2017



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de Botucatu



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

**Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e
Moquiniastrum polymorphum (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que
ocorrem em Cerrado e Mata Atlântica**

MARCELA BLAGITZ FERRAZ DO NASCIMENTO

PROF^a. DR^a. CARMEN REGINA MARCATI
ORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do título de Doutor no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas
(Botânica), Área de concentração Morfologia
e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP
2017

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Nascimento, Marcela Blagitz Ferraz do.

Anatomia caular de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam.
(Rutaceae) e *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho
(Asteraceae) que ocorrem em Cerrado e Mata Atlântica / Marcela
Blagitz Ferraz do Nascimento. - Botucatu, 2017

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Carmen Regina Marcati
Capes: 20302037

1. Anatomia vegetal. 2. Xilema. 3. Floema. 4. Caules de
planta - Anatomia. 5. Plantas dos cerrados. 6. Cerrados.
7. Mata Atlântica. 8. Chuvas.

Palavras-chave: Anatomia ecológica; Floema secundário;
Periderme; Sazonalidade pluviométrica; Xilema secundário.

*Aos meus pais, Mauro e Célia,
pelo apoio incondicional.*

*‘ En ningún lugar se encuentra la
naturaleza en su totalidad tanto como en
sus criaturas más pequeñas. ’*

Plinio

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo suporte financeiro (Auxílio à Pesquisa - Proc. 15/14954-1, Coordenadora Profa. Dra. Carmen Regina Marcati).

À Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” (UNESP), ao Instituto de Biociências de Botucatu (IBB) e à Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu (FCA) pela estrutura que permitiu o desenvolvimento da pesquisa.

À Profa. Dra. Carmen Regina Marcati pela orientação, apoio e pelos ensinamentos científicos e pessoais. *Carmen, cresci e amadureci muito durante esse período. Tudo isso graças a você, que me apoiou, me incentivou, me chamou a atenção e me corrigiu. Não existem palavras que traduzam meu agradecimento! Te levarei para sempre no coração!*

Ao Prof. Dr. Marco Antonio P. L. Batalha e à Profa. Dra. Elza Maria Guimarães Santos pela ajuda e desenvolvimento do projeto de doutorado.

À Comissão Técnico-Científica do Instituto Florestal (COTEC), ao Instituto Florestal, à Fundação Florestal e à Administração da Fazenda Palmeira da Serra (Pratânia/SP) pela autorização de coletas nas áreas de estudo.

Aos responsáveis pelas Unidades de Conservação onde foram realizadas as coletas: Dra. Giselda Durigan (Estação Ecológica de Assis), Lauro Francisco Mascarin Junior e Nelson Gallo (Estação Ecológica dos Caetetus) e José Luiz Camargo Maia (Parque Estadual Carlos Botelho). Agradeço também aos funcionários de cada Unidade pela atenção e apoio durante as coletas.

À Liliane Catarina Pereira pelos ensinamentos no laboratório, ajuda, dicas na hora de cortar e montar material e pela companhia durante o período (que achei que seria interminável) de processamento do material.

A Jefferson Luan C. Rodrigues, PIBIC Jr do Laboratório de Anatomia da Madeira da FCA, que me ajudou com o processamento do material e algumas medições.

À Profa. Dra. Tatiane Maria Rodrigues por disponibilizar o Laboratório de Anatomia Vegetal do IBB para as análises histoquímicas e a Juan de Nicolai por me acompanhar durante estas análises.

Ao Prof. Dr. Anselmo Nogueira pela ajuda no desenvolvimento das análises estatísticas, interpretação dos resultados e dicas no texto.

Aos membros da Banca de Qualificação, Profas. Dra. Elza Maria Guimarães Santos, Dra. Patricia Soffiatti e Dra. Silvia Rodrigues Machado pelas contribuições com a melhora do trabalho.

A todos os Professores do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências de Botucatu por todo o conhecimento transmitido durante as disciplinas cursadas.

Aos meus colegas de laboratório Ana Tereza Durão, Fabio Bosio, Jane R. da Silva, José Matheus Santos, Larissa C. Dória, Natalia T. O. de Lara, Paula C. B. Vergílio, Rafaela Prosdocini e Thais Oya pelos momentos de descontração, conversas, discussões de ideias, aprendizagem e troca de informações. Um agradecimento adicional ao Fabio, por me ensinar a coletar e pela ajuda nas coletas em Pratânia; e à Paulinha, por ter viajado comigo para Assis e São Miguel Arcanjo e por toda ajuda nestas coletas. *Vocês formaram a minha família de Botucatu e lembrarei de todos com muito carinho!*

À Samanta J. Dalanhol pela convivência durante estes quatro anos.

A Leandro Augusto M. Gaspar por estar ao meu lado durante os dois últimos anos e por ter aguentado meu infinito mal humor em diversos períodos. *Obrigada por ser meu oposto e sempre me mostrar como é necessário ter calma e paciência e falar baixo e devagar.*

Obrigada também por me ajudar a conferir medidas e tabelas!

A minha família pela torcida e apoio.

Ao meu “ermão” José Antonio Ferraz do Nascimento pela ajuda em campo na Estação Ecológica de Caetetus.

Aos os meus pais, Mauro Antonio do Nascimento e Maria Célia Blagitz F. do Nascimento, pelo apoio inquestionável nas minhas decisões e por fazerem de tudo para a realização dos meus sonhos.

A todos que, de forma direta ou indireta, contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigada,

Marcela Blagitz

Sumário

RESUMO	9
ABSTRACT	11
Introdução Geral	13
Revisão de Literatura	16
1. Estrutura anatômica de caules.....	16
2. Anatomia ecológica do xilema secundário	17
3. Anatomia ecológica do floema secundário e dos tecidos de revestimento.....	23
4. Cerrado	26
5. Mata Atlântica.....	28
6. Espécies estudadas.....	29
6.1 <i>Moquiniastrium polymorphum</i> (Less.) G. Sancho (Asteraceae).....	29
6.2 <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam. (Rutaceae).....	31
Referências Bibliográficas	33
Capítulo 1. Sistema vascular secundário em <i>Moquiniastrium polymorphum</i> (Asteraceae) e <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> (Rutaceae) de ambientes com diferentes regimes pluviométricos e tipos de solo.....	44
Introdução	45
Material e métodos	48
Resultados.....	55
Discussão	73
Conclusão.....	83
Referências Bibliográficas.....	84
Material Suplementar	93
Capítulo 2. O que a casca de <i>Moquiniastrium polymorphum</i> (Asteraceae) e <i>Zanthoxylum rhoifolium</i> (Rutaceae) em diferentes ambientes quanto ao regime pluviométrico nos mostra.....	106
Introdução	107
Material e Métodos.....	108
Resultados.....	112
Discussão	121
Conclusão.....	123
Referências Bibliográficas.....	124
Considerações Finais	129

1 **Nascimento, M.B.F.** Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e
2 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorrem em Cerrado e Mata
3 Atlântica. 2016. TESE DE DOUTORADO – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP –
4 UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, CÂMPUS DE BOTUCATU.

5
6 RESUMO – Avaliar a estrutura anatômica de plantas que crescem em diferentes ambientes é
7 uma maneira de compreender como as plantas se adaptam às variações destes ambientes.
8 Algumas destas adaptações influenciam no transporte de água e de fotoassimilados, na proteção
9 dos tecidos internos, na força mecânica e na capacidade de armazenamento dos tecidos, que são
10 funções associadas ao caule das plantas. Assim, neste trabalho, avaliamos a estrutura caulinar
11 de duas espécies, *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium* que ocorrem
12 simultaneamente em diferentes tipos vegetacionais: o cerrado *sensu stricto*, o cerradão, a
13 floresta estacional semidecídua e a floresta ombrófila densa. Os três primeiros tipos
14 vegetacionais têm um período de seca durante o ano, enquanto que na floresta ombrófila densa
15 o regime pluviométrico é relativamente constante ao longo do ano. Os solos de cada local
16 apresentam diferentes propriedades físicas e químicas e no cerrado *sensu stricto* o fogo é um
17 fator ambiental que pode ocorrer naturalmente. Estes fatores podem influenciar a estrutura
18 anatômica dos tecidos vegetais. Para a descrição anatômica coletamos amostras do caule (a 1,30
19 m do solo) contendo xilema secundário e casca, pelo método não destrutivo, de cinco indivíduos
20 de cada tipo vegetacional, que foram processadas conforme técnicas usuais em anatomia da
21 madeira. Para verificar as diferenças entre os tipos vegetacionais, nós comparamos as
22 características anatômicas por meio de uma análise de variância. Em uma segunda abordagem
23 dos dados, utilizando somente as características quantitativas do sistema vascular, xilema e
24 floema secundários, realizamos uma análise componentes principais, para agrupar os
25 indivíduos estudados e avaliar a similaridade entre os ambientes. Considerando o sistema
26 vascular, em *Z. rhoifolium*, encontramos, no xilema, menor diâmetro de vasos e maior espessura
27 da parede das fibras nos tipos vegetacionais onde há seca sazonal. Onde a disponibilidade de
28 água é constante ao longo do ano, encontramos maior diâmetro de vasos e de tubos crivados.
29 Isto indica que as células condutoras e de suporte nesta espécie parecem contribuir com a
30 segurança do transporte de água onde há seca sazonal, e com a eficiência do transporte de água
31 e de fotoassimilados onde a disponibilidade hídrica é constante. Em *M. polymorphum*,
32 encontramos maior espessura da parede das fibras do xilema e maior altura e largura dos raios
33 do xilema e do floema onde há seca sazonal. Estas características podem estar relacionadas à
34 segurança do transporte de água durante os períodos de menor disponibilidade hídrica. Assim,

35 verificamos que as espécies apresentam respostas distintas dos tipos celulares do sistema
36 vascular conforme a disponibilidade de água dos ambientes, indicando adaptações particulares
37 de cada espécie, no entanto, ambas parecem apresentar características que contribuem com a
38 segurança do transporte de água onde há seca sazonal e eficiência no transporte onde o regime
39 pluviométrico é relativamente constante ao longo do ano. Com a análise de agrupamento foi
40 possível agrupar os indivíduos dos tipos vegetacionais com seca sazonal, indicando
41 similaridade entre eles; e separá-los dos indivíduos do tipo vegetacional com regime
42 pluviométrico constante. Com isso, as características do solo e o regime pluviométrico dos
43 locais, que refletem na disponibilidade de água para as plantas, são fatores que parecem
44 influenciar no agrupamento e separação dos indivíduos entre os tipos vegetacionais. Quanto a
45 região mais externa do caule, não observamos diferenças nos aspectos morfológicos e
46 anatômicos qualitativos do sistema de revestimento entre indivíduos dos tipos vegetacionais,
47 portanto podem apresentar valor taxonômico. O local de origem da primeira periderme, no
48 floema secundário em *M. polymorphum* reflete em casca sulcadas e com aspecto frouxo,
49 enquanto que a origem das camadas subepidérmicas em *Z. rhoifolium* reflete em um aspecto
50 mais uniforme e suave da casca. Nos indivíduos de *M. polymorphum* de todos os tipos
51 vegetacionais, há formação de um ritidoma, enquanto que em *Z. rhoifolium*, a maioria dos
52 indivíduos apresentou uma periderme e eventualmente, houve o desenvolvimento de um
53 ritidoma em alguns indivíduos do cerrado *sensu stricto* e da floresta ombrófila densa. As
54 menores larguras de periderme ou ritidoma nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e cerrado
55 em *Z. rhoifolium*, e a não variação da largura do ritidoma em *M. polymorphum* não evidenciam
56 relação entre maior largura dos tecidos de revestimento e proteção contra o fogo no cerrado
57 *sensu stricto*. No entanto, a menor largura de periderme/ritidoma em *Z. rhoifolium* nos tipos
58 vegetacionais com seca sazonal pode ser adaptativa a estes ambientes, pois facilita a entrada de
59 luz e a ocorrência da fotossíntese caulinar, que por sua vez, utiliza menor quantidade de água
60 para a produção de fotoassimilados.

61

62 **Palavras-chave:** xilema secundário; floema secundário; periderme; anatomia ecológica;
63 sazonalidade pluviométrica

1 **Nascimento, M.B.F.** Stem anatomy of *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e
2 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) that occur in Cerrado and
3 Atlantic Forest. 2016. TESE DE DOUTORADO – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP
4 – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, CÂMPUS DE BOTUCATU.

5
6 ABSTRACT – Evaluating the anatomical structure of plants that growing in different
7 environments is one way to understand how plants adapt to the variations of these
8 environments. Some of these adaptations influence the water and photosynthesis products
9 transport, the protection of inner tissues, the mechanical strength and the tissues storage
10 capacity, which are functions associated with the plants stem. Thus, in this work, we evaluated
11 the anatomical structure of two species, *Moquiniastrum polymorphum* and *Zanthoxylum*
12 *rhoifolium* that occur in different vegetation types simultaneously: the cerrado *sensu stricto*, the
13 *cerradão*, the semi-deciduous forest and the dense rain forest. The first three vegetation types
14 have a dry period during the year, while the dense rain forest has a constant annual rainfall. The
15 soils of each vegetation type have different physical and chemical properties and fire is a
16 naturally occurring environmental factor in the cerrado *sensu stricto*. These factors can
17 influence the anatomical structure of plant body. To the anatomical description, we collected
18 stem samples (1.30 m from the soil) by the non-destructive method containing secondary xylem
19 and bark of five individuals of each vegetative type. These samples were processed following
20 usual techniques in wood anatomy. To verify the differences between vegetation types, we
21 compared the anatomical characteristics using an analysis of variance. In a second data
22 approach, we performed a principal components analysis to group the individuals and to
23 evaluate the similarity between the environments, using the quantitative characteristics of the
24 vascular system, xylem and phloem secondary. Considering the vascular system, in *Z.*
25 *rhoifolium*, we found smaller vessel diameter and thicker xylem fiber walls in the vegetation
26 types where there is seasonal drought. Where water availability is constant throughout the year,
27 we found larger vessel and sieve tubes diameters. This indicates that the conductive and
28 supporting cells, in this species, seem to contribute with safety of water transport in vegetation
29 types where there is seasonal drought, and the efficiency of water and sugar transport where
30 there is a constant water availability. In *M. polymorphum*, we found thicker fiber xylem walls
31 and higher and wider xylem and phloem rays in vegetation types where there is a seasonal
32 drought. This features can be related to the safety of water transport during less water
33 availability periods. Thus, we notice that species present different responses of the vascular
34 system cells according to the water availability of the environments, indicating particular

35 adaptations of each species. However, both species can present characteristics that contribute
36 to the safety of water transport in vegetation types with a dry season and transport efficiency in
37 vegetation type where there is a constant annual rainfall. Using the grouping analysis, it was
38 possible to group the individuals of the vegetation types with seasonal drought, indicating
39 similarity between them, and separating them from the vegetational type individuals with a
40 constant annual rainfall. Thus, the soil characteristics and the rainfall regime of the sites, which
41 reflect water availability to the plants are factors that seem to influence the grouping and
42 separation of individuals among vegetation types. As for the outermost region of the stem, we
43 did not observe differences in morphological and anatomical aspects of the dermal system
44 between vegetation types, therefore they may present taxonomic value. The region of origin of
45 the first periderm, in the secondary phloem in *M. polymorphum*, reflects in a furrowed and loose
46 bark of this species, whereas the origin of the subepidermal layers in *Z. rhoifolium* reflects in a
47 uniform and smooth bark. In individuals of *M. polymorphum* from all vegetative types
48 presented a rhytidome, while in *Z. rhoifolium*, most of the individuals presented only a periderm
49 and eventually developed rhytidome in some individuals of the cerrado *sensu stricto* and dense
50 rain forest. The thinner periderm or rhytidome in cerrado *sensu stricto* and *cerradão* of *Z.*
51 *rhoifolium* individuals and, the non-variation of rhytidome width of *M. polymorphum* do not
52 show relationship between a greater width of the dermal system and protection against the fire
53 in the cerrado *sensu stricto*. However, thinner periderm/rhytidome in *Z. rhoifolium* in the
54 vegetation types with seasonal drought can be adaptive to these environments, since it facilitates
55 the entrance of light and the occurrence of the stem photosynthesis, which, in turn, uses less
56 water for photosynthetic production.

57

58 **Key-words:** secondary xylem; secondary phloem; periderm; ecological anatomy; seasonal
59 rainfall

1 **Introdução Geral**

2 Fatores climáticos e ambientais como disponibilidade de água, tipos de solo, temperatura
3 e umidade podem alterar a estrutura dos diferentes tecidos que compõe o corpo vegetal
4 (Dickison 2000). Interpretar como essas modificações ocorrem nos diferentes ambientes
5 contribuem para o entendimento da adaptação das plantas a estes locais. Algumas destas
6 adaptações influenciam diretamente no transporte de água e de fotoassimilados, na proteção
7 dos tecidos contra altas temperaturas, na força mecânica e na capacidade de armazenamento
8 dos tecidos (Dickison 2000) que são funções associadas ao caule das plantas.

9 Em estágio secundário de desenvolvimento, o caule geralmente é constituído pelos
10 tecidos vasculares secundários (xilema e floema secundários) e pelo sistema de revestimento
11 (periderme ou ritidoma); adicionalmente, podem persistir estruturas do corpo primário, como
12 por exemplo o córtex primário (Evert 2006). No sistema vascular, o xilema secundário tem
13 como função transporte de água, sustentação da planta (força mecânica) e também
14 armazenamento de substâncias (Evert 2006). Estudos que começaram a avaliar a anatomia do
15 xilema secundário datam do século XVII e as primeiras considerações foram acerca de sua
16 estrutura e funcionalidade (Baas 1982). Como os pesquisadores da área há tempos se dedicam
17 a estes estudos, muito é conhecido sobre o xilema secundário e tendências anatômicas em
18 diferentes ambientes já foram descritas para este tecido (Carlquist 1966; Baas 1973; van den
19 Oever et al. 1981; Baas e Carlquist 1985; Barajas-Morales 1985; Carlquist e Hoekman 1985;
20 Dickison e Phend 1985; Fahn et al. 1986; Baas e Schweingruber 1987; Baas et al. 1988; Lindorf
21 1994; Lens et al. 2004).

22 O floema secundário é o tecido responsável pela condução de moléculas orgânicas, íons
23 e hormônios; armazenamento de substâncias e suporte (Evert 2006; Taiz e Zeiger 2013).
24 Embora apresente funções que são fundamentais ao desenvolvimento vegetal, pouco é
25 conhecido sobre tendências conforme o ambiente. Normalmente estudos anatômicos do floema
26 secundário são descritivos e aplicados a avaliações taxonômicas (por exemplo, Richter 1981;
27 Roth 1981; Costa et al. 1997; Soffiatti e Angyalossy-Alfonso 1999; Oskolski e van Wyk 2010)
28 e poucas são as abordagens ecológicas (den Outer 1983; Yáñez-Espinosa et al. 2001; 2008;
29 Vergílio 2015)

30 O sistema de revestimento contribui com a proteção dos tecidos internos do caule e é
31 realizada pela periderme ou ritidoma (Esau 1974; Evert 2006). Um maior desenvolvimento do
32 sistema de revestimento tem sido relacionado à proteção contra o fogo (Alonso e Machado
33 2008; Vergílio 2015); luminosidade, ventos e seca (Roth 1981) e temperatura (Roth 1981;
34 Machado et al. 2005).

35 As abordagens ecológicas com relação à estrutura dos tecidos que compõe o caule das
36 plantas trazem a disponibilidade de água no ambiente como um fator capaz de promover
37 mudanças na anatomia dos tecidos deste órgão vegetal. De uma forma geral, para o xilema
38 secundário, em ambientes xéricos ou com seca sazonal, podemos citar elevado número de vasos
39 por mm², vasos agrupados, vasos estreitos, elementos de vasos curtos, presença de traqueides
40 vasicêntricas ou traqueides vasculares, presença de placa de perfuração escalariforme, presença
41 de espessamento helicoidal na parede dos vasos, pontoações intervasculares pequenas, maior
42 espessura da parede da fibra e raios mais largos; enquanto que em ambientes com
43 disponibilidade hídrica constante, são observados vasos mais largos e em menor número,
44 elementos de vasos longos, placa de perfuração simples (Carlquist 1966, 1985; Baas e Carlquist
45 1985; Barajas-Morales 1985; Carlquist e Hoekman 1985; Fahn et al. 1986; Mina-Rodrigues
46 1986; Lindorf 1994; Ceccantini 1996; Alves e Angyalossy-Alfonso 2000, 2002; Marcati et al.
47 2001; Wheeler et al. 2007; Bosio et al. 2010; Sonsin et al. 2012). Características anatômicas do
48 xilema secundário relacionadas a ambientes xéricos ou com seca sazonal conferem maior
49 segurança do transporte de água pois previnem a implosão dos vasos e o embolismo, evitando
50 que as vias de condução de água sejam inativadas e que ocorra redução do transporte de água
51 (Tyree e Zimmermann 2002; Sperry et al. 2006, 2008), contribuem com a recarga de água nos
52 vasos embolisados (Morris et al. 2016) e armazenam água (Borchert e Pockman 2005). Já, os
53 caracteres em ambientes méxicos estão relacionados a eficiência no transporte de água, ou seja,
54 maior capacidade de transportar maior volume de água por unidade de área, bem como facilitar
55 este transporte (Tyree e Zimmermann 2002; Sperry et al. 2008).

56 Para o floema secundário, relata-se maior proporção de tecido esclerenquimático, maior
57 comprimento da série de parênquima axial, menor comprimento dos elementos de tubo crivados
58 e maior largura dos raios em ambientes savânicos, considerados xéricos, e o oposto para as
59 florestas tropicais, ambientes méxicos (den Outer 1993), indicando a possível influência da
60 disponibilidade de água nas características do floema secundário. No entanto, as contribuições
61 fisiológicas das dimensões ou proporções dos tecidos que constituem este tecido ainda são
62 escassas.

63 Quanto ao tecido de revestimento, um ritidoma mais largo e desenvolvido contribui com
64 uma maior capacidade isolante, uma vez que é constituído por tecidos mortos e espaços
65 intercelulares preenchidos por ar, o que confere uma maior proteção à luminosidade,
66 temperatura, ventos e seca (Roth 1981).

67 Dentre os ambientes que apresentam diferenças na disponibilidade de água, podemos citar
68 tipos vegetacionais do cerrado *sensu lato* e da Mata Atlântica *sensu lato*. Assim, o cerrado *sensu*

69 *stricto* e o cerradão (tipos vegetacionais do cerrado *sensu lato*), bem como a floresta estacional
70 semidecídua (tipo vegetacional da Mata Atlântica *sensu lato*) apresentam uma sazonalidade
71 pluviométrica devido a uma estação seca durante o ano; enquanto que floresta ombrófila densa
72 (tipo vegetacional da Mata Atlântica *sensu lato*) é caracterizada por uma elevada precipitação
73 em todos os meses (Veloso et al. 1991; Ribeiro e Walter 1998; Coutinho 2002; Fernandes
74 2006).

75 Além do regime pluviométrico distinto, estes tipos vegetacionais também diferem nas
76 características físicas e químicas do solo, na estrutura da vegetação e na ocorrência de
77 queimadas naturais. Nos tipos vegetacionais do cerrado, o solo é pobre, predominantemente
78 arenoso, ácido, aluminotóxico e com baixa capacidade de retenção de água (Coutinho 2002;
79 Fernandes 2006). O cerrado *sensu stricto* apresenta vegetação formada pelo estrato herbáceo
80 quase contínuo, interrompido por arbustos e árvores em densidades variáveis e queimadas
81 naturais periódicas, sendo o fogo um de seus aspectos mais característicos e um fator ecológico
82 importante (Klink e Solbrig 1996; Durigan, Franco, et al. 2004). O cerradão é um ambiente em
83 que predominam árvores de maior porte, cujas copas formam um dossel e a incidência do fogo
84 decresce comparada ao cerrado *sensu stricto* (Coutinho 2002; Durigan, Franco, et al. 2004). Em
85 relação aos tipos vegetacionais da Mata Atlântica, os solos da floresta estacional semidecídua
86 e da floresta ombrófila densa variam conforme a sua localidade, porém, no geral, são
87 cambissolos ou latossolos, que podem variar quanto à textura, fertilidade, capacidade de
88 retenção de água e composição química (Ferreira Junior et al. 2012). Quanto a vegetação, a
89 floresta estacional semidecídua é composta por plantas decíduas, semidecíduas e perenifólias
90 (Fernandes 2006) e a floresta ombrófila densa apresenta vegetação composta principalmente
91 por árvores perenifólias, cujas copas se tocam, resultando em um aspecto fechado e denso,
92 mantido durante todo o ano (Veloso et al. 1991).

93 Assim, considerando as diferenças ambientais entre os tipos vegetacionais de cerrado
94 *sensu lato* e da Mata Atlântica *sensu lato*, principalmente no que diz respeito às diferenças no
95 regime pluviométrico, realizamos este trabalho visando à interpretação das adaptações de duas
96 espécies presentes simultaneamente no cerrado *sensu stricto*, cerradão, floresta estacional
97 semidecídua e floresta ombrófila densa. As espécies são *Moquiniastrum polymorphum* (Less.)
98 G. Sancho (Asteraceae) e *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae). Temos dois principais
99 objetivos (i) verificar se há padrões anatômicos do sistema vascular e dos tecidos de
100 revestimento característicos de ambiente com restrição à água (ii) avaliar se as características
101 anatômicas do sistema vascular agrupam os indivíduos de ambiente com restrição à água.

1 Revisão de Literatura

1. Estrutura anatômica de caules

Em crescimento secundário, o caule é constituído pelo xilema secundário, câmbio vascular e casca. No xilema secundário das angiospermas, os elementos de vaso são os responsáveis pelo transporte a longa distância de água e solutos; as fibras realizam sustentação mecânica, embora também ocorra significativa contribuição dos vasos (Evert 2006); e os parênquimas axial e radial contribuem com o armazenamento e mobilização de água e carboidratos, proteção contra infestação de patógenos devido à produção e estoque de metabólitos secundários e inclusões minerais (Evert 2006; Morris e Jansen 2016; Morris et al. 2016). O câmbio vascular é o meristema que origina os tecidos vasculares, sendo o xilema secundário mais interno e o floema secundário voltado para o exterior do caule (Evert 2006).

Casca é o termo utilizado para designar todos os tecidos localizados externamente ao câmbio vascular, portanto engloba floema secundário, tecidos primários que ainda podem persistir, a periderme e tecidos mortos localizados externamente à periderme (Esau 1974; Roth 1981; Evert 2006). Assim, externamente ao câmbio vascular e localizado mais internamente na casca, está o floema secundário. Em angiospermas este é constituído por elementos de tubo crivados associados às células companheiras, células parenquimáticas e esclerenquimáticas (Roth 1981; Evert 2006). Os elementos de tubo crivados transportam moléculas orgânicas (carboidratos, proteínas e aminoácidos), íons e hormônios (Evert 2006; Taiz e Zeiger 2013); o parênquima (axial e radial) armazena e movimenta radialmente nutrientes e água e o esclerênquima confere suporte (Evert 2006). O córtex é o tecido primário que pode persistir em estágio secundário de desenvolvimento e está localizado entre o floema secundário e a periderme. É composto basicamente de células parenquimáticas e elementos que conferem suporte mecânico, como colênquima e esclerênquima (Metcalf e Chalk 1979). A parte mais externa da casca é constituída pela periderme ou ritidoma. A periderme se origina do felogênio, meristema que produz internamente a feloderme e externamente o felema, e o ritidoma que, quando formado, se localiza exteriormente à periderme e é constituído por peridermes formadas anteriormente e tecidos isolados por elas (Esau 1974; Evert 2006). Estes dois tecidos constituem o sistema de revestimento e a sua função é a proteção dos tecidos mais internos (Esau 1974; Roth 1981; Evert 2006).

Estudos que abordam a anatomia caulinar em crescimento secundário podem ser descritivos e aplicados à taxonomia, pois utilizam caracteres anatômicos caulinares dos grupos vegetais para caracterizar e/ou separar espécies dentro de gêneros ou famílias (Richter 1981;

35 Medeiros e Morretes 1994). Nesta mesma linha, devemos ressaltar a importância dos estudos
36 realizados por Dr. Sherwin Carlquist (Carlquist 1984a; 1984b; 1989a; 1989b; 1989c; 1991;
37 1993; 1995; 1996a; 1996b; 1999a; 1999b; 1999c; 2000a; 2000b; 2002; 2005; Carlquist e
38 Hanson 1991; Carlquist e Robinson 1995). As maiores contribuições destes estudos foram para
39 o xilema secundário, pois além dos autores terem descrito a anatomia de espécies de diversos
40 gêneros e famílias, também forneceram informações sobre a evolução dos grupos a partir das
41 características deste tecido e relacionaram a variação da estrutura deste tecido conforme o
42 ambiente e o hábito das espécies. Para a casca, foram descritas características pontuais, por
43 vezes, sem muitos detalhes. Somente para alguns grupos vegetais, como *Ticodendron* e
44 *Gnetum*, características da casca foram usadas para caracterização de gêneros ou espécies,
45 evidenciando sua importância taxonômica (Carlquist 1991, 1996a). Em estudo mais recente e
46 na mesma linha dos estudos mencionados anteriormente, Schweingruber (2006) também
47 descreveu, além das tendências anatômicas do xilema secundário, tendências ecológicas
48 relacionadas ao floema secundário e córtex de espécies da família Brassicaceae (ver item 3 -
49 Anatomia ecológica do floema secundário e dos tecidos de revestimento).

50

51 **2. Anatomia ecológica do xilema secundário**

52 Como já mencionado, o xilema secundário é constituído por diferentes tipos celulares
53 (elementos condutores, fibras e parênquima) e, de uma forma geral, nos estudos de anatomia
54 ecológica deste tecido, as variações observadas na dimensão destes tipos celulares e na sua
55 organização podem refletir as condições do ambiente e revelar estratégias e tendências
56 ecológicas (Dickison 2000).

57 Estudos sobre tendências anatômicas do xilema secundário foram iniciados por Kanehira
58 (1921 *apud* Baas 1982) que comparou floras regionais em Formosa (China) com grandes
59 diferenças ecológicas. Outros estudos de floras pertencentes à Ásia, Europa e América, de locais
60 com diferentes regimes pluviométricos, evidenciaram semelhanças quanto aos caracteres
61 anatômicos do xilema secundário conforme ambientes e, assim, tendências de caracteres
62 relacionados à xeromorfia e mesomorfia foram descritas (Baas e Carlquist 1985; Barajas-
63 Morales 1985; Carlquist 1985; Carlquist e Hoekman 1985; Fahn et al. 1986; Baas e
64 Schweingruber 1987; Lindorf 1994). Estes estudos apresentaram que numerosos vasos por
65 mm², vasos agrupados, vasos estreitos, elementos de vasos curtos, presença de traqueídes
66 vasicêntricas ou traqueídes vasculares, presença de placa de perfuração escalariforme, presença
67 de espessamento helicoidal na parede dos vasos, pontoações intervasculares pequenas, presença

68 de camadas de crescimento bem demarcadas e maior espessura da parede das fibras são
69 características relacionadas à xeromorfia.

70 Numa escala global, Wheeler et al. (2007) corroboraram algumas tendências já descritas
71 para locais mais secos como espessamento helicoidal na parede dos vasos, placa de perfuração
72 escalariforme, vasos mais estreitos e mais numerosos e camadas de crescimento bem
73 demarcadas. Também verificaram que estas características são comumente encontradas em
74 espécies de regiões temperadas. Ademais, os autores chamam a atenção para outros caracteres
75 do xilema secundário que podem ser influenciados pelas condições climáticas de determinadas
76 regiões, como porosidade dos vasos, em que porosidade difusa é mais comum em espécies de
77 clima tropical, enquanto que anéis porosos são típicos de espécies temperadas; e cristais, que
78 são mais comuns em ambientes xéricos.

79 No Brasil, tendências ecológicas foram verificadas em estudos realizado por Alves e
80 Angyalossy-Alfonso (2000; 2002). Camadas de crescimento presentes, vasos múltiplos e em
81 arranjo diagonal/radial foram características associadas às regiões de maior latitude e que
82 apresentam sazonalidade climática, como o sul e sudeste do Brasil (Alves e Angyalossy-
83 Alfonso 2000). Em relação ao parênquima, parênquima axial mais abundante foi relacionado a
84 espécies de menor latitude (região da Amazônia) e em menor abundância em regiões de maior
85 latitude; e os raios tendem a ser unisseriados em espécies de regiões de menor latitude e
86 multisseriados em espécies de maior latitude (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002). Quanto às
87 fibras, aquelas com paredes mais espessas estavam relacionadas positivamente à espécies de
88 regiões de menor latitude e fibras com paredes finas foram relacionadas à espécies de regiões
89 de maior latitude (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002).

90 Em menor escala, Barros et al. (2006) propuseram a utilização de caracteres anatômicos
91 do xilema secundário para interpretação da estrutura da comunidade arbórea de um fragmento
92 de floresta ombrófila densa de terras baixas, tipo vegetacional da Mata Atlântica. Caracteres
93 como camadas de crescimento distintas, porosidade difusa, placas de perfuração simples, fibras
94 de paredes delgadas a espessas, raios com 1 a 3 células de largura e com distribuição de 4 a 12
95 por milímetro linear são encontrados na maioria das espécies, caracterizando um padrão
96 anatômico para a comunidade arbórea. Segundo os autores, a alta incidência de caracteres como
97 vasos mais largos, em menor densidade e com placa de perfuração simples nas espécies
98 estudadas corroborou a literatura para tendências anatômicas de espécies de regiões tropicais
99 de baixa altitude, como floresta ombrófila densa de terras baixas; bem como a alta incidência
100 de camadas de crescimento corroborou a tendência para espécies brasileiras.

101 Em estudos de anatomia ecológica no Brasil, é comum comparar as características
102 anatômicas do xilema secundário em espécies que ocorrem simultaneamente em tipos
103 vegetacionais de diferentes domínios, que apresentam diferenças quanto às condições
104 ambientais. Dentre estes estudos, podemos citar Mina-Rodrigues (1986), Ceccantini (1996),
105 Marcati et al. (2001) e Machado et al. (2007) que compararam a anatomia do xilema secundário
106 de espécies que ocorrem tanto em cerrado *sensu lato* quanto em florestas estacionais
107 semidecíduas (Mata Atlântica *sensu lato*); e Dória et al. (2016) que compararam o xilema
108 secundário de espécies presentes no cerrado *sensu lato* e na Caatinga.

109 Uma outra forma de abordagem é comparar a estrutura anatômica de espécies presentes
110 simultaneamente em tipos vegetacionais distintos que estão em um mesmo domínio geográfico
111 ou presentes em um mesmo tipo vegetacional, porém em regiões que apresentam diferentes
112 condições microclimáticas (Luchi 2004; Denardi e Marchiori 2005; Luchi et al. 2005; Ribeiro
113 e Barros 2006; Longui et al. 2009, 2014; Bosio et al. 2010; Sonsin et al. 2012; Campbell et al.
114 2016). Nestes trabalhos, geralmente são consideradas diferenças na disponibilidade hídrica
115 local, na composição e estrutura do solo, na altitude, na temperatura, e modificações na
116 vegetação nativa (efeito de ações antrópicas) como os fatores que influenciam na anatomia do
117 xilema secundário.

118 Os estudos comparativos citados anteriormente mostram tendências nas características do
119 xilema secundário quanto à disponibilidade de água do ambiente. Camadas de crescimento
120 tendem a estar relacionadas à ambientes xéricos ou com sazonalidade climática, enquanto que
121 tendem a ser ausentes ou menos evidentes em ambientes com clima mais homogêneo ou
122 méxicos (Carlquist e Hoekman 1985; Alves e Angyalossy-Alfonso 2000; Luchi 2004; Marcati
123 et al. 2006). A menor disponibilidade de água em ambientes xéricos pode reduzir a atividade
124 cambial, que reflete em mudanças nas características das células que formam o xilema
125 secundário, demarcando ou evidenciando os anéis de crescimento (Worbes 1995).

126 Caracteres dos vasos geralmente indicam uma relação entre segurança e eficiência no
127 transporte de água conforme a sua disponibilidade no ambiente. Vasos com maiores diâmetros
128 são mais eficientes no transporte de água, pois a taxa de fluxo em um tubo aumenta à quarta
129 potência conforme o seu diâmetro (lei de Hagen-Poiseuille ver Tyree e Zimmermann 2002;
130 Sperry et al. 2008); enquanto que vasos com menor diâmetro são mais seguros, devido a maior
131 força de tensão da água (Zimmermann 1982) e a maior proximidade das paredes que confere
132 maior resistência à implosão (Sperry et al. 2006). Por isso, vasos com maiores e menores
133 diâmetros são associados, respectivamente, a ambientes méxicos e xéricos (Carlquist e
134 Hoekman 1985; Carlquist 2001; Lens et al. 2004; Luchi 2004; Denardi e Marchiori 2005;

135 Wheeler et al. 2007; Bosio et al. 2010; Sonsin et al. 2012). Maior agrupamento dos vasos
136 também tende a estar presente em ambientes xéricos (Carlquist 1984c; 2001; Carlquist e
137 Hoekman 1985; Alves e Angyalossy-Alfonso 2000; Bosio et al. 2010) e foi considerada uma
138 característica relacionada à segurança do transporte, pois o fato de vasos estarem associados a
139 outros vasos pode contribuir como vias alternativas para o fluxo de água quando ocorre o
140 embolismo em um dado elemento de vaso, mantendo a coluna de água intacta, sem interrupção
141 do transporte (Carlquist 1984c; Tyree et al. 1994). No entanto, estudos recentes vêm atribuindo
142 uma maior condutividade e eficiência do uso de água a uma maior conectividade dos vasos,
143 como o índice de agrupamento, por exemplo (Loepfe et al. 2007; Lens et al. 2011). A maior
144 densidade de vasos também pode estar relacionada à segurança do transporte de água, já que é
145 considerada uma forma de aumentar a probabilidade dos vasos se manterem ativos no transporte
146 se ocorrer o embolismo (Carlquist 1977; Fahn et al. 1986), por isso, por muitas vezes, está
147 associada a ambientes xéricos (Barajas-Morales, 1985; Carlquist; Hoekman, 1985; Carlquist,
148 2001; Lens et al., 2004; Denardi; Marchiori, 2005; Wheeler et al., 2007; Sonsin et al., 2012).

149 Elementos de vaso mais curtos também estão relacionados a ambientes xéricos (Carlquist
150 1966; Baas et al. 1983; Carlquist e Hoekman 1985; Lens et al. 2004; Denardi e Marchiori 2005;
151 Bosio et al. 2010), pois são mais resistentes ao colapso e à deformação devido ao fortalecimento
152 fornecido pelas paredes terminais que ficam mais próximas (Carlquist 1977). No entanto, são
153 menos eficientes que os elementos de vaso longos, já que paredes terminais mais próximas
154 reduzem potencialmente a área de pontoações, bem como conferem maior resistência ao fluxo
155 de água, diminuindo a condutividade hidráulica (Sperry et al. 2005, 2006).

156 Tendências ecológicas referentes às dimensões das pontoações intervasculares e radio-
157 vasculares são divergentes. Autores já descreveram menores diâmetros das pontoações
158 intervasculares em ambientes xéricos e maiores diâmetros em ambientes méxicos (Lindorf
159 1994; Luchi 2004; Sonsin et al. 2012) e o contrário também (Longui et al. 2014). Quanto às
160 pontoações radio-vasculares, já foram descritos menores diâmetros nos ambientes xéricos e
161 maiores nos méxicos (Denardi e Marchiori 2005), o contrário dessa relação (Longui et al. 2014)
162 e também estudos em que não foram verificadas diferenças no diâmetro para ambientes xéricos
163 e méxicos (Marcati et al. 2001; Campbell et al. 2016). As características ultraestruturais da
164 membrana das pontoações, como dimensão dos poros, área, espessura, e composição química
165 podem ser muito variáveis e assim explicar esta aparente divergência encontrada na literatura
166 para a dimensão das pontoações. Isto porque têm impacto direto no transporte de água,
167 contribuindo com a eficiência ou segurança do transporte (Lens et al. 2011, 2013; Scholz,
168 Rabaey, et al. 2013). No entanto, ao analisar espécies dois ambientes considerados xéricos,

169 Dória et al. (2016) atribuíram maiores diâmetros das pontoações intervasculares a um
170 investimento em um transporte mais eficiente de açúcares para vasos embolisados, que por sua
171 vez pode promover um mecanismo de reversão do embolismo (Nardini et al. 2011) contribuindo
172 com a segurança no transporte de água nestes ambientes. As observações mostram que mais
173 estudos devam ser realizados para a melhor compreensão da dimensão das pontoações,
174 incluindo análises estruturais e ultraestruturais, no transporte de água.

175 Com relação ao parênquima (axial e radial), informações sobre as tendências ecológicas
176 para a dimensão destes tipos celulares são pouco esclarecidas. Características referentes ao
177 parênquima axial demonstram que os padrões aliforme a confluyente e faixas largas de
178 parênquima axial ocorrem mais comumente nas regiões tropicais do que em regiões temperadas
179 (Wheeler et al. 2007). Os dados descritos para espécies no Brasil, de certa forma, apoiam essa
180 ideia, já que parênquima axial mais abundante, como padrões aliforme e em faixas largas, foram
181 relacionados à espécies de menor latitude (região Amazônica); enquanto que em menor
182 abundância foram relacionados à espécies de regiões de maior latitude, como o Sul e Sudeste
183 (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002). No entanto, foi descrito maior quantidade de parênquima
184 em ambientes considerados mais secos nestas regiões (Denardi e Marchiori 2005; Sonsin et al.
185 2012). Embora tenham sido levantadas algumas tendências quanto ao parênquima axial, pouco
186 tem sido discutido sobre quais vantagens os diferentes tipos de parênquima axial podem
187 oferecer (Morris e Jansen 2016). Atualmente há um crescente interesse em estudos do
188 parênquima axial (ver Spicer 2014), uma vez que a presença de células do parênquima axial,
189 principalmente o paratraqueal, deve, de alguma forma, apresentar alguma função que apoie a
190 condutividade hidráulica (Carlquist 2015). Isto foi previamente constatado por Zheng e
191 Martínez-Cabrera (2013) que encontraram correlação positiva entre proporção de parênquima
192 axial e capacidade hidráulica, devido a maior capacidade de armazenamento e reparação do
193 embolismo. Além disso, o tamanho das células do parênquima axial difere marcadamente entre
194 os grupos de Angiospermas, o que, provavelmente, corresponde as diferenças na funcionalidade
195 (Carlquist 2015), o que pode estar diretamente relacionado a condutividade hidráulica.

196 Quanto aos raios, não há uma tendência anatômica clara para diferentes regiões
197 geográficas com características ambientais distintas (Wheeler et al. 2007). No entanto,
198 considerações podem ser feitas com relação à largura e número de raios por milímetro linear,
199 sendo mais largos e em maior número por milímetro linear nos ambientes xéricos (Alves e
200 Angyalossy-Alfonso 2002; Luchi 2004; Denardi e Marchiori 2005; Bosio et al. 2010; Sonsin et
201 al. 2012). Quanto à altura dos raios, os resultados são bem controversos, podendo ser mais altos
202 ou mais baixos em ambientes xéricos (Barajas-Morales 1985; Denardi e Marchiori 2005). Raios

203 mais altos e largos também foram interpretados como um mecanismo de resistência à seca em
204 espécie do cerrado *sensu lato* (Dória et al. 2016).

205 Embora existam poucas tendências estabelecidas para os parênquimas axial e radial,
206 recentemente trabalhos que avaliam a importância do parênquima do xilema secundário vêm
207 sendo publicados (Morris et al. 2016; Plavcová et al. 2016). Estes trabalhos não estimam as
208 dimensões das células do parênquima axial, tampouco os parâmetros específicos de altura,
209 largura e número de raios, mas consideram a proporção do tecido parenquimático como um
210 todo, incluindo parênquima axial e radial. Morris et al. (2016) avaliaram as proporções de
211 parênquima do xilema secundário em espécies de diferentes grupos vegetais e de diferentes
212 hábitos em regiões tropicais e temperadas. Ao comparar as proporções do parênquima radial e
213 axial separadamente, não encontraram diferença na proporção do parênquima radial entre as
214 espécies das regiões temperadas e tropicais, no entanto, o parênquima axial foi
215 proporcionalmente mais abundante em espécies tropicais, o que levou a maior proporção de
216 parênquima total no xilema secundário das espécies tropicais. Segundo os autores, a maior
217 proporção de tecido parenquimático em espécies tropicais está relacionada ao acúmulo das
218 funções, como o estoque, defesa contra patógenos e resiliência ao dano, que nestas regiões
219 podem ser mais incidentes.

220 Maior proporção de parênquima axial e radial também foi encontrada por Plavcová et al.
221 (2016) em espécies tropicais, quando compararam a fração de parênquima do xilema secundário
222 total com espécies temperadas. No entanto, a maior fração de parênquima nas espécies tropicais
223 não foi relacionada a maior concentração de carboidratos armazenados, indicando que, nestas
224 espécies, o parênquima pode estar mais relacionado ao armazenamento de água, proteção contra
225 o ataque de patógenos ao invés de estar relacionado somente com o armazenamento de
226 carboidratos. Assim, estes autores reforçam a ideia de que é necessário ampliar os estudos que
227 relacionam a funcionalidade do parênquima do xilema secundário em espécies tropicais, já que
228 parece ter um conjunto de funções diversificado.

229 Quanto às fibras, tendências ecológicas globais indicam que fibras com paredes finas
230 tendem a estar presentes em espécies de regiões temperadas e fibras com parede espessa em
231 espécies de regiões tropicais (Wheeler et al. 2007). No Brasil, o espessamento da parede das
232 fibras está relacionado à xeromorfia ou mesomorfia dos ambientes, já que fibras com parede
233 fina são comuns em espécies de ambientes úmidos e fibras com parede espessa presente em
234 espécies que vivem em ambientes mais secos (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002). No
235 levantamento de trabalhos em anatomia ecológica, a maioria dos dados corroboram essa
236 tendência (Fahn et al. 1986; Luchi 2004; Bosio et al. 2010; Sonsin et al. 2012) embora em

237 alguns casos fibras apresentem paredes mais finas em ambientes mais secos (Denardi e
238 Marchiori 2005). Foi constatado uma forte relação entre a área da parede das fibras e resistência
239 à cavitação, sugerindo uma contribuição das fibras na resistência a implosão dos vasos
240 (Jacobsen et al. 2005), isto porque as fibras que estão em contato com os vasos podem reforçar
241 a parede dos vasos diminuindo a probabilidade de ocorrer implosão sob elevadas pressões
242 negativas (Hacke e Sperry 2001; Jacobsen et al. 2005). Assim, em ambientes xéricos onde a
243 pressão negativa do xilema secundário pode levar ao colapso dos vasos, fibras com paredes
244 mais espessas podem contribuir com a segurança do transporte. Resultado complementar foi
245 encontrado por de Micco et al. (2015) ao analisar o diâmetro e a espessura da parede das fibras
246 dentro de um anel de crescimento em ambientes com diferentes índices pluviométricos. Os
247 autores observaram fibras com paredes mais espessas em indivíduos que cresciam em condições
248 xéricas como também observaram fibras com paredes mais espessas a partir do início da
249 formação do lenho tardio, que é quando as condições ambientais são menos favoráveis ao
250 crescimento, em indivíduos que cresciam tanto em ambientes xéricos quanto em méxicos.
251 Segundo os autores isto é resultado da redução da pressão de turgor, que se reflete em células
252 de menor dimensão, e favorece a segurança hidráulica em situações de menor disponibilidade
253 de água.

254 O comprimento das fibras não foi abordado nos estudos de tendências globais (Wheeler
255 et al. 2007) nem no estudo de tendências no Brasil (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002), no
256 entanto, estudos em anatomia ecológica tendem a apresentar que fibras mais curtas são mais
257 comuns em ambientes xéricos (Barajas-Morales 1985; Luchi 2004; Denardi e Marchiori 2005;
258 Bosio et al. 2010). Apesar dessa tendência, nenhuma vantagem funcional relacionada à
259 resistência mecânica foi considerada. De Micco et al. (2015) considera que a espessura da
260 parede e o diâmetro das fibras são características relacionadas à segurança do transporte de
261 água.

262

263 **3. Anatomia ecológica do floema secundário e dos tecidos de revestimento**

264 Como já mencionado, em estágio secundário de desenvolvimento em caules, o floema
265 secundário e os tecidos de revestimento (periderme ou ritidoma) estão localizados externamente
266 ao câmbio vascular, constituindo a casca (Evert 2006). Como estudos anatômicos geralmente
267 avaliam a anatomia da casca, com salvas exceções, que abordam especificamente a anatomia
268 do floema ou do tecido de revestimento, nesta revisão, optaremos por agrupar estes dois tipos
269 de tecidos em um único item.

270 Estudos anatômicos da casca geralmente são descritivos, sendo principalmente voltados
271 à taxonomia. Nesta vertente, devemos ressaltar a importância dos trabalhos da Dra. Ingrid Roth,
272 que descreveu a anatomia da casca de diversas espécies botânicas e publicou, em 1981, o livro
273 “*Structural patterns of tropical barks*”. Neste volume, a anatomia da casca de 271 espécies
274 tropicais pertencentes a 48 famílias é descrita, voltada para uma análise taxonômica. Além deste
275 livro cerca de 40 trabalhos foram publicados desde 1969 pela mesma autora que contribuíram
276 com o conhecimento da anatomia da casca de diversas famílias. Todos estes trabalhos foram
277 complementares ao livro e fazem parte de um estudo geral da estrutura anatômica da casca de
278 espécies da floresta tropical da Venezuela, incluindo mais de 50 famílias e 260 espécies de
279 plantas (Roth 2005).

280 Além dos trabalhos publicados por Ingrid Roth, outros autores avaliaram a cascas de
281 plantas de algumas famílias, como Cupressaceae (De Magistris e Castro 2001) e Brassicaceae
282 (Schweingruber 2006); e gêneros, como *Aniba* (Lauraceae) (Richter 1981), *Centella* (Apiaceae)
283 (Oskolski e van Wyk 2010). Também devemos citar os trabalhos de Sherwin Carlquist (ver
284 item 1 – Estrutura anatômica de caules), que desde a década de 1980, já apresentavam a
285 caracterização da anatomia da casca de espécies pertencentes a diversos gêneros e famílias do
286 mundo todo. No Brasil, podemos citar estudos descritivos da casca para Fabaceae (Costa et al.
287 1997); *Eugenia* (Myrtaceae) (Soffiatti e Angyalossy-Alfonso 1999); e *Psidium cattleianum*
288 Sabine (Myrtaceae) (Rocha et al. 2008). Estes trabalhos ressaltam características que podem
289 apresentar potencial taxonômico da casca, podendo ser utilizadas para identificação de grupos
290 botânicos.

291 Um outro livro que deve ser ressaltado e que descreve o floema secundário de diversas
292 espécies é o “*Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody Dicotyledons*
293 *belonging to 85 families*” publicado em 1959 por Mohammad S. Zahur. Este livro contribuiu
294 para o conhecimento da estrutura do floema secundário de espécies tropicais e temperadas, bem
295 como realizou uma interpretação da evolução dos elementos de tubo crivados, células
296 companheiras e fibras deste tecido. Ao analisar evolutivamente a dimensão destes tipos
297 celulares, Zahur verificou redução do comprimento dos elementos de tubo crivados, do número
298 de áreas crivadas nas paredes terminais e um aumento da dimensão dos poros das áreas crivadas
299 à medida que se avança na escala evolutiva. Quanto ao parênquima não encontrou nenhum sinal
300 evolutivo, pois é extremamente variável entre as espécies e necessita de maiores estudos.

301 Considerando abordagens ecológicas, Roth (1981) também realizou algumas
302 interpretações acerca da estrutura da casca em suas publicações. Quanto ao aspecto externo da
303 casca, afirma que para espécies tropicais é vantajoso apresentar casca com cores mais claras, já

304 que a luz seria refletida em maior escala evitando o superaquecimento dos tecidos internos do
305 caule. Isso explicaria o aspecto esbranquiçado do caule de algumas espécies tropicais expostas
306 à luz. Para espécies temperadas, uma vantagem funcional é apresentarem casca com ritidoma
307 bastante espesso e poroso, com a capacidade de ficar preenchido de ar. Esta camada mais
308 espessa serve como um isolante térmico, evitando que ocorra o congelamento da água presente
309 no xilema e conseqüentemente o embolismo. Casca com ritidoma desenvolvido e aerado
310 também é vantajoso em espécies que crescem isoladas em regiões áridas, estado sujeitas ao
311 vento, à seca, à insolação e ao calor, pois age como isolante térmico e físico. Em espécies de
312 florestas muito úmidas ou que são sujeitas ao alagamento, casca espessa e aerada também
313 apresenta vantagem, já que garante reserva de oxigênio durante o período que ficam submersas,
314 garantindo o processo de respiração.

315 Alonso e Machado (2008) descreveram a anatomia do tecido de proteção secundário
316 (ritidoma) de *Erythroxylum tortuosum* Mart. (Erythroxylaceae), uma espécie comum do cerrado
317 *sensu lato*, que apresenta tolerância ao fogo. Segundo os autores, peridermes formadas em
318 partes jovens do caule e um ritidoma formado por peridermes com súber maciço fornecem um
319 isolamento térmico dos tecidos mais internos e podem explicar a tolerância ao fogo desta
320 espécie. Ainda no cerrado, a formação de ritidoma em caules de *Styrax camporum* Pohl
321 (Styracaceae) foi associado a proteção contra elevadas temperaturas neste ambiente (Machado
322 et al. 2005).

323 Comparando a anatomia da casca de *Stryphnodendron polyphyllum* Mart. (Fabaceae) em
324 dois tipos vegetacionais do cerrado *sensu lato* (cerrado *sensu stricto* e mata de galeria), Vergílio
325 (2015) encontrou nos indivíduos de cerrado *sensu stricto* maior largura da casca, maior
326 proporção de ritidoma, menor proporção de floema condutor e menor diâmetro dos tubos
327 crivados. Com esses achados, concluiu que os indivíduos do cerrado *sensu stricto* apresentam
328 a casca com características de proteção contra o fogo e segurança no transporte de
329 fotoassimilados; e a casca dos indivíduos da mata de galeria se caracteriza pela eficiência da
330 condução de fotoassimilados.

331 Poucos são os estudos que avaliam tendências quando às características do floema
332 secundário ou da casca em diferentes ambientes. Para 463 espécies tropicais (261 gêneros, 31
333 famílias) da Costa do Marfim, África, foi descrito maior proporção de esclerênquima, séries
334 mais curtas do parênquima axial, elementos de tubo crivados mais curtos e raios mais largos
335 em ambientes mais secos, e o oposto foi descrito para ambientes onde a chuva é constante ao
336 longo do ano (den Outer 1993). Apesar destas tendências terem sido observadas, nenhuma
337 discussão funcional foi realizada. Schweingruber (2006) ao avaliar a casca em Brassicaceae,

338 observou que presença de esclereídes constituiu um indicador ecológico, já que espécies
339 presentes nos alpes europeus apresentavam menor quantidade de esclereídes, tanto no floema
340 quanto no córtex, quando comparadas às espécies presentes em áreas áridas, subtropicais ou
341 mediterrâneas. Segundo o autor isto estaria relacionado à disponibilidade de recursos para o
342 crescimento, que nas regiões alpinas parecem ser mais escassos, havendo, portanto, menor
343 investimento no espessamento da parede celular.

344

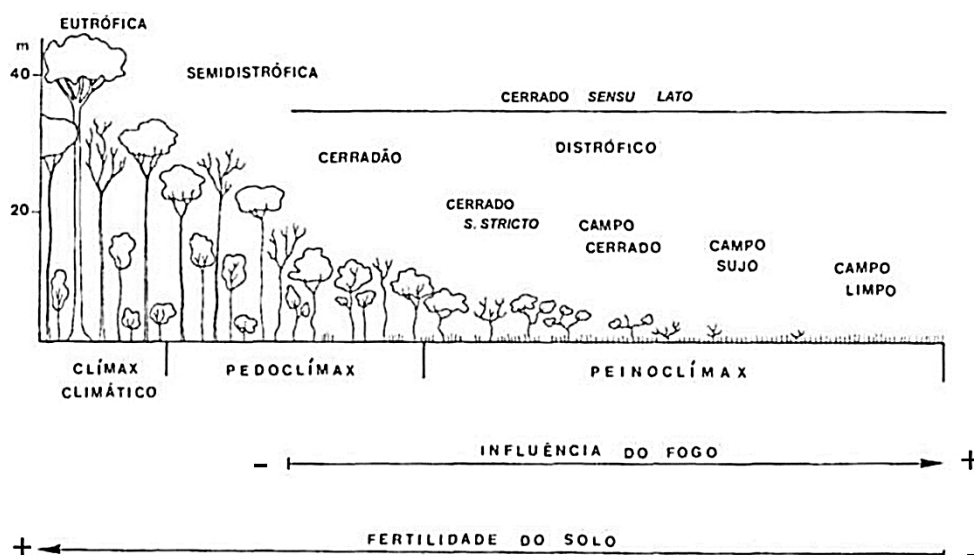
345 **4. Cerrado**

346 O termo cerrado é utilizado em três conotações distintas que devem ser diferenciadas. A
347 primeira, “Cerrado” refere-se ao domínio geográfico localizada na porção central do Brasil, e,
348 portanto, abrange todos os tipos vegetacionais que ali se encontram. A segunda, “cerrado *sensu*
349 *lato*” ou simplesmente “cerrado” se refere ao cerrado enquanto tipo vegetacional, ou seja,
350 considera as formações campestres, savânicas e florestais (do campo limpo ao cerradão). A
351 terceira, “cerrado *sensu stricto*” designa um dos tipos fisionômicos das formações savânicas do
352 cerrado *sensu lato* (Ribeiro e Walter 1998; Batalha 2011).

353 O Cerrado, portanto, domínio geográfico, está localizado no Planalto Central do Brasil,
354 entre 5° e 20° de latitude sul e de 45° a 60° de latitude oeste, e é o segundo maior domínio do
355 país em área (Ribeiro e Walter 1998; Silva et al. 2008; Batalha 2011). Apresenta uma área de
356 2 milhões de km², cerca de 20% a 25% do território nacional, abrangendo área contínua dos
357 estados de Goiás, Tocantins e o Distrito Federal; parte dos estados da Bahia, Ceará, Maranhão,
358 Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Piauí, Rondônia e São Paulo; e também em
359 áreas disjuntas no estado no Amapá, Amazonas, Pará e Roraima ao norte, e Paraná, ao sul (Eiten
360 1972; Ribeiro e Walter 1998).

361 O cerrado *sensu lato* é considerado um mosaico de biomas, composto por campo tropical,
362 savanas e floresta estacional (Batalha 2011). Como principais tipos vegetacionais do cerrado
363 *sensu lato* podemos citar: campo limpo (bioma dos campos tropicais) caracterizados por estrato
364 herbáceo contínuo, com pequenos arbustos em baixas densidades; campo sujo, o campo cerrado
365 e o cerrado *sensu stricto* (bioma savana) caracterizados por estrato herbáceo quase que
366 contínuo, interrompido por arbustos e árvores em densidades variáveis; e o cerradão (bioma
367 floresta estacional) onde predominam árvores de maior porte, cujas copas formam um dossel
368 (ver Batalha, 2011). Este mosaico de vegetações do cerrado *sensu lato* é determinado,
369 principalmente, por manchas de solo mais ou menos pobres e pela frequência, época ou
370 intensidade das queimadas em cada local: vegetações campestres apresentam menor fertilidade
371 do solo e maior incidência de fogo e à medida que se dá a transição para as vegetações savânicas

372 e florestal, a fertilidade do solo aumenta e a incidência do fogo decresce (Coutinho 2002; Fig.
 373 1). Eiten (1972) e Ribeiro e Walter (1998) comentaram que além destes fatores, a química,
 374 física e disponibilidade de água do solo, a geomorfologia, a topografia, a latitude, a
 375 profundidade do lençol freático, o pastejo e outros fatores antrópicos são fatores que
 376 influenciam a distribuição dos tipos vegetacionais no cerrado *sensu lato*.



377
 378 Fig. 1. Tipos de vegetação do cerrado *sensu lato* e diferença da influência dos fatores ambientais
 379 nestes tipos vegetacionais segundo L. M. Coutinho (Extraído e adaptado de Coutinho 2002).

380
 381 Nesta revisão, realçaremos as características vegetacionais, climáticas e edáficas do
 382 cerrado *sensu stricto* e do cerradão, tipos vegetacionais considerados neste estudo. O cerrado
 383 *sensu stricto* caracteriza-se pela presença de árvores baixas (3 a 6 metros de altura), inclinadas,
 384 tortuosas, com ramificações irregulares e retorcidas (Ribeiro e Walter 1998; Durigan, Franco,
 385 et al. 2004). Durante a estação seca, a biomassa seca depositada sobre a superfície do solo,
 386 juntamente com a queda de raios favorecem a ocorrência de incêndios, portanto queimadas
 387 ocorrem naturalmente (Klink e Solbrig 1996; Simon e Pennington 2012). Quanto às condições
 388 edáficas, o solo do cerrado *sensu stricto* é do tipo latossolo, de forte a moderadamente ácido
 389 (pH 4.5 – 5.5), com carência dos nutrientes essenciais, principalmente fósforo e nitrogênio,
 390 médio a alto teor de alumínio e média a baixa taxa de matéria orgânica (Ribeiro e Walter 1998).

391 Já o cerradão é uma formação florestal, com predomínio de árvores, de 50 a 90% de
 392 cobertura arbórea (árvores de 8 a 15 m) que formam um dossel predominantemente contínuo
 393 (Ribeiro e Walter 1998). No sub-bosque encontram-se indivíduos jovens de espécies arbóreas,
 394 arbustos e espécies herbáceas que toleram a sombra, além de gramíneas, bromélias terrestres,
 395 cipós e bambus (Durigan, Franco, et al. 2004). O tipo de solo que predomina é o latossolo,

396 levemente ácido, com maior fertilidade, comparada com cerrado *sensu stricto* (Ribeiro e Walter
397 1998; Coutinho 2002).

398 O clima da região central do Brasil, onde a maior parte do domínio Cerrado está inserido
399 é caracterizado pela presença de invernos secos e verões chuvosos (Eiten 1994). Assim, sempre
400 existe uma sazonalidade pluviométrica: durante os meses de outubro a março a precipitação
401 mensal é elevada, caracterizando a estação chuvosa e durante os meses de abril a setembro, o
402 volume pluviométrico mensal reduz, evidenciando uma estação seca (Coutinho 2002). A
403 variação térmica média anual é pequena, no entanto, nas regiões de clima subtropical, durante
404 a estação seca, também ocorre a redução das médias térmicas mensais (Coutinho 2002).

405

406 5. Mata Atlântica

407 O domínio Mata Atlântica está entre as latitudes de 6 e 30° S, acompanhando toda a faixa
408 litorânea brasileira, desde o Rio Grande do Sul até o Amapá e atingindo largura variada, com
409 penetrações extensas nos estados de Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio
410 Grande do Sul (Fernandes 2006). Originalmente ocupava uma área de aproximadamente 1,3
411 milhão de km², correspondendo a 15% da superfície do país (Campanili e Schäffe 2010), no
412 entanto, hoje a vegetação nativa está reduzida a 11,7% de sua cobertura original (Ribeiro et al.
413 2009).

414 Devido a composição diversificada da vegetação, o domínio da Mata Atlântica também
415 pode ser considerado um complexo de biomas (Scarano 2002; Coutinho 2006). A Mata
416 Atlântica *sensu lato* abrange tipos distintos de formações florestais: a floresta ombrófila densa,
417 também denominada Floresta Atlântica *sensu stricto*; a floresta ombrófila mista; e as florestas
418 estacionais decíduas e semidecíduas (Joly et al. 1999; Oliveira-Filho e Fontes 2000). Além
419 destes tipos florestais que pertencem à vegetação de florestas tropicais pluviais (florestas
420 ombrófilas densa e mista) e à vegetação de floresta tropical estacional (floresta estacional
421 semidecídua e decídua), no domínio da Mata Atlântica ainda são encontrados os manguezais e
422 as florestas de restinga (inundável e não-inundável), vegetações de floresta tropical pluvial; e
423 os campos de altitude e formações rupestres (Joly et al. 1999; Coutinho 2006).

424 Neste trabalho estudaremos a floresta estacional semidecídua e floresta ombrófila densa,
425 que serão consideradas nesta revisão. A floresta estacional semidecídua é definida por parte da
426 vegetação (20% a 50% das espécies de todo o conjunto florestal) perder parte das folhas durante
427 a estação seca (Veloso et al. 1991). Este tipo florestal se estende pelo planalto centro sul do
428 interior do Brasil, numa altitude de 600 a 800 m (Leitão-Filho e Morellato 1997). A vegetação
429 é composta por árvores com 20 a 30 m de altura, regular desenvolvimento do estrato inferior,

430 além de lianas, epífitas e samambaias (Fernandes 2006). O clima na floresta estacional é
431 caracterizado por apresentar dois períodos distintos de influência climática: um período com
432 chuvas acentuadas e um período com menor volume pluviométrico (Veloso et al. 1991;
433 Oliveira-Filho e Fontes 2000; Fernandes 2006) justificando a perda das folhas das espécies
434 durante a estação seca. A precipitação total anual é em torno de 1600 mm e a temperatura média
435 anual de 16 °C (Fernandes 2006).

436 O termo ‘ombrófila’ é de origem grega e significa “amigo das chuvas” (Veloso et al.
437 1991), portanto as florestas ombrófilas são encontradas em regiões com elevada precipitação
438 regularmente distribuída durante o ano, o que determina uma situação praticamente sem período
439 seco (0 a 60 dias) (Veloso et al. 1991; Ivanauskas e Assis 2012). A cobertura original da floresta
440 ombrófila se estendia do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul, acompanhando o litoral
441 (Ivanauskas e Assis 2012). A vegetação é caracterizada por um dossel composto principalmente
442 por árvores perenifólias, cujas copas se tocam, resultando em um aspecto fechado e denso,
443 mantido durante todo o ano; apresenta abundância de lianas lenhosas e de epífitas (Veloso et
444 al. 1991). O clima apresenta elevadas temperatura, com média anual de 25 °C, e precipitação,
445 cerca de 1700 a 2500 mm anuais (Fernandes 2006; Ivanauskas e Assis 2012). Está localizada a
446 800 – 1000 metros de altitude e em alguns pontos pode até chegar a 1700 m (Morellato e
447 Haddad 2000; Fernandes 2006).

448 Os tipos e características do solo são bastante variáveis devido a grande extensão e
449 diversidade de relevo (Fernandes 2006), por isso não é possível especificar estas características
450 conforme os tipos florestais. Geralmente para florestas densas de elevadas altitudes com
451 topografia plana ou pouco inclinada são associados solos do tipo cambissolos, que apresentam
452 drenagem de água moderada, textura franco-argilo-arenosa e fertilidade superficial; para
453 florestas abertas de elevadas altitudes e topografia pouco íngremes são associados latossolos
454 câmbicos que são bem drenados, distróficos, apresentam textura argilosa e pH elevado; para
455 florestas abertas de baixas altitudes são registrados latossolos típicos, que são acentuadamente
456 drenados, distróficos com textura argilosa, alto teor de Al^{3+} e elevada acidez (Ferreira Junior et
457 al. 2012).

458

459 **6. Espécies estudadas**

460 **6.1 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae)**

461 *Moquiniastrum polymorphum* (Fig. 2) é espécie arbórea de médio porte, popularmente
462 conhecida como candeia ou cambará e está presente desde a Bahia até o sul do Brasil (Lorenzi

463 2014), nas vegetações de cerrado *sensu lato*, matas de galeria, florestas estacionais e ombrófilas
464 (Lorenzi 2014; Flora do Brasil 2020 - *em construção*).

465



466

467 Fig. 2. *Moquiniastrum polymorphum*. a. Aspecto geral da planta: árvore com caule e ramos
468 tortuosos b. Folhas lanceoladas com face adaxial verde brilhante e abaxial esbranquiçadas c.
469 Frutos do tipo aquênio ainda reunidos nos capítulos.

470

471 *M. polymorphum* apresenta caule e ramos tortuosos, casca espessa e fissurada (Fig. 2A),
472 folhas simples, lanceoladas ou oblongo-lanceoladas com a base arredondada e ápice agudo,
473 face adaxial verde brilhante e face abaxial esbranquiçada (Fig. 2B) (Durigan, Baitello, et al.
474 2004; Sonsin et al. 2014). As suas flores são brancas, reunidas em capítulos e o fruto é do tipo
475 aquênio (Fig. 2C) (Durigan, Baitello, et al. 2004) que se dispersa pelo vento (Santos 2014).

476

477

Quanto ao padrão de queda de folhas, *M. polymorphum* é uma espécie semidecídua ou decídua, e no *sensu lato* apresenta picos de queda foliar de maio a setembro e brotação irregular

478 por todo o ano (Pilon et al. 2015). Floresce nos meses de outubro a dezembro e frutifica entre
479 dezembro e fevereiro (Lorenzi 2014).

480 *M. polymorphum* apresenta papel importante na restauração ecológica e reflorestamento
481 de áreas degradadas, pois apresenta preferência por terrenos arenosos e pobres (Lorenzi 2014)
482 e se mostra resistente às condições ambientais inóspitas de ambientes extremos (Santos 2014).
483 Assim, é capaz de colonizar inicialmente um ambiente alterado, criando condições para o
484 estabelecimento de outras espécies que necessitam de algum tipo de sombreamento para
485 germinarem (Neves e Peixoto 2008). Somando à relevância ecológica, verifica-se sua
486 importância medicinal e farmacológica, pois foi constatada a utilização das folhas e da casca
487 na medicina tradicional no combate a doenças do sistema respiratório (Bueno et al. 2005).

488 O lenho de *M. polymorphum* é moderadamente denso, compacto e apresenta grande
489 resistência ao apodrecimento e durabilidade ao ar livre e condições adversas, assim, é utilizado
490 em obras imersas, pontes, rodas d'água, mourões de cerca, pois resistem a dezenas de anos
491 (Durigan et al. 1997; Lorenzi 2014). A análise química do lenho evidenciou baixa concentração
492 de extrativos, porém a composição destes extrativos, aliados à baixa porosidade, são indícios
493 que podem justificar a alta resistência e durabilidade deste lenho (Lima et al. 2007).

494

495 **6.2 *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae)**

496 *Zanthoxylum rhoifolium* (Fig. 3) é espécie arbórea, popularmente conhecida como
497 mamica-de-porca ou mamica-de-cadela e está presente em todos os domínios brasileiros:
498 Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa, Pantanal (Melo e Zickel 2004; Pirani e
499 Groppo 2010).

500 *Z. rhoifolium* apresenta caule e ramos aculeados (Fig. 3A) e a superfície da casca é pouco
501 suberosa, pardo-acinzentada com estrias, lenticelas em linhas horizontais. Suas folhas são
502 compostas pari ou imparimpinadas, alternas espiraladas, podendo apresentar, folíolos oblongos
503 com base arredondada e ápice acuminado (Fig. 3B) apresentando pontoações translúcidas
504 (Melo e Zickel 2004; Pirani e Coppo 2010). Apresenta inflorescência no ápice do ramo ou nas
505 axilas de folhas superiores com flores creme-esverdeadas e fruto globoso (Fig. 3C) com
506 sementes enegrecidas (Costa et al. 2014).



507

508 Fig. 3. *Zanthoxylum rhoifolium*. a. Aspecto geral de uma planta: árvore com caule ereto. b.
509 Folha composta e folíolos oblongos. c. Frutos globosos ainda verdes.

510

511 Quanto ao padrão de queda de folhas, *Z. rhoifolium* é uma espécie semidecídua; floresce
512 durante os meses de outubro e novembro e frutifica de março a junho (Lorenzi 2014). No
513 cerrado *sensu lato* pode passar mais de um ano sem florescer e frutificar (Batalha et al. 1997).

514 Espécies do gênero *Zanthoxylum* são amplamente utilizadas medicina tradicional e
515 atualmente vêm apresentando interesse para a farmacologia, pois é fonte de vários compostos
516 químicos como alcaloides, amidos, flavonoides, esteroides e terpenos (Medhi et al. 2013). A
517 casca de *Z. rhoifolium*, é utilizada como tônico, anti-inflamatória, antibiótica e analgésica
518 devido a alta incidência de alcaloides (Medhi et al. 2013; Tavares et al. 2014). Além da
519 importância farmacológica, é recomendada para reflorestamento de áreas degradadas, uma vez
520 que é pioneira e tem preferência por áreas abertas (Lorenzi 2014).

521 O lenho de *Z. rhoifolium* é leve, flexível e pouco durável em contato com solo e umidade
522 e é utilizado na construção civil, carpintaria, confecção de carroceira, ripas e para cabos de

523 ferramentas e instrumentos agrícolas, lenha e carvão (Costa et al. 2014; Lorenzi 2014). Além
524 disso, a espécie apresenta potencial para estudos dendrocronológicos, pois no lenho são
525 registrados anéis de crescimento bem demarcados e a largura destes anéis já foram
526 correlacionados positivamente com a precipitação anual (Nutto e Watzlawick 2002).

527

528 **Referências Bibliográficas**

529 **Alonso AA, Machado SR. 2008.** Stem protective tissue in *Erithroxylum tortuosum*
530 (Erythroxylaceae), a fire tolerant species from Cerrado. *IAWA Journal* **29**: 69 – 77.

531 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2000.** Ecological trends in the wood anatomy of some
532 Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **21**: 3–30.

533 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2002.** Ecological trends in the wood anatomy of some
534 Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibers. *IAWA Journal* **23**: 391–418.

535 **Angyalossy V. 2006.** O floema secundário em espécies arbóreas. Tese de Livre Docência,
536 Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

537 **Arbellay E, Fonti P, Stoffel M. 2012.** Duration and extension of anatomical changes in wood
538 structure after cambial injury. *Journal of Experimental Botany* **63**: 3271–3277.

539 **Arend M, Fromm J. 2007.** Seasonal change in the drought response of wood cell development
540 in poplar. *Tree physiology* **27**: 985–992.

541 **Astolfo F, Camargo MBP, Pedro Júnior MJ, Pallone Filho WJ. 2004.** Probabilidade de
542 ocorrência de geadas no Estado de São Paulo. *O Agrônomo* **56**: 10–11.

543 **Baas P. 1973.** The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and
544 phylogenetic significance. *BLUMEA* **21**: 193 – 258.

545 **Baas P. 1982.** Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy: History and
546 perspectives. In: Baas P, ed. *New perspectives in wood anatomy*. Leiden: The Hague Martinus
547 Nijhof Publishers, 252.

548 **Baas P, Carlquist S. 1985.** A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of
549 Southern California and Israel. *IAWA Journal* **6**: 349 – 353.

550 **Baas P, Essel PM, van der Westen MET, Zandee M. 1988.** Wood anatomy of the Oleaceae.
551 *IAWA Bulletin n. s.* **9**: 103–182.

552 **Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA. 2004.** Evolution of xylem physiology. In:
553 Hemsley AR, Poole I, eds. *The Evolution of Plant Physiology*. Amsterdam: Elsevier Academic
554 Press, 273–295.

555 **Baas P, Schweingruber FH. 1987.** Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs
556 and climbers from Europe. *IAWA Bulletin n.s.* **8**: 245 – 274.

- 557 **Baas P, Werker E, Fahn A. 1983.** Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin*.
558 **4:** 141 – 159.
- 559 **Barajas-Morales J. 1985.** Wood structural differences between trees of two tropical forests in
560 Mexico. *IAWA Bulletin n.s.* **6:** 355–364.
- 561 **Barros CF, Marcon-ferreira ML, Callado CH, Lima HRP, Cunha M, Marquete O, Costa**
562 **CG. 2006.** Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea
563 da Reserva Biológica Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* **53:** 443–460.
- 564 **Batalha MA. 2011.** O cerrado não é um bioma. *Biota Neotropica* **11:** 21–24.
- 565 **Batalha MA, Aragaki S, Mantovani W. 1997.** Variações fenológicas das espécies do Cerrado
566 em Emas (Pirassununga, SP). *Acta Botanica Brasilica* **11:** 61–78.
- 567 **Bosio F, Soffiatti P, Boeger MRT. 2010.** Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana*
568 (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná State, Brazil. *IAWA Journal* **31:** 179–
569 190.
- 570 **Bueno NR, Castilho RO, Brito R, Pott A, Pott VJ, Scheidt GN, Batista MS. 2005.** Medicinal
571 plants used by the Kaiowá and Guarani indigenous populations in the Caarapó Reserve, Mato
572 Grosso do Sul, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* **19:** 39–44.
- 573 **Campanili M, Schäffe WG. 2010.** *Mata Atlântica: patrimônio nacional dos brasileiros*.
574 Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 408p.
- 575 **Campbell G, Rabelo GR, Da Cunha M. 2016.** Ecological significance of wood anatomy of
576 *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a tropical dry forest. *Acta Botanica Brasilica* **30:**
577 124–130.
- 578 **Carlquist S. 1966.** Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors
579 controlling wood evolution. *Aliso* **6:** 25–44.
- 580 **Carlquist S. 1977.** Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American*
581 *Journal of Botany* **64:** 887 – 896.
- 582 **Carlquist S. 1984a.** Wood and stem anatomy of *Bergia suffruticosa*: Relationships of
583 Elatinaceae and broader significance of vascular tracheids, vasicentric tracheids, and fibriform
584 vessel elements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71:** 232–242.
- 585 **Carlquist S. 1984b.** Wood and stem anatomy of Lardizabalaceae, with comments on the vining
586 habit, ecology and systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* **88:** 257–277.
- 587 **Carlquist S. 1984c.** Vessel grouping in dicotyledon wood: Significance and relationship to
588 imperforate trachery elements. *Aliso* **10:** 505–525.
- 589 **Carlquist S. 1985.** Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora
590 of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* **11:** 37 – 68.

- 591 **Carlquist S. 1989a.** Wood and bark anatomy of Empetraceae; comments on paedomorphosis
592 in woods of certain small shrubs. *Aliso* **12**: 497–515.
- 593 **Carlquist S. 1989b.** Wood and bark anatomy of the new world species of *Ephedra*. **12**: 441 –
594 483.
- 595 **Carlquist S. 1989c.** Wood and bark anatomy of *Degeneria*. *Aliso* **12**: 485 – 495.
- 596 **Carlquist S. 1991.** Wood and bark anatomy of *Ticodendron*: Comments on relationships.
597 *Annals of the Missouri Botanical Garden* **78**: 96–104.
- 598 **Carlquist S. 1993.** Wood and bark anatomy of Aristolochiaceae; Systematic and habitat
599 correlations. *IAWA Journal* **14**: 341–357.
- 600 **Carlquist S. 1995.** Wood and bark anatomy of Ranunculaceae (including Hydrastis) and
601 Glaucidiaceae. *Aliso* **14**: 65–84.
- 602 **Carlquist S. 1996a.** Wood, bark and stem anatomy New World species of *Gnetum*. *Botanical*
603 *Journal of the Linnean Society* **120**: 1 – 19.
- 604 **Carlquist S. 1996b.** Wood and bark anatomy of lianoid Indomalaysian and Asiatic species of
605 *Gnetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 1–24.
- 606 **Carlquist S. 1999a.** Wood anatomy, stem anatomy, and cambial activity of *Barbeuia*
607 (Caryophyllales). *IAWA Journal* **20**: 431–440.
- 608 **Carlquist S. 1999b.** Wood and bark anatomy of Schisandraceae: Implications for phylogeny,
609 habit, and vessel evolution. *Aliso* **18**: 45–55.
- 610 **Carlquist S. 1999c.** Wood and stem anatomy of *Stegnosperma* (Caryophyllales); phylogenetic
611 relationships; nature of lateral meristems and successive cambial activity. *IAWA Journal* **20**:
612 149–163.
- 613 **Carlquist S. 2000a.** Wood and bark anatomy of Achatocarpaceae. *Sida* **19**: 71–78.
- 614 **Carlquist S. 2000b.** Wood and bark anatomy of *Takhtajania* (Winteraceae); phylogenetic and
615 ecological implications. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **87**: 317–322.
- 616 **Carlquist S. 2001.** *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary*
617 *aspects of dicotyledon wood*. Santa Barbara: Springer.
- 618 **Carlquist S. 2002.** Wood and bark anatomy of Myricaceae: relationships, generic definitions,
619 and ecological interpretations. *Aliso* **21**: 7–29.
- 620 **Carlquist S. 2005.** Wood and bark anatomy of Muntingiaceae: A phylogenetic comparison
621 within Malvales *s.l.* *Brittonia* **57**: 59–67.
- 622 **Carlquist S. 2015.** Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial
623 parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**: 291–321.
- 624 **Carlquist S, Hanson MA. 1991.** Wood and stem anatomy of Convolvulaceae: a survey. *Aliso*

- 625 **13**: 51–94.
- 626 **Carlquist S, Hoekman DA. 1985.** Ecological wood anatomy of the woody Southern
627 Californian flora. *IAWA Bulletin* **6**: 319–347.
- 628 **Carlquist S, Robinson AA. 1995.** Wood and bark anatomy of the african species of *Gnetum*.
629 *Botanical Journal of the Linnean Society* **118**: 123–137.
- 630 **Ceccantini G. 1996.** Anatomia ecológica do lenho de espécies de cerrado e mata. Dissertação
631 de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- 632 **Costa CG, Coradin VTR, Czarneski CM, Pereira BAS. 1997.** Bark anatomy of arborescent
633 Leguminosae of cerrado and gallery forest of Central Brazil. *IAWA Journal* **18**: 385–399.
- 634 **Costa CC, Martins-da-Silva RC V., Groppo M, Macieira AP, Carvalho LT, Gomes JI,**
635 **Margallo LF. 2014.** *Conhecendo espécies de planta da Amazônia: tamanqueira (Zanthoxylum*
636 *rhoifolium Lam. - Rutaceae)*. EMPRAPA. Belém.
- 637 **Coutinho LM. 1977.** Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. II As queimadas e a dispersão
638 de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. : 57 – 64.
- 639 **Coutinho LM. 2002.** O bioma do cerrado. In: Klein AL, ed. *Eugen Warming e o cerrado*
640 *brasileiro*. São Paulo: UNESP. Imprensa Oficial do Estado, 77 – 92.
- 641 **Coutinho LM. 2006.** O conceito de bioma. *Acta Botanica Brasilica* **20**: 13–23.
- 642 **Denardi L, Marchiori JNC. 2005.** Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx*
643 *salicifolius*. *Ciência Florestal* **15**: 119–127.
- 644 **Dickison WC. 2000.** *Integrative Plant Anatomy*. San Diego: Academic Press.
- 645 **Dickison WC, Phend KD. 1985.** Wood anatomy of the Styracaceae: evolutionary and
646 ecological considerations. *IAWA Bulletin n.s.* **6**: 3 – 22.
- 647 **Dória LC, Lima RS, Batalha MA, Podadera DS, Marcati CR. 2016.** Do woody plants of the
648 Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora*. **224**: 244 - 251
- 649 **Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF. 2004.** *Plantas do Cerrado Paulista:*
650 *imagens de uma paisagem ameaçada*. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica.
- 651 **Durigan G, Figliolia MB, Kawabata M, Garrido Mao, Baitello JB. 1997.** *Sementes e mudas*
652 *de árvores nativas*. São Paulo: Páginas e Letras Editora e Gráfica.
- 653 **Durigan G, Franco GADC, Siqueira MF. 2004.** A vegetação dos remanescentes de cerrado
654 no estado de São Paulo. In: Bitencourt MD, Mendonça RC, eds. *Viabilidade de conservação*
655 *dos remanescentes de cerrado no Estado de São Paulo*. São Paulo: Annablume, 29 – 56.
- 656 **Eiten G. 1972.** The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* **38**: 201 – 327.
- 657 **Eiten G. 1994.** Vegetação do cerrado. In: Pinto MN, ed. *Cerrado - caracterização, ocupação*
658 *e perspectivas*. Brasília: Editora da Universidade de Brasília, 17 – 73.

- 659 **Esau K. 1974.** *Anatomia das plantas com sementes*. São Paulo: Blucher.
- 660 **Evert RF. 2006.** *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their*
661 *Structure, Function and Development*. (3 ed). New Jersey: John Wiley & Sons.
- 662 **Fahn A, Werker E, Baas P. 1986.** *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from*
663 *Israel and adjacent regions*. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities
- 664 **Fernandes A. 2006.** *Fitogeografia Brasileira: províncias florísticas*. Fortaleza: Realce Editora
665 e Indústria Gráfica.
- 666 **Ferreira Junior WG, Schaefer CEGR, Silva AF. 2012.** Uma visão pedogeomorfológica
667 sobre as formações florestais da Mata Atlântica. In: Martins SV. ed. *Ecologia de Florestas*
668 *Tropicais do Brasil*. Viçosa: Editora UFV, 141–174.
- 669 **Flora do Brasil 2020.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:
670 <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB130869>>. Acesso em: 04 abril 2016.
- 671 **Goodland R. 1971.** A physiognomic analysis of the Cerrado vegetation of Central Brasil.
672 *Journal of Ecology* **59**: 411–419.
- 673 **Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant*
674 *Ecology, Evolution and Systematics* **4**: 97 – 115.
- 675 **Ivanauskas NM, Assis MC. 2012.** Formações florestais brasileiras. In: Martins S V, ed.
676 *Ecologia de Florestas Tropicais do Brasil*. Viçosa: Editora UFV, 107–140.
- 677 **Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005.** Do xylem fibers affect
678 vessel cavitation resistance? *Plant physiology* **139**: 546–56.
- 679 **Joly CA, Aidar MPM, Klink CA, McGrath DG, Moreira AG, Moutinho P, Nepstad DC,**
680 **Oliveira AA, Pott A, Rodal MJN, Sampaio EVSB. 1999.** Evolution of the Brazilian
681 phytogeography classification systems: Implications for biodiversity conservation. *Ciência e*
682 *Cultura* **51**: 331–348.
- 683 **Klink CA, Solbrig OT. 1996.** Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do Cerrado. In:
684 Sarmiento G, Cabido M, eds. *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en*
685 *América Latina*. Mérida: Cytel y Cielat, 231 – 244.
- 686 **Leitão-Filho HF, Morellato LPC. 1997.** Semideciduous forests of southeastern Brazil-Serra
687 do Japi. In: Davis SD, Heywood VH, Hertera-MacBride O, Villa-Lobos J, Hamilton AC, eds.
688 *Centers for plant diversity: a guide and strategy for their conservation*. Washington, DC:
689 IUCN/ WWF, 381 – 384.
- 690 **Lens F, Luteyn JL, Smets E, Jansen S. 2004.** Ecological trends in the wood anatomy of
691 Vaccinioideae (Ericaceae *s.l.*). *Flora* **199**: 309–319.
- 692 **Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011.** Testing hypotheses

- 693 that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*.
694 *New Phytologist* **190**: 709–723.
- 695 **Lima SR, Oliveira GS, Morais SAL, Nascimento EA, Chang R. 2007.** Estudos dos
696 constituintes macromoleculares, extrativos voláteis e compostos fenólicos da madeira de
697 candeia - *Moquinia polymorpha* (Less.) D.C. *Ciência Florestal* **17**: 145 – 155.
- 698 **Lindorf H. 1994.** Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest.
699 *IAWA Journal* **15**: 361–376.
- 700 **Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M. 2007.** The relevance of xylem network
701 structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology* **247**: 788–
702 803.
- 703 **Longui EL, Assad A, Arzolla FARDP, Vilela FESP, Baitello JB, Lima IL, Florsheim SMB.**
704 **2014.** Ecological wood anatomy of *Ocotea curucutuensis*. *IAWA Journal* **35**: 356–362.
- 705 **Longui EL, Bufalo A, Aguiar OT de, Lima IL, Florsheim SMB. 2009.** Anatomia comparada
706 do lenho de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.). *Hoehnea* **36**: 715–724.
- 707 **Lorenzi H. 2014.** *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas*
708 *nativas do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- 709 **Luchi AE. 2004.** Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com
710 diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 271–280.
- 711 **Luchi AE, Silva LCP, Moraes M a. 2005.** Anatomia comparada do lenho de *Xylopia*
712 *aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus elliottii* Engelm. *Revista*
713 *Brasileira de Botânica* **28**: 809–820.
- 714 **Machado SR, Marcati CR, Morretes BL, Angyalossy V. 2005.** Comparative bark anatomy
715 of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal* **26**: 477–487.
- 716 **de Magistris AA, Castro MA. 2001.** Bark anatomy of southern South American Cupressaceae.
717 *IAWA Journal* **22**: 367–383.
- 718 **Marcati CR, Angyalossy-Alfonso V, Benetati L. 2001.** Anatomia comparada do lenho de
719 *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista*
720 *Brasileira de Botânica* **24**: 311–320.
- 721 **Marcati CR, Oliveira JO, Machado SR. 2006.** Growth rings in cerrado woody species:
722 occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica* **6**: 1–31.
- 723 **Medeiros JD, Morretes BL. 1994.** Anatomia da madeira e da casca de *Miconia cabucu*
724 *Hoehne* (Melastomataceae). *INSULA*: 15 – 34.
- 725 **Medhi K, Deka M, Bhau BS. 2013.** The genus *Zanthoxylum* - A stockpile of biological and
726 ethnomedicinal properties. *Scientific Reports* **2**: 1–8.

- 727 **Melo MFF, Zickel CS. 2004.** Os gêneros *Zanthoxylum* L. e *Esenbeckia* Kunth (Rutaceae) no
728 Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **18**: 73–90.
- 729 **Metcalf CR, Chalk L. 1979.** *Anatomy of the Dicotyledons - Vol. 1 - Systematic Anatomy of*
730 *the Leaf and Stem*. Oxford: Oxford Science Publications.
- 731 **de Micco V, Battipaglia G, Balzano A, Cherubini P, Aronne G. 2015.** Are wood fibres as
732 sensitive to environmental conditions as vessels in tree rings with intra-annual density
733 fluctuations (IADFs) in Mediterranean species? *Trees - Structure and Function*: 1–13.
- 734 **Mina-Rodrigues E. M. C. 1986.** Estudo morfoanatômico dos órgãos vegetativos de *Pera*
735 *glabrata* Baill. (Euphorbiaceae) em material procedente de mata mesófila semidecídua e de
736 cerrado. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”,
737 Rio Claro, Brasil.
- 738 **Morellato LPC, Haddad CFB. 2000.** Introduction : The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*
739 **32**: 786–792.
- 740 **Morris H, Jansen S. 2016.** Secondary xylem parenchyma – From classical terminology to
741 functional traits. *IAWA Journal* **37**: 1–15.
- 742 **Morris H, Plavcová L, Cvecko P, Fichtler E, Gillingham MAF, Martínez-Cabrera HI,**
743 **Mcglinn DJ, Wheeler EA, Zheng J, Ziemińska K, Jansen S. 2016.** A global analysis of
744 parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* **209**: 1553–
745 1565.
- 746 **Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011.** Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter
747 of phloem unloading? *Plant Science* **180**: 604–611.
- 748 **Neves GMS, Peixoto AL. 2008.** Florística e estrutura da comunidade arbustivo-arbórea de dois
749 remanescentes em regeneração de Floresta Atlântica secundária na Reserva Biológica de Poço
750 das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro. *Pesquisa Botânica* **1**: 71 – 112.
- 751 **Nutto L, Watzlawick LF. 2002.** Relações entre fatores climáticos e incremento em diâmetro
752 de *Zanthoxylum rhoifolia* Lam. e *Zanthoxylum hyemale* St. Hil. na Região de Santa Maria , RS.
753 *Boletim de Pesquisa Florestal*: 41–55.
- 754 **van den Oever L, Baas P, Zandee M. 1981.** Comparative wood anatomy of *Symplocos* and
755 latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin* **2**: 3–24.
- 756 **Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000.** Patterns of floristic differentiation among Atlantic
757 Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **32**: 793–810.
- 758 **Oskolski AA, van Wyk BE. 2010.** Wood and bark anatomy of *Centella*: scalariform
759 perforation plates support an affinity with the subfamily Mackinlayoideae (Apiaceae). *Plant*
760 *Systematics and Evolution* **289**: 127–135.

- 761 **den Outer RW. 1983.** Comparative study of the secondary phloem of some woody
762 dicotyledons. *Acta Botanica Neerlandica* **32**: 29–38.
- 763 **den Outer RW. 1993.** Evolutionary trends in secondary phloem anatomy of trees, shrubs and
764 climbers from Africa (mainly Ivory Coast). *Acta Botanica Neerlandica* **42**: 269–287.
- 765 **Pilon NAL, Udulutsch RG, Durigan G. 2015.** Padrões fenológicos de 111 espécies de Cerrado
766 em condições de cultivo. *Hoehnea* **42**: 425–443.
- 767 **Pirani JR, Groppo M. 2010.** Rutaceae. In: Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM,
768 Carvalho Júnior AA, Costa A, Costa DP, Hopkins M, Leitman PM, Lohmann LG, Maia LC,
769 Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Coelho MAN, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz
770 LP, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT, Zappi D, eds. *Catálogo de Plantas e*
771 *Fungos do Brasil. Rio de Janeiro - Vol. 2.* Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto
772 de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 1591–1599
- 773 **Plavcová L, Hoch G, Morris H, Ghiasi S, Jansen S. 2016.** The amount of parenchyma and
774 living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in young stems and roots of
775 temperate trees. *American Journal of Botany* **103**: 1–10.
- 776 **Ribeiro MLR, Barros CF. 2006.** Variação intraspecífica do lenho de *Pseudopiptadenia*
777 *contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P. Lima (Leguminosae - Mimosoideae) de populações
778 ocorrentes em dois remanescentes de Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* **20**: 839–844.
- 779 **Ribeiro JF, Walter BMT. 1998.** Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO SM,
780 ALMEIDA SP, eds. *Cerrado: ambiente e flora.* Planaltina: Embrapa, 89 – 166.
- 781 **Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. 2009.** The Brazilian
782 Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for
783 conservation. *Biological Conservation.* **142**: 1141–1153
- 784 **Richter HG. 1981.** Wood and bark anatomy of Lauraceae. *IAWA Bulletin* **2**: 79 – 87.
- 785 **Rocha LD, Preussler KH, Pegorini F, Farias V De, Maranhão LT. 2008.** Estudo anatômico
786 comparativo da casca do caule do araçá-amarelo e araçá-vermelho, *Psidium cattleianum*
787 Sabine, Myrtaceae. *Acta Botanica Brasilica* **22**: 1114–1122.
- 788 **Roth I. 1981.** *Structural patterns of tropical barks.* Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- 789 **Roth I. 2005.** Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas Venezolanas de
790 Euphorbiaceae. *Acta Botanica Venezuelica* **28**: 461–502.
- 791 **Santos PRO. 2014.** Caracterização de núcleos de vegetação como subsídio à restauração
792 passiva em pastagens abandonadas.
- 793 **Scarano FR. 2002.** Structure, function and floristic relationships of plant communities in
794 stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* **90**: 1 – 8.

- 795 **Schweingruber FH. 2006.** Anatomical characteristics and ecological trends in the xylem and
796 phloem of Brassicaceae and Resedaceae. *IAWA Journal* **27**: 419–442.
- 797 **Silva FAM, Assad ED, Evangelista BA. 2008.** Caracterização climática do bioma cerrado. In:
798 Sano SM, Almeida SP, Ribeiro JF, eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Brasília: Embrapa, 71–88.
- 799 **Simon MF, Pennington T. 2012.** Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical
800 savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 711–723.
- 801 **Soffiatti P, Angyalossy-Alfonso V. 1999.** Estudo anatômico comparativo do lenho e da casca
802 de duas espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **22**: 175–184.
- 803 **Sonsin JO, Gasson PE, Barros CF, Marcati CR. 2012.** A comparison of the wood anatomy
804 of 11 species from two cerrado habitats (cerrado *s.s.* and adjacent gallery forest). *Botanical*
805 *Journal of the Linnean Society* **170**: 257–276.
- 806 **Sonsin JO, Gasson P, Machado SR, Caum C, Marcati CR. 2014.** *Atlas of wood diversity in*
807 *the cerrado of São Paulo*. Botucatu: FEPAF.
- 808 **Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006.** Size and function in conifer tracheids and
809 angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**: 1490–1500.
- 810 **Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK. 2005.** Comparative analysis of end wall resistivity in
811 xylem conduits. *Plant, Cell and Environment* **28**: 456–465.
- 812 **Spicer R. 2014.** Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution
813 and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* **65**: 1829–
814 1848.
- 815 **Taiz L, Zeiger E. 2013.** *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed.
- 816 **Tavares LC, Zanon G, Weber AD, Neto AT, Mostardeiro CP, Cruz IBM, Oliveira RM,**
817 **Ilha V, Dalcol II, Morel AF. 2014.** Structure-activity relationship of benzophenanthridine
818 alkaloids from *Zanthoxylum rhoifolium* having antimicrobial activity. *PLOS ONE* **9**: 1 – 10.
- 819 **Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994.** Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there
820 a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* **15**: 335–360.
- 821 **Tyree MT, Sperry JS. 1989.** Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Water*: 19–
822 38.
- 823 **Vergílio PCB. 2015.** Anatomia comparada da casca de *Stryphnodendron polyphyllum* Mart.
824 (Fabaceae) em cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Dissertação de Mestrado, Universidade
825 Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Botucatu, Brasil.
- 826 **Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. 2007.** Variations in dicot wood anatomy: A global analysis
827 based on the insidewood database. *IAWA Journal* **28**: 229–258.
- 828 **Worbes M. 1995.** How to measure growth dynamics in tropical trees. *IAWA Journal* **16**: 337–

829 351.

830 **Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, Angeles G. 2008.** The effect of prolonged flooding on the
831 bark of mangrove trees. *Trees* **22**: 77–86.

832 **Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, López-Mata L. 2001.** Effects of flooding on wood and bark
833 anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees* **15**: 91–97.

834 **Zahur MS. 1959.** *Comparative study os secondary phloem of 423 species of woody*
835 *dicotyledons belonging to 85 families*. Ithaca: New York State College of Agriculture.

836 **Zheng J, Martínez-Cabrera HI. 2013.** Wood anatomical correlates with theoretical
837 conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional
838 differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* **112**: 927–935.

839 **Zimmermann MH. 1982.** Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In: Baas P, ed. *New*
840 *Perspectives in Wood Anatomy*. Berlin: Springer Netherlands, 59 – 70.

Conforme estabelecido pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) portaria Nº. 02/2011 os resultados obtidos estão apresentados em Capítulos, na forma de artigos da revista selecionada para publicação.

Capítulo 1. Sistema vascular secundário em *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae) e *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutaceae) de ambientes com diferentes regimes pluviométricos e tipos de solo

Artigo organizado e redigido conforme normas da revista *Annals of Botany*

Capítulo 2. O que a casca de *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae) e *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutaceae) em diferentes ambientes quanto ao regime pluviométrico nos mostra

Artigo organizado e redigido conforme normas da revista *Botany*

Capítulo 1

Sistema vascular secundário em *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae) e *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutaceae) de ambientes com diferentes regimes pluviométricos e tipos de solo

Blagitz, M.; Marcati, C. R.

Contexto e objetivos Interpretar como as características anatômicas do sistema vascular secundário variam em diferentes ambientes contribui para o entendimento da adaptação das plantas aos fatores ambientais e climáticos. Estas interpretações também permitem definir relações entre planta e ambiente. Dependendo da disponibilidade hídrica dos ambientes, variações na dimensão das células do xilema e floema podem implicar em segurança/eficiência no transporte de água e eficiência no transporte de fotoassimilados, respectivamente. Assim, neste trabalho, verificamos se há padrões anatômicos do sistema vascular secundário em *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium* que ocorrem simultaneamente em dois ambientes, um com restrição de água devido à seca sazonal (abrangendo os tipos vegetacionais cerrado *sensu stricto*, cerradão e floresta estacional semidecídua) e outro em que a disponibilidade hídrica é relativamente constante ao longo do ano (floresta ombrófila densa). Avaliamos também a similaridade entre os tipos vegetacionais, verificando se há agrupamento entre os indivíduos, de acordo com características do sistema vascular secundário.

Métodos Amostras do caule (a 1,30 m do solo) de cinco indivíduos de cada tipo vegetacional foram processadas anatomicamente. Em cada indivíduo amostrado quantificamos 27 variáveis anatômicas do sistema vascular secundário de *M. polymorphum* e 31 variáveis em *Z. rhoifolium*. Comparamos estas variáveis por meio de uma análise de variância e avaliamos a similaridade entre os tipos vegetacionais, verificando se há agrupamento entre os indivíduos, de acordo com características do sistema vascular secundário, por meio de uma análise de componentes principais.

Resultados chave No ambiente com seca sazonal, em *Z. rhoifolium*, encontramos no xilema menor diâmetro de vasos e maior espessura da parede das fibras. No ambiente onde a disponibilidade de água é constante ao longo do ano, encontramos maior diâmetro de vasos e de tubos crivados. Em *M. polymorphum*, no ambiente com seca sazonal, encontramos maior espessura da parede das fibras do xilema e maior altura e largura dos raios do xilema e do

33 floema. Em cada espécie foi possível agrupar os indivíduos dos tipos vegetacionais com seca
34 sazonal e separá-los dos indivíduos do tipo vegetacional com regime pluviométrico constante.
35 **Conclusões** As espécies apresentaram adaptações particulares do sistema vascular a cada
36 ambiente. As células condutoras e de suporte em *Z. rhoifolium* parecem contribuir com a
37 segurança do transporte de água, em ambiente com seca sazonal, e com a eficiência do
38 transporte de água e de fotoassimilados em ambiente com disponibilidade hídrica constante.
39 Em *M. polymorphum*, em ambiente com seca sazonal, os raios e as fibras parecem contribuir
40 na segurança do transporte de água durante os períodos de seca. O agrupamento dos indivíduos
41 dos tipos vegetacionais com seca sazonal indica semelhança entre eles, e a separação destes
42 com o tipo vegetacional com disponibilidade constante de água, indica diferença. As
43 características do solo e o regime pluviométrico, que refletem na disponibilidade de água para
44 as plantas, são fatores que parecem influenciar na separação dos indivíduos destes dois
45 ambientes.

46

47 **Palavras-chave:** anatomia ecológica; xilema secundário; floema secundário; paralelismo entre
48 xilema e floema secundários; Cerrado; Floresta Atlântica

49

50 **Introdução**

51 Modificações estruturais dos tecidos vegetais podem ocorrer de acordo com o ambiente
52 em que as plantas estão inseridas, permitindo sobrevivência e adaptação destas aos diferentes
53 ambientes. Algumas destas adaptações influenciam diretamente no transporte de água, no
54 transporte de fotoassimilados, na força mecânica e na capacidade de armazenamento dos
55 tecidos, sendo estas funções relacionadas ao sistema vascular das plantas. Em estágio
56 secundário de desenvolvimento, o sistema vascular é composto pelo xilema e floema
57 secundários, tecidos complexos compostos por diferentes tipos celulares que exercem
58 diferentes funções. Em angiospermas, o transporte de água no xilema é realizado pelos vasos e
59 o transporte de moléculas orgânicas (carboidratos, proteínas e aminoácidos), íons e hormônios
60 no floema é realizado pelos tubos crivados; a sustentação é atribuída às fibras, com contribuição
61 dos vasos do xilema, bem como fibras e esclereídes do floema; o armazenamento pelo
62 parênquima axial e radial dos dois tecidos e o transporte radial pelo parênquima radial dos dois
63 tecidos (Roth 1981; Niklas 1999; Evert 2006; Scholz et al. 2007; Taiz e Zeiger 2013; Rosell et
64 al. 2014).

65 Fatores ambientais e climáticos, como precipitação, temperatura, características do solo,
66 altitude e latitude têm sido apontados como fatores que podem influenciar na variação da

67 estrutura anatômica do xilema secundário (van den Oever et al. 1981; Barajas-Morales 1985;
68 Villagra e Roig Juñent 1997; Bosio et al. 2010; Gea-Izquierdo et al. 2013; Longui et al. 2014a;
69 Schreiber et al. 2015). Destes fatores, a disponibilidade de água é um dos mais conhecidos na
70 literatura pela sua influência na variação da estrutura do xilema secundário (Tabela 1), o que
71 nos leva a acreditar que a anatomia do xilema secundário tem um papel significativo nas
72 interpretações adaptativas das plantas em ambientes com diferentes regimes pluviométricos.
73 Embora possam ocorrer variações das características anatômicas qualitativas do xilema
74 secundário nos diferentes ambientes, a maior variação ocorre nas características quantitativas
75 (Carlquist 2001), principalmente no que se refere aos elementos de vaso, que são as células
76 responsáveis pela condução de água no xilema secundário. As características quali- e
77 quantitativas dos vasos podem indicar segurança ou eficiência no transporte de água nos
78 diferentes ambientes. Vasos agrupados, com menor diâmetro, elementos de vasos mais curtos,
79 placa de perfuração múltipla, presença de traqueídes vasicêntricas ou traqueídes vasculares e
80 presença de espessamento helicoidal na parede dos vasos são características normalmente
81 encontradas nas plantas de ambientes com menor disponibilidade hídrica (ver Tabela 1; Tyree
82 et al. 1994) e têm sido relacionadas com segurança no transporte de água (Tyree e Zimmermann
83 2002; Sperry et al. 2006, 2008). Por outro lado, vasos com maior diâmetro, elementos mais
84 longos e placa de perfuração simples têm sido associados à ambientes com maior
85 disponibilidade hídrica e são considerados mais eficientes no transporte de água (Carlquist
86 2001; Sperry et al. 2008). Com relação às fibras e às células do parênquima (axial e radial), as
87 tendências anatômicas nos diferentes ambientes ainda são pouco esclarecidas (ver Tabela 1;
88 Wheeler et al. 2007; Morris et al. 2016). Identificar essas tendências é fundamental, pois embora
89 as fibras e as células do parênquima não estejam diretamente relacionadas ao transporte de água,
90 estas células conferem apoio para esta função na planta. As fibras promovem suporte mecânico
91 evitando que os elementos condutores colapsem com a pressão exercida no transporte de água
92 (Hacke et al. 2001; Jacobsen et al. 2005). As células do parênquima contribuem com a recarga
93 de água nos vasos embolisados (Secchi e Zwieniecki 2011; Morris et al. 2016), bem como
94 armazenam água, suprindo as necessidades da planta durante períodos de desidratação
95 (Borchert e Pockman 2005).

96 Ao contrário do xilema secundário que tem sido bastante estudado, relativamente pouco
97 é conhecido sobre a variação da estrutura do floema secundário em diferentes ambientes. A
98 presença de esclereídes constituiu um indicador ecológico no floema secundário de
99 Brassicaceae, já que o floema secundário de espécies dos alpes europeus apresentou menor
100 frequência de esclereídes quando comparado ao floema secundários de espécies de áreas áridas,

101 subtropicais ou mediterrâneas (Schweingruber 2006). Segundo o autor isto estaria relacionado
 102 à disponibilidade de recursos para o crescimento, que nas regiões alpinas parecem ser mais
 103 escassos, havendo, portanto, menor investimento no espessamento da parede celular. Para 463
 104 espécies tropicais (261 gêneros, 31 famílias) da Costa do Marfim, África, foi descrito maior
 105 proporção de esclerênquima, séries mais curtas do parênquima axial, elementos de tubo
 106 crivados mais curtos e raios mais largos em ambientes mais secos, e o oposto foi descrito para
 107 ambientes onde a chuva é constante ao longo do ano (den Outer 1993), indicando a possível
 108 influência da disponibilidade de água nas características do floema secundário.

109

110 Tabela 1. Tendências anatômicas do xilema secundário para ambientes xéricos e méxicos.

Características	Ambiente xérico	Ambiente méxico	Referências
Camadas de crescimento	Presentes	Ausentes	Carlquist e Hoekman (1985); Alves e Angyalossy-Alfonso (2000); Luchi (2004)
Diâmetro dos vasos	Menor	Maior	Carlquist e Hoekman (1985); Carlquist (2001); Lens et al. (2004); Wheeler et al. (2007); Bosio et al. (2010); Sonsin et al. (2012)
Comprimento dos elementos de vaso	Menor	Maior	Carlquist (1966); Baas et al. (1983); Carlquist e Hoekman (1985); Lens et al. (2004); Arend e Fromm (2007); Bosio et al. (2010)
Agrupamento de vasos	Maior	Menor	Carlquist (1984); Carlquist e Hoekman (1985); Alves e Angyalossy-Alfonso (2000); Bosio et al. (2010)
Diâmetro das pontoações intervasculares	Menor	Maior	Lindorf (1994); Sonsin et al. (2012)
	Maior	Menor	Longui et al. (2014b)
Diâmetro das pontoações radio-vasculares	Menor	Maior	Denardi e Marchiori (2005)
	Maior	Menor	Longui et al. (2014b)
Diâmetro das fibras	Menor	Maior	Luchi (2004)
	Maior	Menor	Bosio et al. (2010)
Espessura da parede das fibras	Maior	Menor	Fahn et al. (1986); Alves e Angyalossy-Alfonso (2002); Luchi (2004); Bosio et al. (2010); Sonsin et al. (2012)
	Menor	Maior	Denardi e Marchiori (2005)
Comprimento das fibras	Maior	Menor	Sonsin et al. (2012)
	Menor	Maior	Barajas-Morales (1985); Luchi (2004); Denardi e Marchiori (2005); Arend e Fromm (2007); Bosio et al. (2010)
Número de raios por mm linear	Maior	Menor	Denardi e Marchiori (2005); Sonsin et al. (2012)
Altura dos raios	Maior	Menor	Denardi e Marchiori (2005)
	Menor	Maior	Barajas-Morales (1985)
Largura dos raios	Maior	Menor	Alves e Angyalossy-Alfonso (2002); Luchi (2004); Denardi e Marchiori (2005); Bosio et al. (2010)

111

112 Dentre os tipos de vegetação que apresentam diferenças no regime pluviométrico, o
113 cerrado *sensu stricto*, o cerradão (tipos vegetacionais do cerrado *sensu lato*) e a floresta
114 estacional semidecídua (tipo vegetacional da Mata Atlântica *sensu lato*) são ambientes com
115 sazonalidade de chuvas (Oliveira-Filho e Fontes 2000; Coutinho 2002), enquanto que a floresta
116 ombrófila densa (tipo vegetacional da Mata Atlântica *sensu lato*) apresenta regime
117 pluviométrico relativamente constante ao longo do ano (Oliveira-Filho e Fontes 2000). Como
118 a disponibilidade de água é um fator que promove variação na variação anatômica do xilema e
119 percebendo a necessidade de estudos que verifiquem a influência deste fator na estrutura do
120 floema, estudamos o sistema vascular secundário em duas espécies (*Moquiniastrum*
121 *polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium*) de ambientes diferentes. Assim, verificamos se há
122 padrões anatômicos para estes dois ambientes, um com seca sazonal (abrangendo os tipos
123 vegetacionais cerrado *sensu stricto*, cerradão e floresta estacional semidecídua) e outro com
124 disponibilidade de água constante ao longo do ano (floresta ombrófila densa). Avaliamos
125 também a similaridade entre os tipos vegetacionais, verificando se há agrupamento entre os
126 indivíduos, de acordo com características do sistema vascular secundário.

127

128 **Material e métodos**

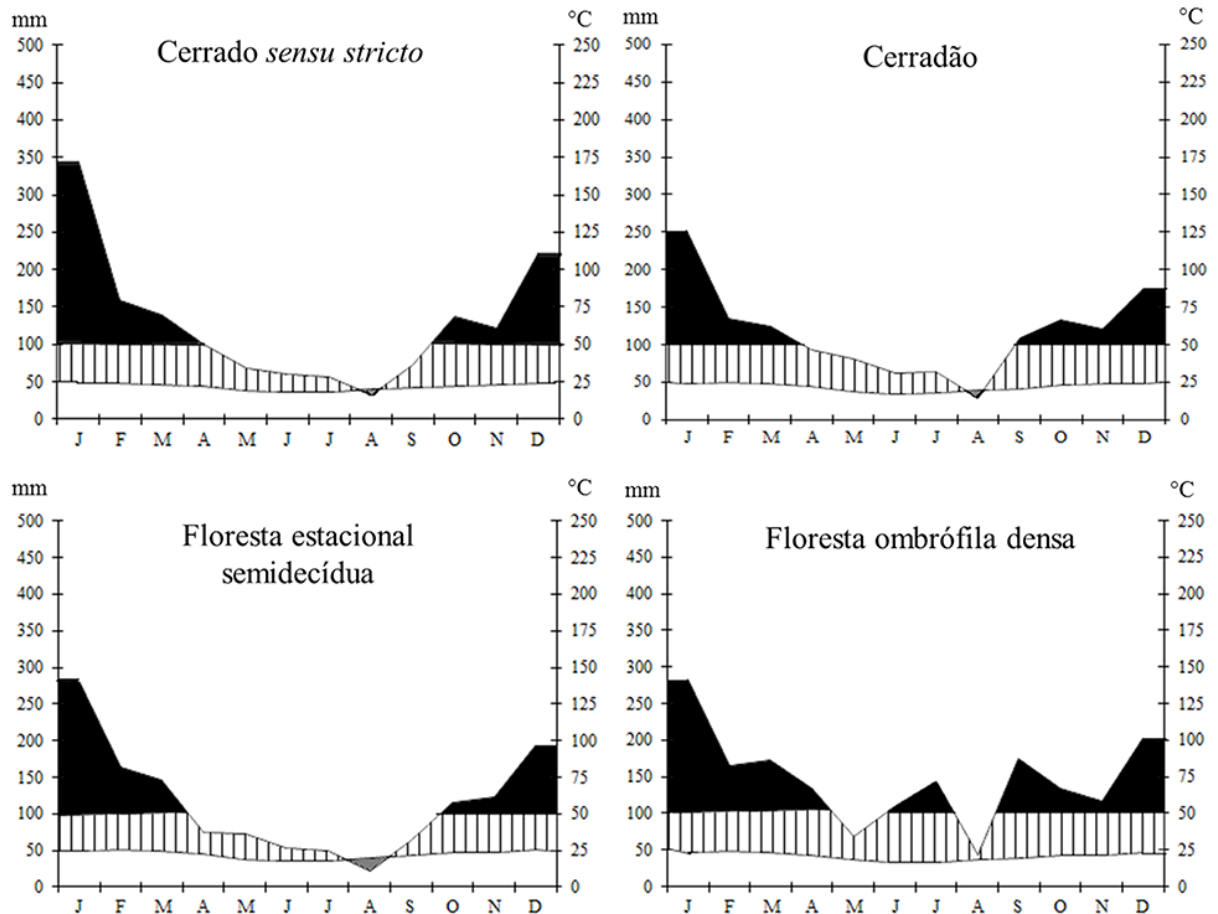
129 **Áreas de coleta**

130 Os quatro tipos vegetacionais estudados (cerrado *sensu stricto*, cerradão, floresta
131 estacional semidecídua e floresta ombrófila densa) estão localizadas no estado de São Paulo,
132 Brasil. O cerrado *sensu stricto* (CE) está localizado na Fazenda Palmeira da Serra – Pratânia
133 (entre 22°48' a 22°49' S e 48°45' a 48°44' W), o cerradão (CD) está localizado na Estação
134 Ecológica de Assis – Assis (entre 22°33' a 22°38' S e 50°21' a 50°24' W), a floresta estacional
135 semidecídua (FE) está localizada na Estação Ecológica dos Caetetus – Gália (entre 22°41' a
136 22°46' S e 49°10' a 49°16' W) e a floresta ombrófila (FO) está localizada no Parque Estadual
137 Carlos Botelho – São Miguel Arcanjo (entre 24°00' a 24°15' S e 47°55' e 48°05' W).

138 No CE, CD e FE há um período de menor precipitação mensal, entre abril a agosto,
139 quando o volume pluviométrico mensal fica em torno dos 50 mm, e durante o mês de agosto,
140 evidencia-se inclusive um período de déficit hídrico, enquanto que na FO verifica-se a ausência
141 de um período seco contínuo como nas outras localidades (Fig. 1). Assim, temos dois
142 ambientes, um com seca sazonal, com menor disponibilidade hídrica (CE, CD e FE), e um
143 segundo onde a disponibilidade hídrica é maior e constante (FO). Neste trabalho, quando
144 tratarmos de ambientes, estaremos nos referindo àquele que apresenta seca sazonal, abrangendo
145 CE, CD e FE; e àquele onde a disponibilidade hídrica é constante compreendendo a FO. Quando

146 tratarmos de tipos vegetacionais, estaremos nos referindo a cada tipo de vegetação,
 147 independente do regime da disponibilidade hídrica. As áreas de coleta também diferem em
 148 relação às características do solo e altitude que estão detalhadas na Tabela 2.

149



150

151 Fig. 1. Diagrama climático de acordo com (Walter 1986) da região das áreas de coleta. Médias
 152 obtidas pelo período de janeiro/2005 até outubro/2015 da Estação Meteorológica da Faculdade
 153 de Ciências Agrônômicas, UNESP, Botucatu (cerrado *sensu stricto*); CIIAGRO – Centro
 154 Integrado de Informações Agrometeorológicas (cerradão e floresta estacional semidecídua);
 155 Agritempo – Sistema de Monitoramento Agrometeorológico (floresta ombrófila densa).

156 Tabela 2. Dados climáticos, edáficos e altitude das áreas de coleta. PTMU = precipitação total
 157 do mês mais úmido; PTMS = precipitação total do mês mais seco; TMA = temperatura média
 158 anual.

		Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerradão	Floresta estacional semidecídua	Floresta ombrófila densa
Climáticos *	PTA (mm)	1508	1376	1355	1747
	PTMU (mm)	342	252	281	283
	PTMS (mm)	32	29	23	42
	TMA (°C)	21,5	21,6	22,1	20,7
Edáficos **	Tipo de solo	Latossolo vermelho distrófico ou latossolo vermelho-amarelo distrófico	Latossolo vermelho-amarelo distrófico	Latossolo vermelho-amarelo distrófico	Cambissolo haplático distrófico
	Textura	Média	Média	Média	Argilosa
	Proporção de argila	15% - 25%	15% - 25%	15% - 25%	>25% argila
	Capacidade de retenção de água	Baixa	Baixa	Baixa	Alta
	Fertilidade	Baixa	Baixa	Baixa	Baixa
	Acidez	Elevada	Elevada	Baixa	Baixa
	Saturação por alumínio	Elevada	Elevada	Baixa	Baixa
Altitude (m.a.n.m.) **	703	530	650	715	

159 *Obtidos da Estação Meteorológica da Faculdade de Ciências Agronômicas, UNESP, Botucatu (CE); do
 160 CIIAGRO – Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (<http://www.ciiagro.sp.gov.br>) (CD e FE); e
 161 do Agritempo – Sistema de Monitoramento Agrometeorológico (<https://www.agritempo.gov.br/agritempo>) (FO).
 162 As médias foram obtidas pelo período de janeiro/2005 a outubro/2015.

163 **Obtidos de Oliveira et al. (1999) e Embrapa (2013) para CE e de ESALQ-USP (2006) para CD, FE e FO.

164

165 **Espécies selecionadas**

166 Selecionamos as espécies *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae)
 167 e *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) que estão presentes (simultaneamente) nos quatro
 168 tipos vegetacionais (CE, CD, FE, FO) das áreas de coleta (ESALQ – USP 2006; Ishara e
 169 Maimoni-Rodella 2012).

170 *M. polymorphum* é uma espécie arbórea, semidecídua ou decídua (Lorenzi 2014).
 171 Apresenta distribuição desde o Nordeste até o Sul do Brasil, nas vegetações do cerrado *sensu*
 172 *lato*, matas de galeria, florestas estacionais e ombrófilas (Flora do Brasil 2020 - *em construção*).
 173 Apresenta importante papel na restauração ecológica e reflorestamento de áreas degradadas
 174 pois é capaz de colonizar terrenos arenosos e pobres (Lorenzi 2014), criando condições para o
 175 estabelecimento de outras espécies que necessitam de algum tipo de sombreamento para
 176 germinarem (Neves e Peixoto 2008). Os indivíduos amostrados têm caules tortuosos em todos
 177 os tipos vegetacionais e alguns apresentam duas ou três ramificações do caule desde o solo ou

178 próximo a ele. Os indivíduos do CD e CE são mais altos (com média de 6,7 m e 5,6 m,
179 respectivamente) do que os da FE e FO (com média de 4,9 m e 4,3 m, respectivamente) (Tabela
180 S1). Em relação à circunferência do caule, no CD os indivíduos tinham maior circunferência
181 (média de 57 cm), seguidos dos da FE (média de 50 cm), CE (48,3 cm) e FO (32,5 cm) (Tabela
182 S1).

183 *Z. rhoifolium* é uma espécie arbórea e semidecídua (Lorenzi 2014) presente em toda a
184 extensão do território brasileiro (Melo e Zickel 2004; Pirani e Groppo 2010). Por ser pioneira
185 e ter preferência por áreas abertas é recomendada para reflorestamento de áreas degradadas
186 (Lorenzi 2014). Todos os indivíduos em todos os tipos vegetacionais possuem caules eretos
187 sem ramificações próximas ao solo. Os indivíduos do CE são mais baixos (média de 4,3 m) e
188 apresentam caules mais estreitos (média de 38,1 cm), seguido dos intermediários do CD (5,8 m
189 e 38,6 cm) e da FE (5,7 m e 41,6 cm), enquanto que os indivíduos da FO foram mais altos (7,7
190 m) e com maior circunferência de caule (53,2 cm) (Tabela S1).

191

192 **Fixação e processamento anatômico do material**

193 Retiramos amostras do caule (a 1,3 m do solo), pelo método não destrutivo, contendo
194 xilema secundário e casca de cinco indivíduos de *M. polymorphum* e *Z. rhoifolium* em cada tipo
195 vegetacional (Tabela S1).

196 Das amostras coletadas, separamos o xilema secundário da casca. As amostras de xilema
197 secundário foram fixadas em FAA 70 (formalina 37 %, ácido acético, álcool etílico 70 % -
198 1:1:18) por cinco dias e posteriormente foram armazenadas em álcool 70 % (Johansen 1940).
199 Realizamos cortes histológicos (17 µm), em micrótomo de deslizamento nos planos transversal,
200 longitudinal tangencial e longitudinal radial. Utilizamos dupla coloração com safranina aquosa
201 1 % e azul de astra aquoso 1% (1:9) (Bukatsch 1972) e montamos lâminas permanentes em
202 meio sintético.

203 As amostras da casca, com o floema secundário, foram reduzidas em corpos de prova de
204 aproximadamente 0,5 cm³, fixadas em glutaraldeído e formaldeído (Karnovsky 1965,
205 modificado por Kraus Arduin 1997) e após 40 horas, os armazenamos em álcool 70 %.
206 Incluímos os corpos de prova em polietilenoglicol (PEG) com peso molecular de 1500 g/mol
207 (Barbosa et al. 2010). Realizamos os cortes histológicos em micrótomo de deslizamento (15
208 µm) nos três planos (transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial) e durante o
209 seccionamento, utilizamos adesivo plástico sobre os corpos de prova para evitar que os cortes
210 histológicos danificassem (Barbosa et al. 2010). Os cortes foram corados com fucsina básica
211 etanólica 0,1 % e azul de astra aquoso 1% (1:5) ou acridinorange aquoso 2 % e azul de astra

212 aquoso 1% (1:5) (Bukatsch 1972, trocando a safranina por fucsina básica ou por acridinorange).
213 Os cortes foram fixados nas lâminas utilizando gelatina adesiva (Haupt 1930) e lâminas
214 permanentes foram montadas em meio sintético.

215 Para uma análise mais refinada, com visualização de detalhes dos elementos de tubo
216 crivados (*e.g.* presença de calose e proteína-P) em cortes histológicos mais finos, incluímos
217 amostras do floema secundário em glicolmetacrilato (Bennett et al. 1976). Para tal, corpos de
218 prova de 0,3 cm³ que estavam armazenados em álcool 70 %, foram desidratados em série
219 etanólica gradual e posteriormente embebidos em glicolmetacrilato por 45 dias. Após a inclusão
220 realizamos cortes histológicos (5 µm) em micrótomo rotativo, que foram dispostos em lâminas
221 histológicas. Coramos com azul de toluidina aquoso 0,1 % pH 4,7 (O'Brien et al. 1964; O'Brien
222 e McCully 1981). Montamos lâminas temporárias em meio aquoso no momento da observação.

223 Dissociamos os elementos celulares do xilema e do floema em solução de ácido acético
224 glacial e peróxido de hidrogênio (1:1) a 60 °C (Franklin 1945, modificado por Kraus e Arduin
225 1997). O tempo em estufa para dissociação do xilema secundário foi de 24 horas e
226 aproximadamente 5 horas para o floema secundário. Coramos o material dissociado do xilema
227 secundário com safranina etanólica 1 % e do floema secundário com azul de astra aquoso 1%.

228 Realizamos testes histoquímicos para verificar a ocorrência e a natureza de possíveis
229 conteúdos no floema secundário. Para tal, realizamos cortes em micrótomo de deslizamento
230 nos planos transversal e longitudinal radial de amostras do floema secundário conservadas em
231 álcool 70 %. Estes cortes foram tratados com Sudan IV para verificar a presença de lipídios
232 totais (Pearse 1980); cloreto férrico para compostos fenólicos gerais e Lugol para amido
233 (Johansen 1940).

234

235 **Obtenção dos dados**

236 Descrevemos as características anatômicas qualitativas e quantitativas do xilema
237 secundário: diâmetro e densidade dos vasos (número de vasos/mm²); comprimento dos
238 elementos de vaso; diâmetro e abertura das pontoações intervasculares e radio-vasculares;
239 diâmetro total, diâmetro do lúmen, espessura da parede e comprimento das fibras; número de
240 raios por milímetro linear (número de raios/mm), altura e largura dos raios, seguindo as
241 instruções do IAWA Committe (1989). Estimamos o índice de agrupamento de vasos seguindo
242 as instruções de Carlquist (2001). Para tal, selecionamos 25 grupos de vasos (considerando
243 como cada grupo vasos solitários ou múltiplos) e contamos o número de vasos em cada grupo
244 selecionado. Posteriormente, somamos o total de vasos observados e dividimos este valor 25,
245 que é o número de grupos. Índices com valor 1 indicam vasos exclusivamente solitários e

246 conforme aumenta o valor do índice, maior é o grau de agrupamento. Todas estas variáveis
247 foram quantificadas no alburno e em um total de 30 medições para cada indivíduo em cada tipo
248 vegetacional. A partir de variáveis quantitativas dos vasos, calculamos os índices de
249 vulnerabilidade (VI) e mesomorfia (MI) para cada indivíduo. O VI é a equação da média do
250 diâmetro do vaso pela média da densidade dos vasos e o MI é o produto do índice de
251 vulnerabilidade pelo comprimento dos elementos de vaso. Para o VI, valores abaixo de 1
252 indicam alto grau de xeromorfia e valores entre 1 e 2,5 caracterizam mesomorfia. Quanto ao
253 MI, valores abaixo de 75 indicam xeromorfia e valores em torno de 200 ou mais sugerem
254 mesomorfia (Carlquist 1977). Estimamos a proporção dos tipos celulares (fibras, vasos e
255 parênquima – radial e axial juntos) que constituem o xilema secundário. Para tal, em uma
256 determinada área conhecida, mensuramos a área das fibras e áreas dos vasos. Para determinar
257 a área do parênquima, subtraímos da área total, a soma da área de vasos e fibras. Para esta
258 abordagem quantificamos 15 medições para cada indivíduo em cada tipo vegetacional.

259 A descrição anatômica do floema secundário seguiu instruções de Angyalossy et al.
260 (2016). Os parâmetros quantitativos mensurados foram: diâmetro dos tubos crivados;
261 comprimento dos elementos de tubo crivado; diâmetro total, diâmetro do lúmen, espessura da
262 parede e comprimento das fibras (somente em *Z. rhoifolium*, pois em *M. polymorphum* não há
263 fibras no floema); número de raios/mm, altura e largura dos raios. Estas medições foram
264 realizadas no floema condutor em um total de 30 medições para cada indivíduo em cada tipo
265 vegetacional. Estimamos a proporção de células com paredes secundárias lignificadas e a
266 proporção de células com paredes primárias. Para tal, em determinada área conhecida (área
267 total), mensuramos a área de células com paredes secundárias lignificadas. Da área total
268 subtraímos a área de células com paredes secundárias lignificadas e obtivemos a área de células
269 com paredes primárias.

270 Todas as imagens foram obtidas na câmera Axio Cam MRC acopladas ao microscópio.
271 As medições lineares foram realizadas pelo Sistema de Análise de Imagens AxioVision 4.9.1.0.
272 e as medições de áreas foram realizadas no software ImageJ versão 1.6.0
273 (<https://imagej.nih.gov/ij/>).

274

275 **Análise dos dados**

276 Realizamos as análises das variáveis quantitativas das duas espécies separadamente. Para
277 isso, nós adotamos duas abordagens distintas. Na primeira abordagem, comparamos cada
278 característica anatômica quantitativa entre os quatro tipos vegetacionais, com a finalidade de
279 verificar se ocorriam diferenças anatômicas. Na segunda abordagem aplicamos um método

280 multivariado para reduzir a dimensionalidade das variáveis anatômicas e agrupar os indivíduos
281 na tentativa de verificar semelhanças e diferenças entre os indivíduos de cada ambiente.

282 Para verificar se existiam diferenças entre as variáveis anatômicas quantitativas dos
283 tecidos vasculares entre os quatro tipos vegetacionais (CE, CD, FE e FO) realizamos uma
284 análise de variância (ANOVA). Quando as variáveis analisadas foram quantitativas contínuas
285 sem repetições por indivíduo (*e.g.* IV, proporção de células com paredes secundárias
286 lignificadas no floema secundário) nós aplicamos modelos lineares gerais (LM). Quando as
287 variáveis analisadas foram quantitativas contínuas com repetições nos indivíduos (*e.g.*
288 comprimento dos elementos condutores, diâmetro das fibras) nós aplicamos modelos lineares
289 gerais mistos (LMM). Para estes dois modelos, consideramos a distribuição probabilística
290 normal. Para as características quantitativas discretas (densidade de vasos e número de
291 raios/mm) nós utilizamos o modelo linear generalizado misto (MLGM), considerando a
292 distribuição probabilística de Poisson. Nos modelos lineares mistos (LMM e MLGM) foram
293 considerados como efeitos fixos, o fator tipo vegetacional (com quatro níveis: CE, CD, FE e
294 FO) e como efeitos aleatórios, os indivíduos coletados (planta). As variáveis respostas foram
295 as variáveis quantitativas do xilema e floema secundários que foram listadas anteriormente.

296 Para agrupar os indivíduos presentes nos tipos vegetacionais, considerando todas as
297 variáveis anatômicas quantitativas do tecido vascular, nós reduzimos a amostragem e
298 consideramos médias de cada indivíduo, resultando em um n de 20 (5 indivíduos de 4 tipos
299 vegetacionais). Primeiramente correlacionamos todas as variáveis entre si, utilizando
300 correlações de Spearman com ajuste pelo método de Holm (Holm 1979), levando em
301 consideração o uso de múltiplos testes (Zar 1999). Ao encontrar correlação significativa entre
302 duas variáveis (Tabelas S2 e S3), somente uma das variáveis foi selecionada para permanecer
303 na análise. A seleção da variável que permaneceria foi baseada em hipóteses na literatura sobre
304 o efeito do ambiente sobre esta: se fosse de conhecimento que fatores ambientais fossem
305 capazes de alterar esta variável, ela permaneceria. Caso duas variáveis fossem correlacionadas
306 entre si e o efeito do ambiente fosse verificado em ambas, as duas eram mantidas na análise.
307 Quando duas variáveis eram usadas para calcular uma terceira variável, também excluimos duas
308 destas. Por exemplo, a espessura da parede das fibras é determinada pela subtração do diâmetro
309 total da fibra pelo diâmetro do lúmen. Neste caso, excluimos da análise os diâmetros total e do
310 lúmen das fibras, já que é de conhecimento que a espessura da parede das fibras pode variar
311 conforme o ambiente, enquanto que o efeito deste sobre os diâmetros é controverso. Estas
312 exclusões foram realizadas com o intuito de reduzir os preditores (variáveis anatômicas)
313 (Legendre e Legendre 1988). Neste trabalho, o número de variáveis deveria ser menor que o n

314 amostrado, assim, preditores deveria ser menor que 20 (n). Com isso, em *M. polymorphum*
315 permaneceram na análise as seguintes variáveis: diâmetro do lúmen, densidade e índice de
316 agrupamento dos vasos; comprimento dos elementos de vaso; espessura da parede e
317 comprimento das fibras do xilema secundário; número de raios/mm linear; altura e largura dos
318 raios do xilema secundário; abertura das pontoações intervasculares e radio-vasculares;
319 proporção de parênquima do xilema secundário; diâmetro do tubo crivado; comprimento dos
320 elementos de tubo crivados; número de raios/mm linear; altura dos raios do floema secundário;
321 e proporção de células com paredes não lignificadas do floema secundário. Em *Z. rhoifolium*
322 permaneceram: diâmetro do lúmen, densidade e índice de agrupamento dos vasos;
323 comprimento dos elementos de vaso; espessura da parede e comprimento das fibras do xilema
324 secundário; número de raios/mm linear, altura e largura dos raios do xilema secundário;
325 abertura das pontoações radio-vasculares; proporção de parênquima do xilema secundário;
326 diâmetro do tubo crivado; comprimento dos elementos de tubo crivados; espessura da parede
327 das fibras do floema secundário; altura dos raios do floema secundário; e proporção de células
328 com paredes não lignificadas do floema secundário. Com o rol de variáveis para cada espécie,
329 verificamos a normalidade de cada uma utilizando teste de Shapiro-Wilk. Como não
330 apresentaram normalidade, as variáveis foram padronizadas e obedeceram o segundo
331 pressuposto para análises de componentes principais de acordo com Legendre e Legendre
332 (1998). Com as variáveis padronizadas realizamos uma análise de componentes principais
333 (ACP), evidenciando os eixos ortogonais que explicavam a maior parte da variação dos dados.

334 Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R (R Core Team, 2015) e seus
335 pacotes básicos. Também foram utilizados os pacotes adicionais *FactoMineR* (Husson et al.
336 2016), *glmmML* (Brostöm 2013), *lme4* (Bates et al. 2015), *lsr* (Navarro 2015), *nlme* (Pinheiro
337 et al. 2015), *MASS* (Venables e Ripley 2002), *multcomp* (Torsten et al. 2008) e *vegan* (Oksanen
338 et al. 2015).

339

340 **Resultados**

341 *Moquiniastrum polymorphum*

342 **Xilema secundário**

343 Considerando as características qualitativas, somente as camadas de crescimento
344 variaram entre os tipos vegetacionais. Estas foram presentes e bem definidas nos indivíduos do
345 CE, CD e FO, sendo os limites caracterizados pelo achatamento radial das fibras no lenho
346 tardio; e mal definidas ou ausentes na FE (Figs. 2 A-D). O lenho apresenta porosidade difusa
347 (Figs. 2 A-D). Os vasos têm arranjo tangencial no início da camada de crescimento, e diagonal

348 ou dendrítico; são solitários, múltiplos de dois a quatro, ou mais de quatro (Figs. 2 A-D); e
349 apresentam dimorfismo (Fig. S1). O contorno dos vasos é circular e os vasos do cerne dos
350 indivíduos do CE e CD apresentam conteúdo acastanhado e preto (Fig. 3A) (não atingimos o
351 cerne das árvores na FE e FO). As placas de perfuração são simples (Fig. 3F). As pontoações
352 intervasculares são alternas e com formato circular (Fig. 3B) e as pontoações radio-vasculares
353 apresentam aréolas distintas, semelhantes às intervasculares em tamanho e forma (Fig. 3C).
354 Observamos espessamento helicoidal por todo o corpo dos elementos de vaso (Figs. 3B, C). As
355 fibras possuem pontoações com aréolas diminutas, e estão presentes nas paredes radiais e nas
356 tangenciais (Fig. 3D). O parênquima axial é predominantemente paratraqueal dos tipos
357 confluyente e vasicêntrico (Figs. 2A-D) e é composto por células fusiformes ou séries axiais de
358 duas a quatro células (Fig. 3E). Os raios apresentam corpo compostos por células procumbentes
359 e uma camada marginal de células quadradas (Fig. 3F) e observamos células perfuradas nos
360 raios (Fig. 3G).

361 Das 20 variáveis quantitativas, 19 diferiram entre os tipos vegetacionais (Fig. 4, Tabelas
362 3 e S4). Os vasos têm maior diâmetro nos indivíduos do CE e da FE e menor diâmetro nos
363 indivíduos do CD e FO; o índice de agrupamento dos vasos é maior nos indivíduos do CE e
364 menor nos indivíduos dos outros tipos vegetacionais; a densidade de vasos é maior na FO e
365 menor nos outros tipos vegetacionais; a espessura da parede das fibras é maior nos indivíduos
366 do CD e menor nos indivíduos dos outros tipos vegetacionais; o número de raios/mm não
367 variou; os raios são mais altos e largos nos indivíduos do CD, FE e CE e são mais baixos e
368 estreitos nos indivíduos do da FO (Fig. 4). Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia são
369 maiores nos indivíduos da FE e CE e menores nos indivíduos do CD e FO (Tabela 3).
370 Observamos maior proporção de fibras nos indivíduos da FE e menor nos indivíduos da FO;
371 maior proporção de vasos nos indivíduos da FO e do CD e a menor nos indivíduos do CE e da
372 FE; e maior proporção de parênquima nos indivíduos da FE e a menor nos indivíduos do CD
373 (Tabela 3). Informações dos modelos utilizados para comparação das variáveis quantitativas
374 entre os ambientes estão nas Tabelas S5 e S6.

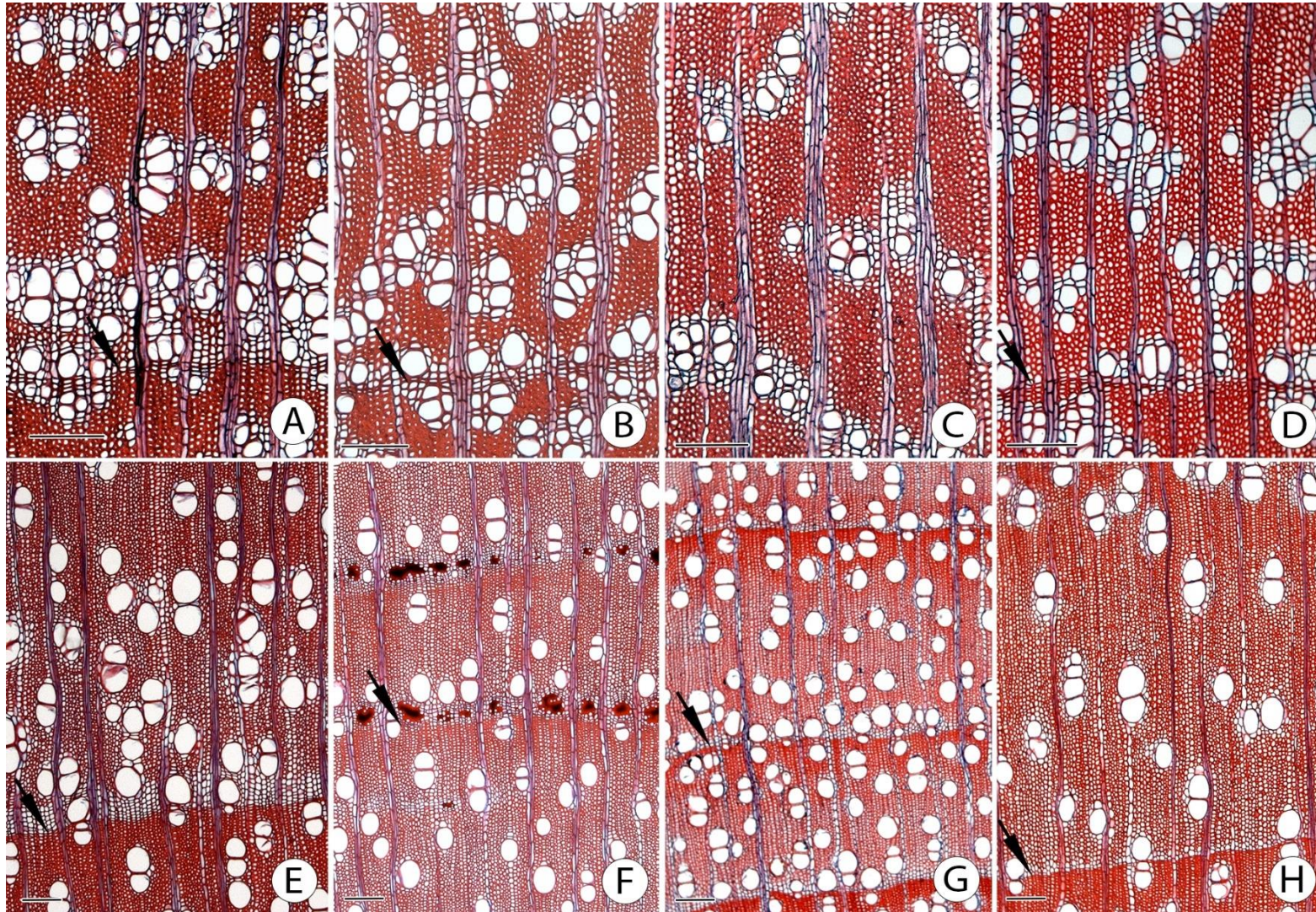


Fig. 2. Xilema secundário em *Moquiniastrum polymorphum* (A-D) e *Zanthoxylum rhoifolium* (E-H) de diferentes tipos vegetacionais em secções transversais. A, E = cerrado *sensu stricto*; B, F = cerrado; C, G = floresta estacional semidecídua; D, H = floresta ombrófila densa. Setas indicam os limites das camadas de crescimento. Notar porosidade difusa, arranjos tangencial, diagonal e dendrítico dos vasos e parênquima axial paratraqueal confluyente e vasicêntrico em *M. polymorphum* (A-D) e porosidade difusa e os vasos sem arranjo específico em *Z. rhoifolium* (E-H). Barras = 200 μm .

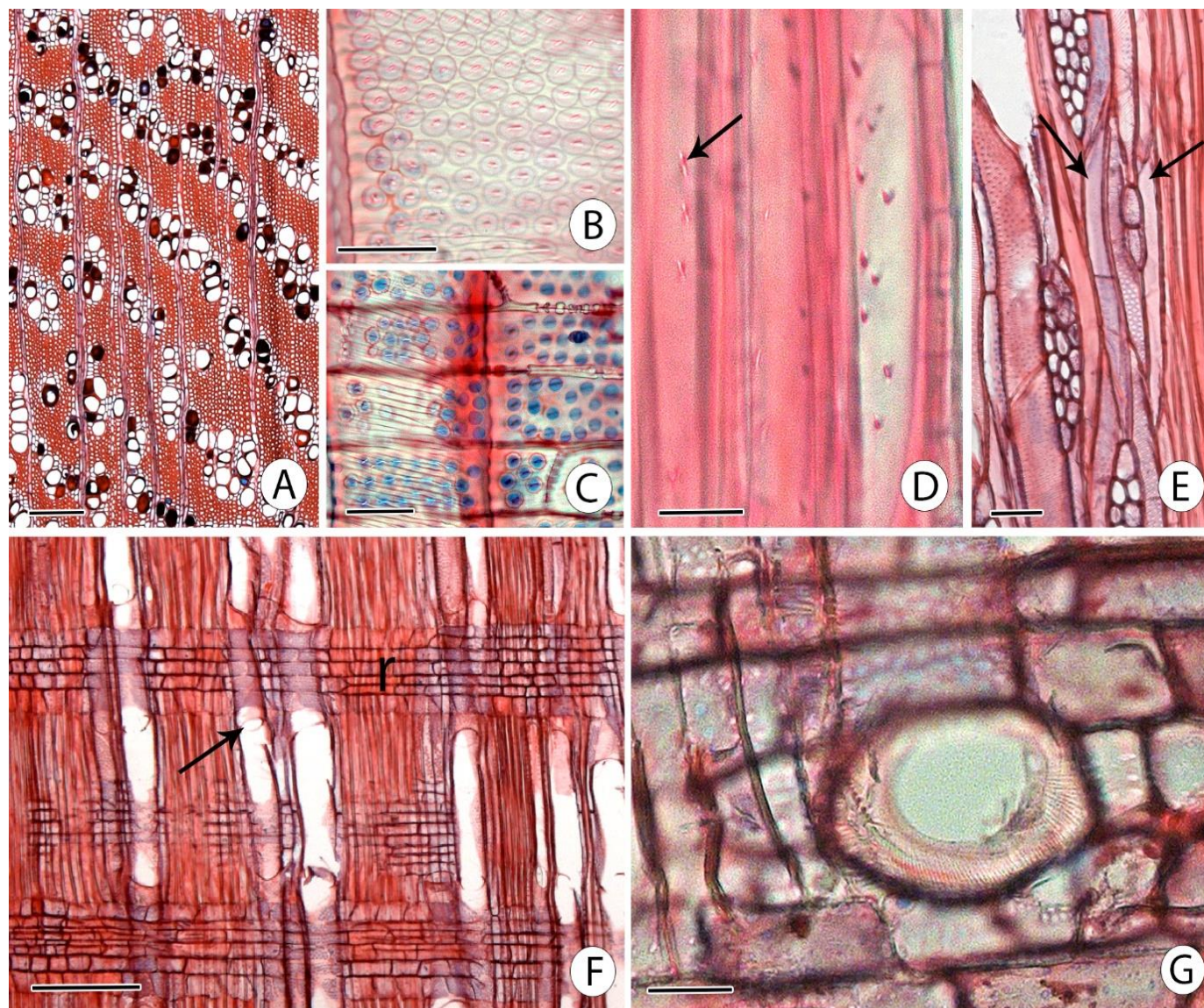


Fig. 3. Xilema secundário em *Moquiniastrum polymorphum*. A. Vasos do cerne com conteúdo em secção transversal. B. Pontoações intervasculares alternas de formato circular e espessamento helicoidal da parede do vaso em secção longitudinal radial. C. Pontoações radio-vasculares com aréolas distintas, semelhantes às intervasculares e espessamento helicoidal da parede em evidência no vaso da esquerda em secção longitudinal radial. D. Fibras com pontoações com aréolas diminutas em secção longitudinal radial (seta). E. Célula fusiforme do parênquima axial (seta à direita) e série com duas células (seta à esquerda) em secção longitudinal tangencial. F. Placa de perfuração simples (seta) e raios (r) compostos por células centrais procumbentes e uma camada marginal de células quadradas em secção longitudinal radial. G. Célula perfurada no raio em evidência. Barras: A, F = 200 μm ; B, C, G = 20 μm ; D = 10 μm ; E = 50 μm .

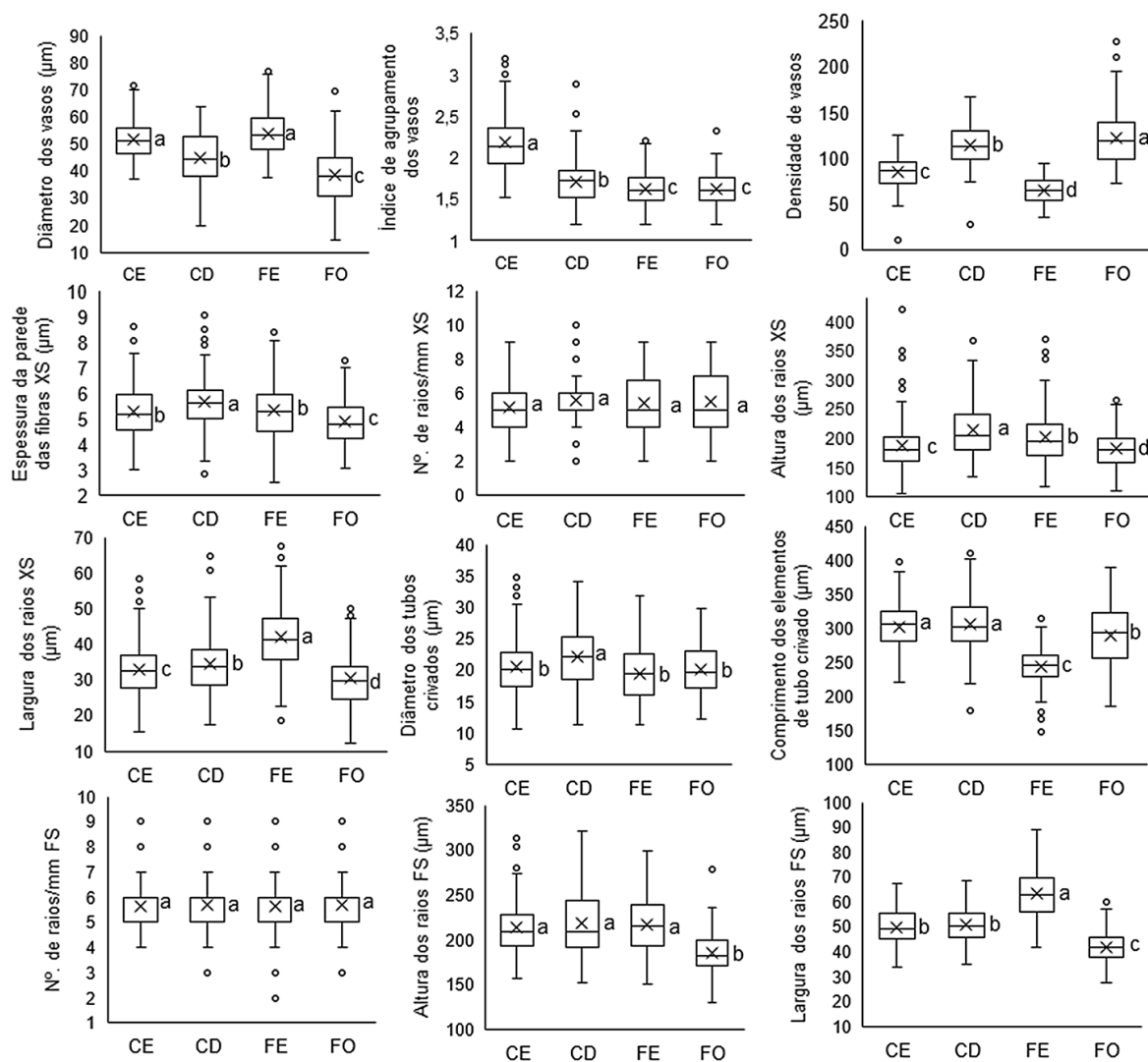


Fig. 4. Variáveis anatômicas do sistema vascular de *Moquiniastrum polymorphum* em diferentes tipos vegetacionais. CE = cerrado *sensu stricto*; CD = cerradão; FE = floresta estacional semidecídua; FO = floresta ombrófila densa; XS = xilema secundário; FS = floema secundário. (X) dentro das caixas indicam médias. Letras distintas à direita são usadas para indicar diferenças significativas entre os ambientes ($p < 0,05$).

374 Tabela 3. Índices de vulnerabilidade e mesomorfia ($n = 5$), proporções dos tipos celulares do
 375 xilema secundário ($n = 15$) e proporções de células com paredes secundárias lignificadas e de
 376 células com paredes primárias no floema secundário ($n = 5$) em *Moquiniastrum polymorphum*
 377 e *Zanthoxylum rhoifolium* apresentados como média \pm desvio padrão nos diferentes tipos
 378 vegetacionais. Letras distintas diferem entre si significativamente ($p < 0,05$).

Variáveis		Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerradão	Floresta estacional semidecídua	Floresta ombrófila densa
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>					
Xilema secundário	Índice de vulnerabilidade	0,6 \pm 0,1 b	0,4 \pm 0,1 c	0,8 \pm 0,05 a	0,3 \pm 0,1 c
	Índice de mesomorfia	177 \pm 21,4 a	119,2 \pm 27,4 b	198,4 \pm 14,6 a	97,2 \pm 29,8 b
	Proporção de fibras (%)	48,7 \pm 9 ab	46,6 \pm 7,7 bc	50,3 \pm 11,2 a	45,2 \pm 5,2 c
	Proporção de vasos (%)	17,7 \pm 4,5 b	22,3 \pm 5,5 a	15,5 \pm 6 c	22,4 \pm 3,8 a
	Proporção de parênquima (%)	33,6 \pm 6,7 ab	31,1 \pm 5,5 b	34,2 \pm 7,5 a	32,4 \pm 4,18 ab
Floema secundário	Proporção de células com paredes secundárias lignificadas (%)	28,5 \pm 8,1 a	27,2 \pm 3,5 a	20,9 \pm 2,8 a	20,5 \pm 2,65 a
	Proporção de células com paredes primárias (%)	71,5 \pm 8,1 a	72,8 \pm 3,5 a	79,1 \pm 2,8 a	79,5 \pm 2,65 a
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>					
Xilema secundário	Índice de vulnerabilidade	3,8 \pm 0,6 ab	2,5 \pm 0,5 b	3,1 \pm 1,1 ab	4,8 \pm 1,4 a
	Índice de mesomorfia	1658,2 \pm 258,2 ab	1268,3 \pm 256,8 b	1737,6 \pm 657,7 ab	2462,5 \pm 906,9 a
	Proporção de fibras (%)	63,6 \pm 6,7 ab	62,4 \pm 10,1 b	65,9 \pm 8,8 a	56,1 \pm 10,64 c
	Proporção de vasos (%)	13,6 \pm 4,6 c	16,2 \pm 3,9 b	13,4 \pm 5,5 c	20,1 \pm 7,03 a
	Proporção de parênquima (%)	22,8 \pm 4,9 ab	21,4 \pm 7,7 b	20,7 \pm 5,4 b	23,8 \pm 4,7 a
Floema secundário	Proporção de células com paredes secundárias lignificadas (%)	15,9 \pm 2,6 ab	20,8 \pm 5,2 a	16,9 \pm 2,2 ab	12 \pm 3,3 b
	Proporção de células com paredes primárias (%)	84,1 \pm 2,6 ab	79,2 \pm 5,2 b	83,1 \pm 2,2 ab	88 \pm 3,3 a

379

380 Floema secundário

381 Considerando as características qualitativas, o floema secundário de *M. polymorphum*
 382 não variou entre os ambientes. É constituído pelo floema condutor e floema não condutor (Fig.
 383 5B). No floema condutor, as células companheiras apresentam conteúdo e a calose está presente
 384 ao redor dos poros dos crivos nas placas crivadas nos elementos de tubo crivados; e no floema
 385 não condutor, as células companheiras não apresentam conteúdo e a calose está depositada
 386 bloqueando os poros dos crivos nas placas crivadas nos elementos de tubo crivados (Fig. 5B).
 387 Ademais, na porção final do floema não condutor, os tubos crivados e células companheiras
 388 são obliterados (Figs. 5A, B).

389 Os tubos crivados são solitários ou estão em pequenos grupos (dois a três células) que
 390 ficam dispersos aleatoriamente por entre os outros tipos celulares do floema (Fig. 5A).
 391 Observamos placas crivadas simples transversais, simples inclinadas e compostas

392 escalariformes sempre inclinadas (Fig. 6A). As placas crivadas compostas têm de três a oito
393 áreas por placa no CE; três a nove áreas no CD e duas a oito na FE e FO. A proteína-P é não
394 dispersa (Fig. 6B). Observamos uma a duas células companheiras em plano transversal (Fig.
395 5A), e uma a duas ao longo dos elementos de tubo crivados que podem ser mais curtas ou
396 apresentar o mesmo comprimento dos elementos de tubo crivado (Fig. 6C).

397 As séries do parênquima axial são constituídas por uma célula fusiforme ou duas a quatro
398 células (Fig. 6D) e apresentam arranjo difuso e difuso-em-agregado (Fig. 5A). Detectamos
399 amido nas células do parênquima axial (Tabela S7).

400 Os raios apresentam curso reto (Fig. 5A) e são heterocelulares, com corpo composto por
401 células procumbentes e uma camada marginal de células quadradas ou eretas (Fig. 5B).
402 Observamos células crivadas nos raios (Fig. 6E). Na porção final do floema não condutor, onde
403 há obliteração dos tubos crivados e células companheiras, os raios se esclerificam quando tocam
404 o esclerênquima (Figs. 5A, B). Detectamos amido nas células do raio (Tabela S7)

405 O esclerênquima é composto por esclereídes e fibroesclereídes (Figs. 5B, C) com arranjo
406 difuso e difuso-em-agregado (Fig. 5A), e ocasionalmente, observamos faixas tangenciais
407 descontínuas (Fig. S2). Adicionalmente, na porção final do floema não condutor o
408 esclerênquima apresenta arranjo em grupos (Fig S2).

409 Das sete variáveis quantitativas do floema, quatro diferiram entre os ambientes. Os tubos
410 crivados apresentaram maior diâmetro nos indivíduos da CD e menor diâmetro nos outros tipos
411 vegetacionais; os elementos de tubo crivado foram mais longos nos indivíduos do CD e do CE
412 e mais curtos nos indivíduos da FO e da FE; os raios foram mais altos e largos nos indivíduos
413 do CE, do CD e da FE; e mais baixos e estreitos nos indivíduos da FO (Fig. 4, Tabela S4). O
414 número de raios/mm e as proporções de células com paredes secundárias lignificadas e de
415 células com paredes primárias não variaram entre os tipos vegetacionais (Fig. 4, Tabela 3).
416 Informações dos modelos utilizados para comparação destas variáveis entre os ambientes estão
417 detalhadas nas Tabelas S5 e S6.

Fig. 5. Floema secundário em *Moquiniastrum polymorphum* em secção transversal (A), longitudinal radial (B) e material macerado (C) A. Tubo crivado com duas células companheiras (círculo) e agrupamentos de dois a três elementos de tubo crivados (polígonos); e tubos crivados e células companheiras obliterados (setas) e raios retos que se esclerificam (asteriscos). B. Região do floema condutor e do floema não condutor. Em detalhe, e à esquerda os poros abertos das placas crivadas, e à direita os poros dos crivos da placa crivada bloqueados pelo depósito da calose; elementos de tubo crivado e células companheiras obliterados (setas); raio heterocelular (r); células do raio que se esclerificam (asteriscos). C. Uma fibroesclereíde à esquerda e esclereídes à direita. Barras = 50 μm ; detalhes da B = 10 μm .

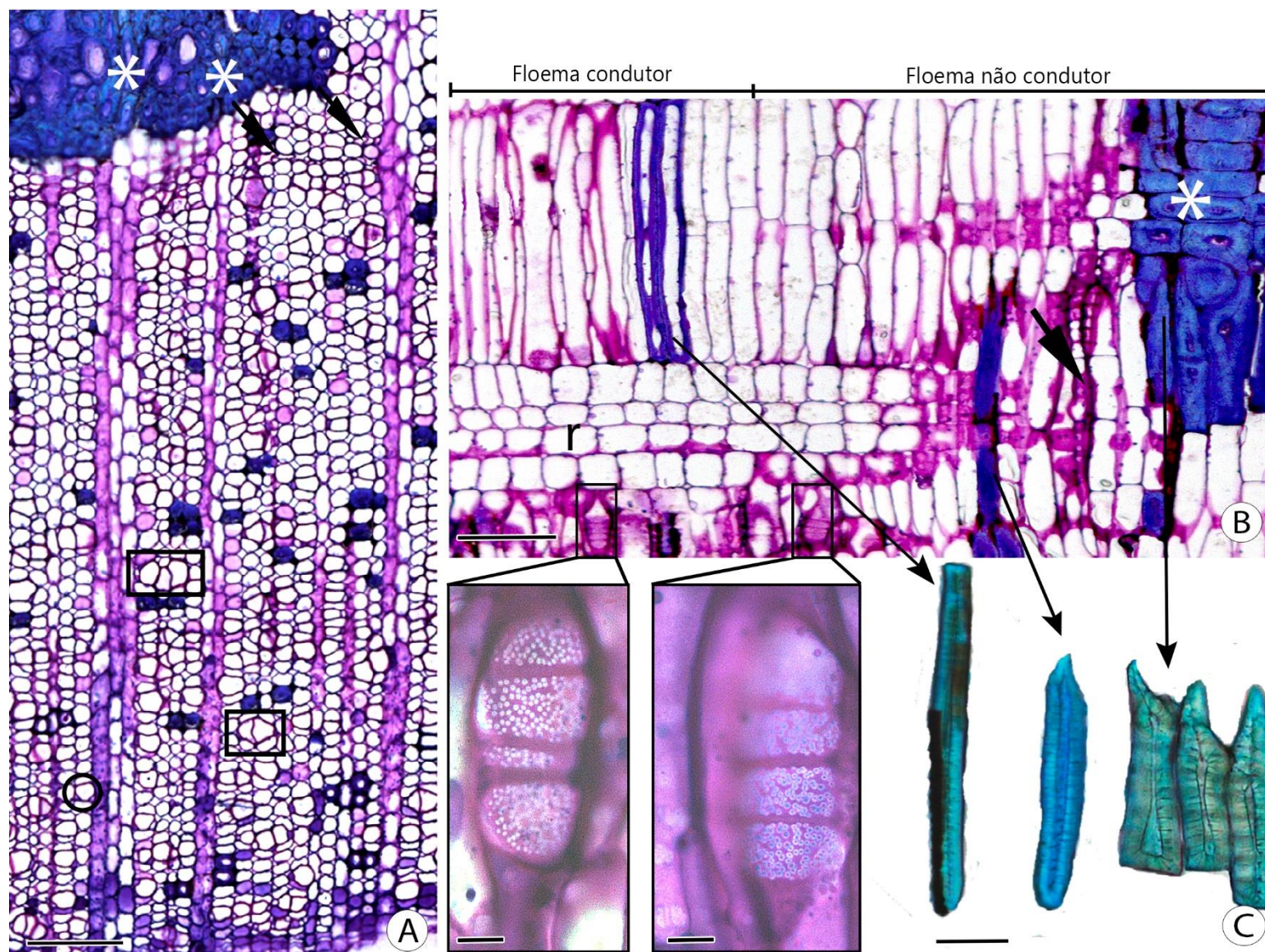


Fig. 5. ←

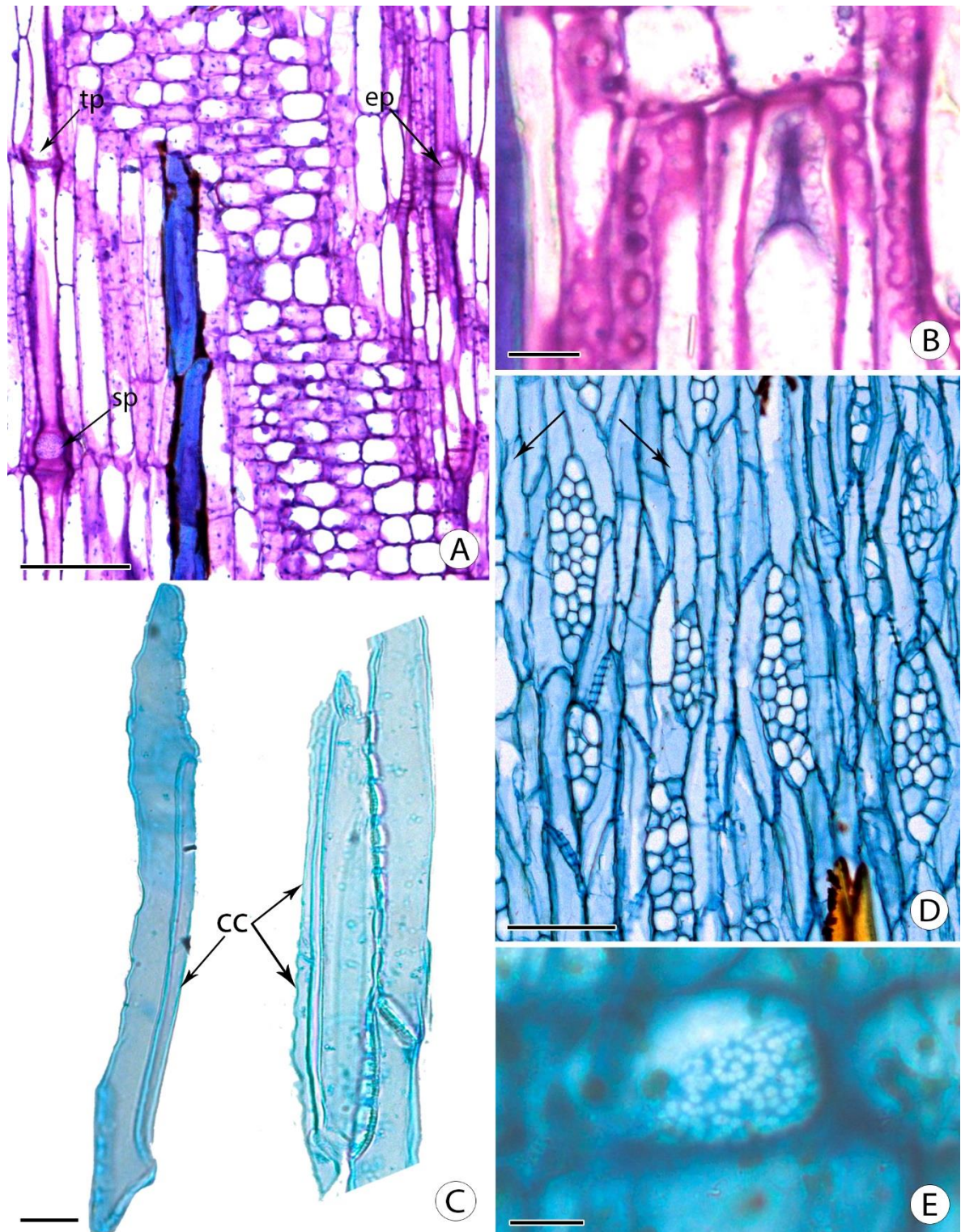


Fig. 6. Floema secundário em *Moquiastrium polymorphum*. A. Placa crivada simples transversal (tp), placa crivada simples inclinada (sp) e placa crivada composta escalariforme (ep) em secção longitudinal radial. B. Proteína-P não dispersa em secção longitudinal radial. C. Elementos de tubo crivado com 1 e 2 células companheiras (cc) que acompanham todo o elemento visto no material macerado. D. Séries de duas células do parênquima axial (setas) em secção longitudinal tangencial. E. Célula crivada no raio em secção longitudinal radial. E. Barras: A, D = 100 μm ; B, E = 20 μm ; C = 50 μm .

420 *Zanthoxylum rhoifolium*421 **Xilema secundário**

422 As características anatômicas qualitativas foram semelhantes, com variação nos tipos de
423 marcadores das camadas de crescimento, presença fibras gelatinosas, canais intercelulares de
424 origem traumática, cristais prismáticos e máculas entre os tipos vegetacionais. As camadas de
425 crescimento são presentes e bem definidas caracterizadas pelo espessamento da parede e
426 achatamento radial da fibra no lenho tardio e faixa de parênquima axial marginal em todos os
427 tipos vegetacionais (uma a seis células de largura no CE; uma a três células de largura no CD e
428 na FE; e uma a quatro células de largura na FO) (Figs. 2 E-H). No CD, além destes marcadores,
429 canais de origem traumática foram observados (Fig. 2 F). Fibras gelatinosas (Fig. 7A) estavam
430 presentes nos indivíduos do CD e da FE; canais intercelulares de origem traumática (Fig. 7B)
431 nos indivíduos do CE, do CD e da FE; cristais prismáticos em células subdivididas do
432 parênquima axial foram encontrados próximos aos canais de origem traumática (Fig. 7B) nos
433 indivíduos CE; e máculas (Fig. 7C) nos indivíduos do CE e CD. O lenho tem porosidade difusa
434 (Fig. 2E-H). Os vasos não apresentam arranjo específico, são solitários ou múltiplos de dois a
435 quatro e têm contorno circular (Figs. 2E-H). As placas de perfuração são simples (Fig. 7D). As
436 pontoações intervasculares são alternas e apresentam formato circular (Fig. 7E) e as pontoações
437 radio-vasculares apresentam aréolas distintas, semelhantes às intervasculares em tamanho e
438 forma (Fig. 7F). As fibras possuem aréolas diminutas que estão presentes nas paredes radiais e
439 tangenciais (Fig. 7G). O parênquima axial paratraqueal é do tipo escasso (Fig. 7A) e é composto
440 por células fusiformes ou séries axiais de duas a quatro células (Fig. 8H). Faixas marginais de
441 parênquima axial com até seis células de largura estão presentes (Figs. 2E-H). Os raios
442 apresentam corpo composto por células procumbentes e uma ou duas camadas marginais de
443 células quadradas (Fig. 7I).

444 Todas as variáveis anatômicas quantitativas variaram entre os ambientes (Fig. 8, Tabelas
445 3 e S8). O diâmetro do lúmen dos vasos é maior nos indivíduos da FO e menor nos outros tipos
446 vegetacionais; o índice de agrupamento dos vasos é maior em indivíduos da FO e do CD e
447 menor nos indivíduos da FE; a parede das fibras é mais espessa nos indivíduos do CD e da FE
448 e mais fina nos indivíduos do CE e da FO; o número de raios/mm é maior nos indivíduos da
449 FO e menor nos outros tipos vegetacionais; os raios são mais altos nos indivíduos da FE e do
450 CD e são mais baixos no CE enquanto são mais largos nos indivíduos do CD e são mais estreitos
451 nos outros tipos vegetacionais (Fig. 8). Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia são maiores
452 nos indivíduos da FO e menores dos indivíduos do CD (Tabela 3). A proporção de fibras no
453 xilema secundário foi maior nos indivíduos da FE, CE e CD e menor nos indivíduos da FO; o

454 oposto foi observado para a proporção de vasos; e a maior proporção de parênquima foi nos
455 indivíduos da FO e menor nos indivíduos do CD e FE (Tabela 3). As informações dos modelos
456 utilizados para comparação das variáveis quantitativas do xilema secundário de *Z. rhoifolium*
457 entre os ambientes estão detalhadas nas Tabelas S6 e S9.

Fig. 7. Xilema secundário em *Zanthoxylum rhoifolium*. A. Parênquima paratraqueal escasso e detalhe das fibras gelatinosas em secção transversal B. Canais intercelulares de origem traumática (asterisco) e cristais prismáticos nas células do parênquima axial (seta) secção longitudinal radial C. Máculas em secção transversal D. Elementos de vaso com placa de perfuração simples no material macerado E. Pontoações intervasculares alternas em secção longitudinal tangencial F. Pontoações radio-vasculares semelhantes às intervasculares secção longitudinal radial G. Pontoações com aréolas diminutas das fibras secção longitudinal radial H. Célula fusiforme do parênquima axial (seta à esquerda) e série com três células (seta à direita) em secção longitudinal tangencial. I. Raio (r) compostos por células procumbentes e uma camada marginal de células quadradas ou ereta em secção longitudinal radial. Barras: A, B, C, H = 100 μm ; D = 50 μm ; E, F, G, detalhe de A = 20 μm ; I = 200 μm .

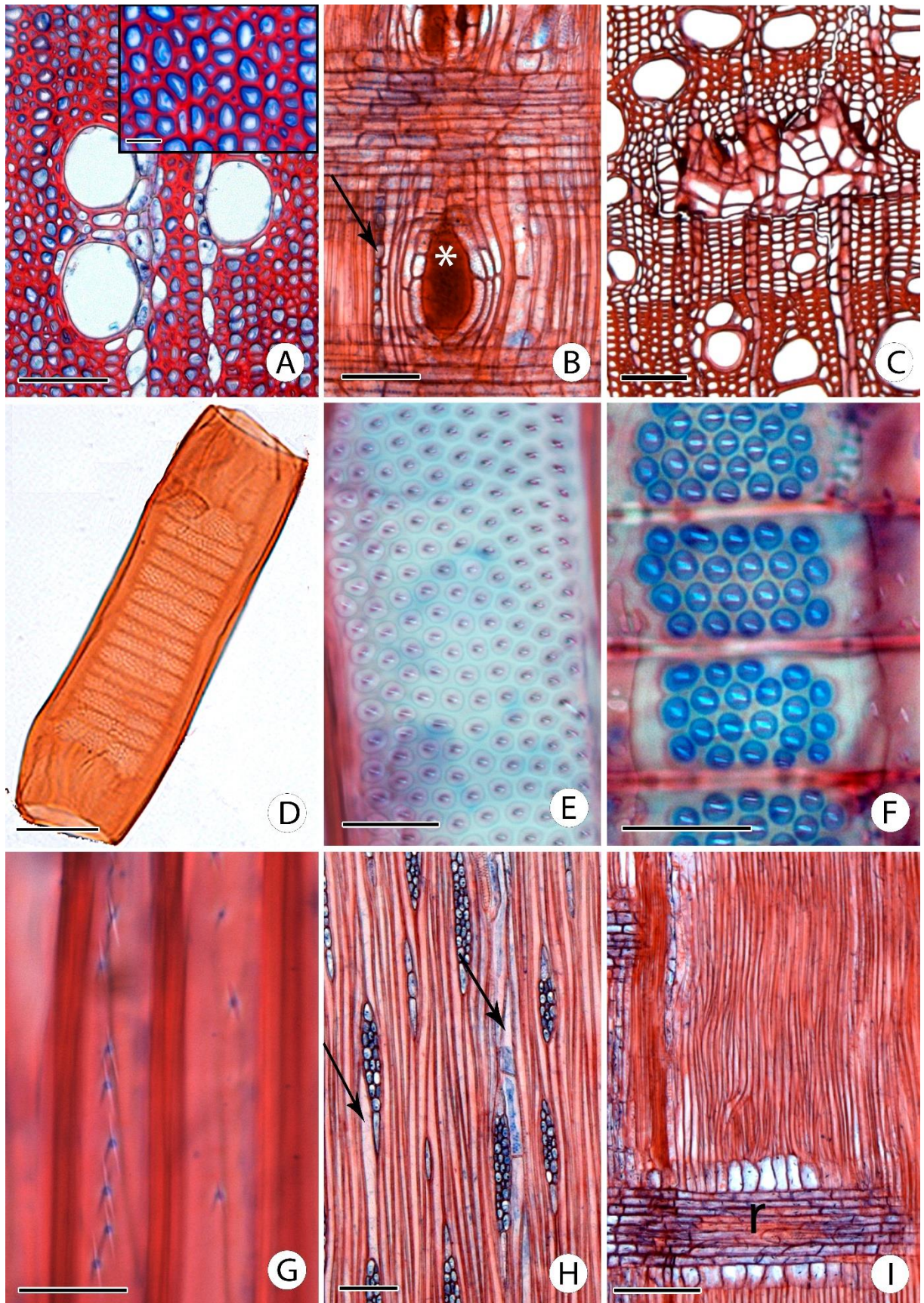


Fig. 7. ←

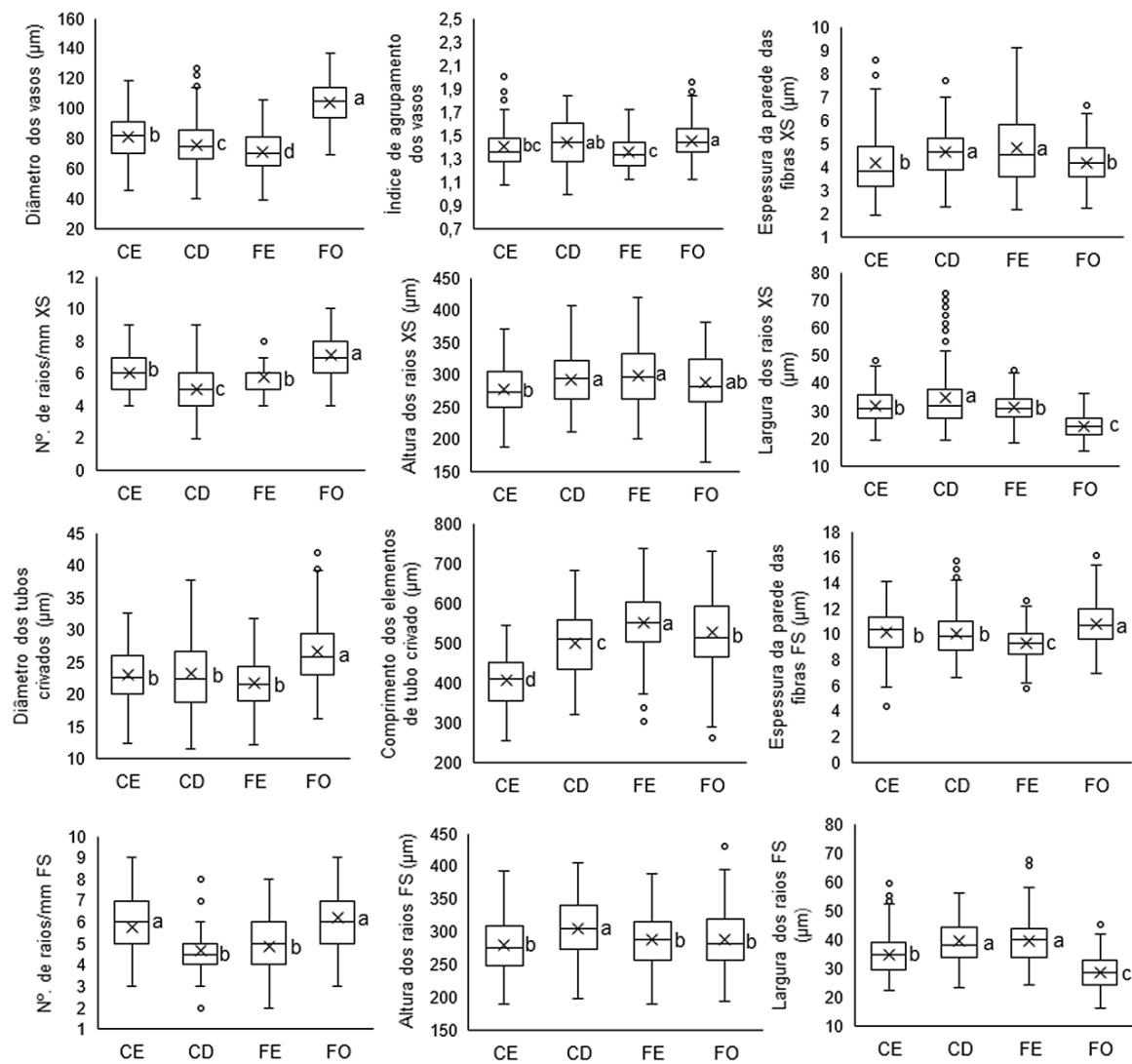


Fig. 8. Variáveis anatômicas do sistema vascular de *Zanthoxylum rhoifolium* em diferentes tipos vegetacionais. CE = cerrado *sensu stricto*; CD = cerradão; FE = floresta estacional semidecídua; FO = floresta ombrófila densa; XS = xilema secundário; FS = floema secundário. (X) dentro das caixas indicam médias. Letras distintas à direita são usadas para indicar diferenças significativas entre os ambientes ($p < 0,05$).

Floema secundário

458

459

460

461

462

463

464

465

466

As características qualitativas do floema secundário de *Z. rhoifolium* não variaram entre os ambientes e este é constituído pelo floema condutor e não condutor (Fig. 9B). No floema condutor, as células companheiras apresentam conteúdo e a calose está presente ao redor dos poros dos crivos nas placas crivadas nos elementos de tubo crivados; e no floema não condutor, as células companheiras não apresentam conteúdo e a calose está depositada bloqueando os poros dos crivos nas placas crivadas nos elementos de tubo crivados (Fig. 9B). Ademais, na porção final do floema não condutor, os elementos de tubo crivado e suas células companheiras estão obliterados (Figs. 9A, B; 10E).

467

468

469

470

471

472

473

474

475

Os tubos crivados são solitários ou em pequenos grupos (duas a quatro células) e estão dispersos aleatoriamente por entre os outros tipos celulares do floema (Fig. 9A). As placas crivadas são simples transversais (Fig. 9A), simples inclinadas (Fig. 9B) ou compostas escalariformes inclinadas (Figs. 10A, B). Nas placas crivadas compostas há de três a sete áreas crivadas no CE; de duas a sete áreas no CE; e de duas a oito na FE e FO. Áreas crivadas foram observadas também por todo o corpo do elemento de tubo crivado (Fig. 10A). A proteína-P é não dispersa e está depositada na porção terminal do elemento de tubo crivado (Fig. 9B). É possível visualizar de uma a três células companheiras em secção transversal (Fig. 9A), e uma ao longo de todo o elemento de tubo crivado (Fig. 10B).

476

477

478

As séries de parênquima axial são constituídas por uma única célula fusiforme ou duas a quatro células (Fig. 10A), e apresentam arranjo difuso e difuso-em-agregado em todos os tipos vegetacionais, como também faixas tangenciais nos indivíduos da FO (Fig. S3).

479

480

481

482

483

Os raios apresentam curso reto (Fig. 9A) e são heterocelulares (Fig. 10F) com corpo composto por células procumbentes e uma camada marginal de células quadradas ou eretas. Na porção final do floema não condutor, na região onde há colapso do tubos crivados e células companheiras, os raios apresentam curso ondulado e alguns se dilatam (Fig. 10E), bem como observamos idioblastos nas células do raio (Figs. 10D, F).

484

485

486

487

488

O esclerênquima é composto por fibras que apresentam arranjo em faixas tangenciais descontínuas (Fig. S3); e, em secção transversal, têm formato quadrado a arredondado. Fibras gelatinosas são observadas em todos os ambientes (Fig. 9A). Na porção final do floema não condutor, além de fibras, esclereídes presentes, originadas a partir da lignificação de células do parênquima, e apresentam arranjo difuso, difuso-em-agregado e em grupos. (Fig. 10E).

489

490

Cristais prismáticos estão presentes em células subdivididas parênquima axial adjacentes às faixas de fibras (Fig. 9B) e cristais aciculares agregados (Fig. 10C) estão distribuídos

491 aleatoriamente em células parenquimáticas. Detectamos lipídios e amido nas células dos
492 parênquimas axial e radial (Tabela S7).

493 Todas as variáveis quantitativas diferiram entre os ambientes. Os tubos crivados
494 apresentaram maior diâmetro nos indivíduos da FO e menor nos outros tipos vegetacionais; os
495 elementos de tubo crivados foram mais longos nos indivíduos da FE e menor nos outros tipos
496 vegetacionais; a parede das fibras foi mais espessa nos indivíduos da FO e mais fina nos
497 indivíduos dos outros tipos vegetacionais; maior número de raios/mm foram observados nos
498 indivíduos da FO e do CE e o menor nos indivíduos da FE e do CD; os raios foram mais altos
499 nos indivíduos do CD e igualmente mais baixos nos outros tipos vegetacionais e mais largos
500 nos indivíduos da FE e do CD e mais estreitos nos indivíduos do CE e da FO (Fig. 8; Tabela
501 S8). A proporção de células com paredes secundárias lignificadas do floema secundário foi
502 maior nos indivíduos do CD e menor nos indivíduos da FO e a proporção de células com paredes
503 primárias foi maior nos indivíduos da FO e menor nos indivíduos do CD (Tabela 3). As
504 informações dos modelos utilizados para comparação das variáveis do floema secundário entre
505 os ambientes estão detalhadas nas Tabelas S6 e S9.

Fig. 9. Floema secundário em *Zanthoxylum rhoifolium* em secção transversal (A) e longitudinal radial (B). A. Agrupamentos de dois e quatro elementos de tubo crivados (polígonos); tubo crivado solitário com três células companheiras (círculo); raio (r) com percurso reto; obliteração dos tubos crivados (setas); em detalhe, à esquerda, fibras gelatinosas e parênquima com cristais prismáticos (cabeça de seta) adjacentes às fibras e, à direita, placa crivada simples transversal. B. Região do floema condutor e do floema não condutor. Em detalhe, à esquerda, os poros dos crivos da placa crivada composta abertos, e à direita, os poros fechados da placa crivada simples inclinada onde a calose está bloqueando os poros dos crivos; proteína-P (seta); elementos de tubo crivado e suas células companheiras obliterados (asterisco); e cristais prismáticos (cabeças de setas) nas células do parênquima axial. Barras = 50 μm ; detalhes = 20 μm .

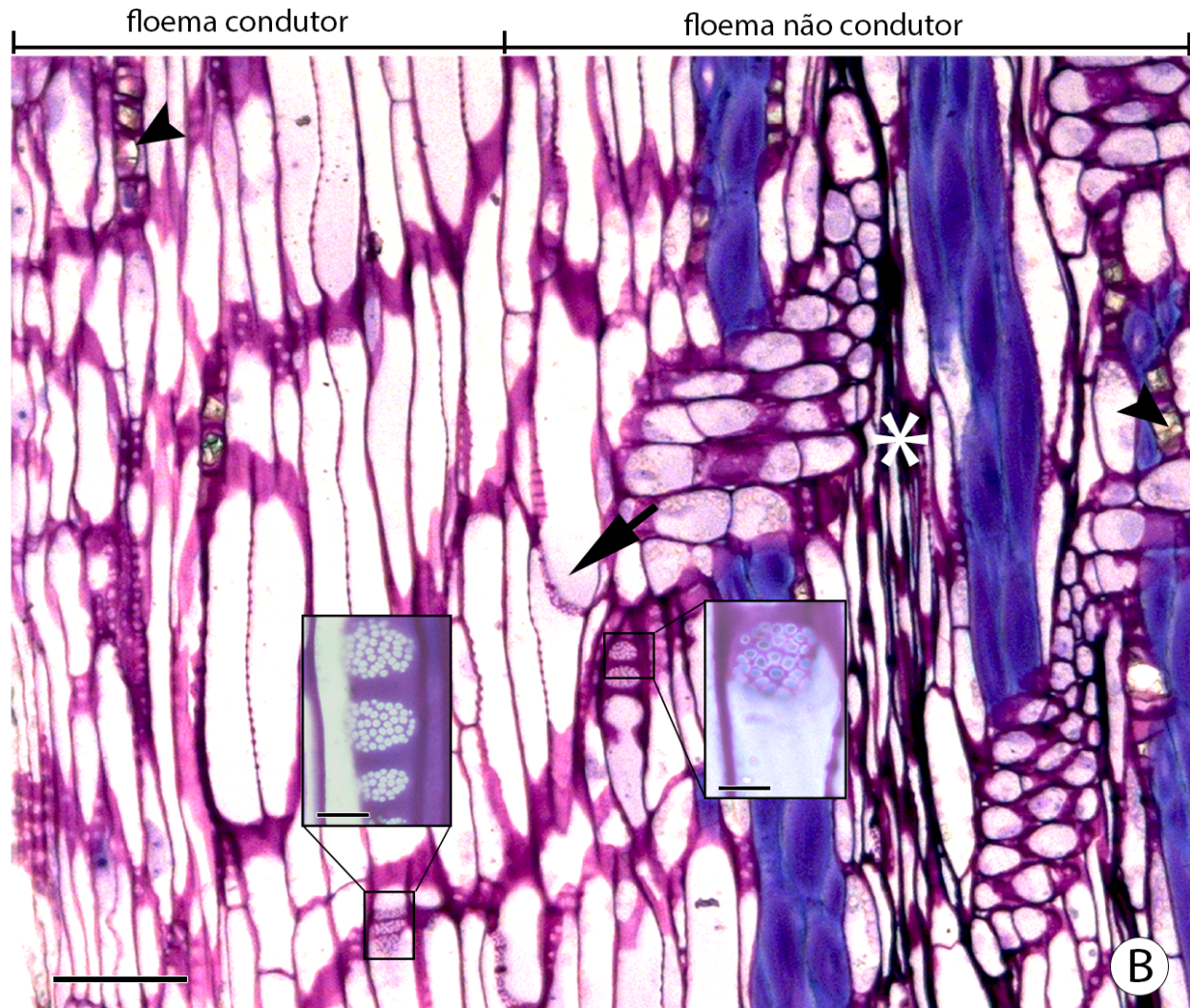
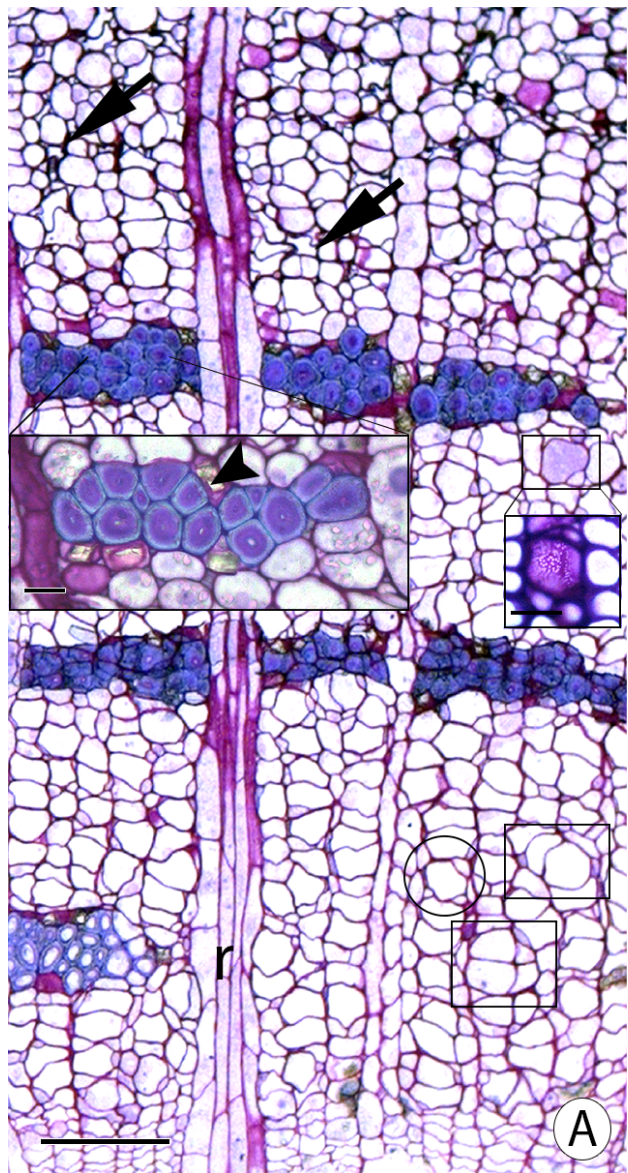


Fig. 9. ←

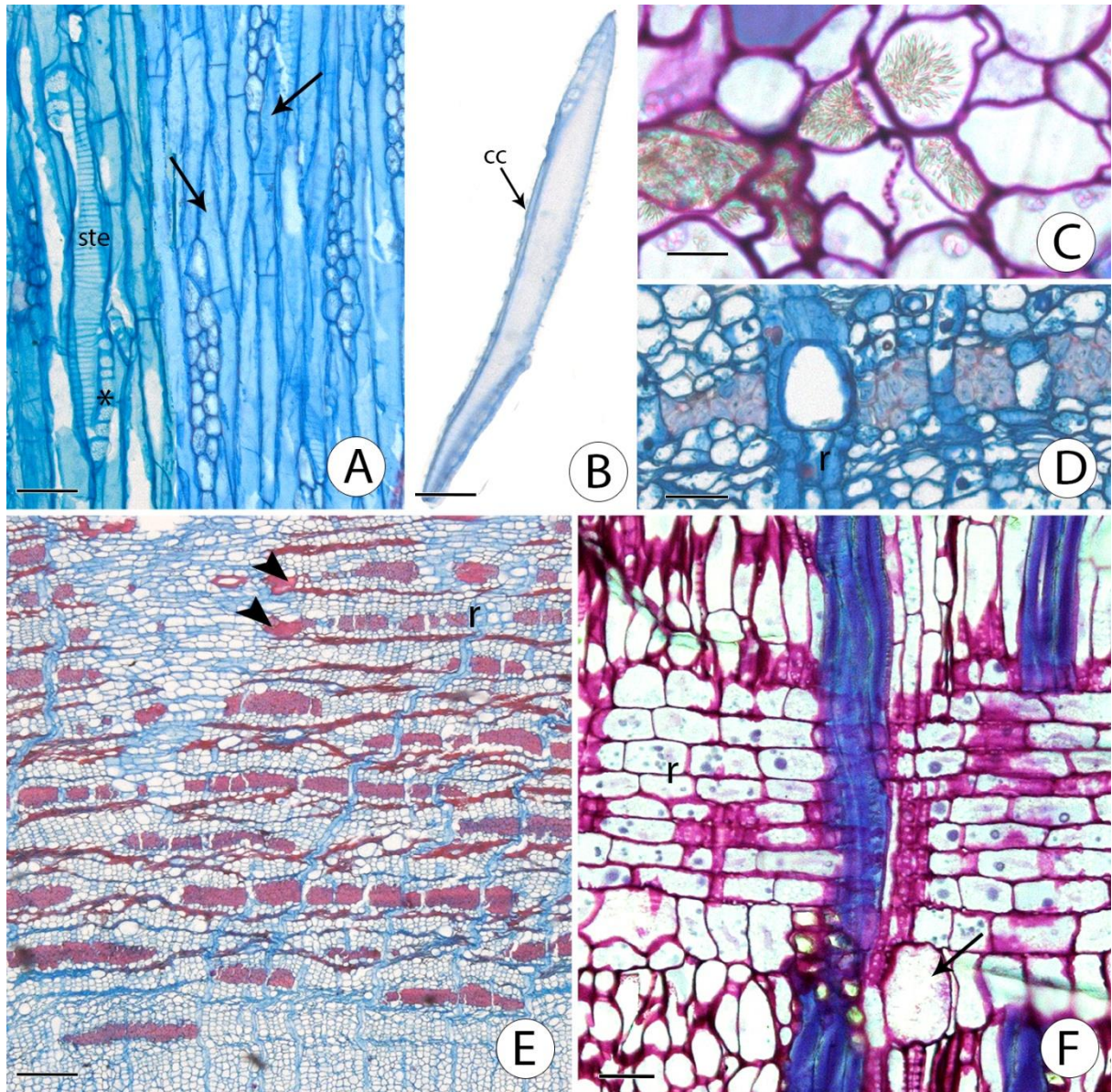


Fig. 10. Floema secundário em *Zanthoxylum rhoifolium* A. Placa crivada composta inclinada (asterisco), áreas crivadas por todo o corpo do elemento de tubo crivado (ste) e séries com duas células do parênquima axial (setas) em secção longitudinal tangencial. B. Elemento de tubo crivado com uma célula companheira (cc) e placa crivada composta inclinada. C. Cristais aciculares agregados em células do parênquima axial em secção transversal. D. Idioblasto no raio (r) em secção transversal. E. Fibras com arranjo em faixas tangenciais, esclereídes com arranjo em grupos (cabeças de seta), raio (r) com curso ondulado e dilatado em secção transversal. F. Raio (r) heterocelular e idioblasto no raio (seta) em secção longitudinal radial. Barras: A, B, D, F = 50 μ m; C = 10 μ m; E = 200 μ m.

507 **Similaridade e diferenças entre os tipos vegetacionais**

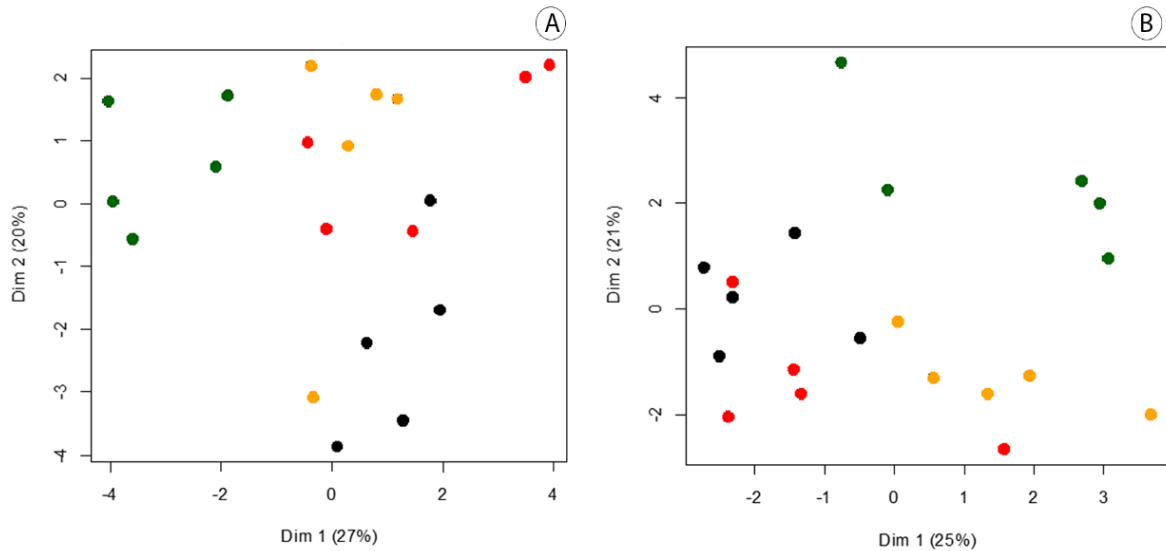
508 A análise de componentes principais (Tabela 4, Fig. 11) revelou que para *M.*
 509 *polymorphum* os dois primeiros eixos responderam por 47% do total da variação. A densidade
 510 de vasos, a espessura da parede das fibras do xilema secundário e as alturas dos raios do xilema
 511 e do floema secundários foram as características mais correlacionadas com o primeiro eixo. O
 512 comprimento dos elementos de vaso e dos elementos de tubo crivados foram as características
 513 mais correlacionadas com o segundo eixo. Em *Z. rhoifolium*, os dois primeiros eixos
 514 responderam por 46% da variação, sendo o diâmetro dos vasos, o comprimento dos elementos
 515 de vaso, a abertura das pontoações radio-vasculares e a espessura da parede das fibras do floema
 516 secundário as características mais correlacionadas com o primeiro eixo; e o número de
 517 raios/mm linear do xilema secundário a mais correlacionada com o segundo eixo.

518

519 Tabela 4. Coeficiente de correlação (*r*) entre as variáveis anatômicas quantitativas do sistema
 520 vascular com os dois primeiros eixos da análise de componentes principais em *Moquiniastrum*
 521 *polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium*. As porcentagens de variação explicada em cada eixo
 522 estão entre parênteses e as correlações significativas estão em negrito.

Variáveis anatômicas	<i>Moquiniastrum polymorphum</i>		<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	
	PC1 (27%)	PC2 (20%)	PC1 (25%)	PC2 (21%)
Diâmetro do lúmen dos vasos	-0.62	-0.36	-0.71	0.56
Densidade dos vasos	0.81	0.12	0.41	-0.29
Comprimento dos elementos de vaso	-0.02	0.85	0.71	0.60
Índice de agrupamento dos vasos	-0.10	0.48	-0.33	0.16
Espessura da parede das fibras do xilema secundário	-0.86	-0.18	0.00	-0.29
Comprimento das fibras do xilema secundário	-0.33	-0.01	0.14	0.65
Número de raios por mm linear do xilema secundário	-0.11	0.37	-0.54	0.72
Altura dos raios do xilema secundário	-0.81	0.03	0.58	0.37
Largura dos raios do xilema secundário	-0.62	-0.61	0.02	-0.67
Abertura das pontoações intervasculares	-0.56	0.25	-	-
Abertura das pontoações radio-vasculares	-0.62	0.54	-0.75	-0.17
Diâmetro do tubo crivado	-0.22	0.49	-0.53	0.31
Comprimento dos elementos de tubo crivados	-0.05	0.74	0.50	0.57
Espessura da parede das fibras do floema secundário	-	-	-0.70	0.00
Número de raios por mm linear do floema secundário	0.16	-0.37	-	-
Altura dos raios do floema secundário	-0.79	-0.14	0.56	0.24
Proporção de parênquima do xilema secundário	0.04	-0.65	-0.34	-0.15
Proporção de células com paredes não lignificadas do floema secundário	0.52	-0.28	-0.31	0.63

523 A análise do diagrama (Fig. 11) indica que em *M. polymorphum*, considerando o eixo 2,
 524 é possível separar os indivíduos da FO dos indivíduos nos outros tipos vegetacionais. Em *Z.*
 525 *rhoifolium*, considerando o eixo 1 também observamos a separação dos indivíduos da FO dos
 526 indivíduos nos outros tipos vegetacionais.



527 Fig. 11. Análise de componentes principais das variáveis anatômicas quantitativas do sistema
 528 vascular secundário de *Moquiniastrum polymorphum* (A) e *Zanthoxylum rhoifolium* (B) em
 529 quatro tipos vegetacionais. Laranja = cerrado *sensu stricto*; Vermelho = cerradão; Preta =
 530 floresta estacional semidecídua; verde = floresta ombrófila densa. As porcentagens de variação
 531 estão indicadas em cada eixo.
 532

533

534 Discussão

535 Na tentativa de verificar se há padrões das características do sistema vascular conforme
 536 a diferença na disponibilidade de água entre os ambientes, neste trabalho comparamos
 537 características anatômicas do sistema vascular secundário em *M. polymorphum* e *Z. rhoifolium*
 538 que ocorrem em diferentes tipos vegetacionais de dois ambientes, um com sazonalidade
 539 pluviométrica e outro em que o regime pluviométrico é relativamente constante durante o ano.
 540 As espécies apresentaram adaptações particulares do sistema vascular para cada ambiente, no
 541 entanto existem evidências que, onde há seca sazonal, as características anatômicas das espécies
 542 contribuem para a segurança no transporte de água, enquanto que, onde há disponibilidade
 543 hídrica constante, as características anatômicas das espécies contribuem para a eficiência no
 544 transporte, tanto no xilema quanto no floema. Apesar das adaptações particulares do sistema
 545 vascular de cada espécie para os ambientes, ao considerar o conjunto de características

546 anatômicas, é possível verificar, nas duas espécies, um padrão de agrupamento de indivíduos
547 do ambiente com seca sazonal, e a separação destes, dos indivíduos de regime pluviométrico
548 constante ao longo do ano.

549

550 **Anatomia do sistema vascular e ambiente**

551 As espécies apresentaram respostas distintas quanto a algumas características dos vasos.
552 Maiores diâmetros do lúmen dos vasos e índice de agrupamento, observados em *Z. rhoifolium*
553 no ambiente com disponibilidade de água constante ao longo do ano, podem contribuir com a
554 eficiência no transporte de água. Isso porque vasos com maior diâmetro transportam um maior
555 volume de água (Tyree e Zimmermann 2002; Sperry et al. 2008) e a maior conectividade entre
556 os vasos aumenta a condutividade hidráulica (Loepfe et al. 2007). Por outro lado, no ambiente
557 com seca sazonal, vasos de menor diâmetro são considerados mais seguros (Sperry et al. 2006,
558 2008) devido à maior força de tensão da água que reduz a probabilidade de ocorrer embolismo
559 (Zimmermann 1982) e a maior proximidade das paredes que confere maior resistência à
560 implosão (Sperry et al. 2006). A relação entre maior e menor diâmetro dos vasos com maior e
561 menor disponibilidade de água nos ambientes, respectivamente, é frequentemente descrita na
562 literatura (ver Tabela 1) e nossos dados confirmam essa tendência para *Z. rhoifolium*.

563 Diferentemente de *Z. rhoifolium*, em *M. polymorphum* vasos de maior diâmetro foram
564 observados no ambiente com seca sazonal. Conforme menor disponibilidade de água, como por
565 exemplo durante a seca dos ambientes sazonais, há a maior probabilidade de ocorrer embolismo
566 nos vasos que por sua vez interrompe o fluxo de água nos vasos do xilema secundário e, como
567 consequência, reduz a capacidade total de condução hidráulica (Ladjal et al. 2005). Ademais,
568 vasos de maior diâmetro são considerados menos seguros devido a maior probabilidade de
569 ocorrer embolismo (Tyree et al. 1994; Sperry et al. 2008), e por isso não são adaptativos a
570 ambientes sazonais. Para minimizar o efeito do embolismo nos vasos em *M. polymorphum*
571 nestes ambientes, outras características parecem contribuir com a segurança no transporte de
572 água. Por exemplo, o maior índice de agrupamento de vasos observados no cerrado *sensu stricto*
573 e cerradão. Embora esta característica tenha sido anteriormente relacionada à eficiência no
574 transporte de água (Loepfe et al. 2007), também está associada à segurança no transporte, pois
575 vasos agrupados podem levar o fluxo de água à vias alternativas quando ocorre o embolismo
576 (Tyree et al. 1994). Além do índice de agrupamento, o dimorfismo de vasos e a presença de
577 espessamento helicoidal na parede dos vasos podem contribuir com a manutenção da coluna de

578 água no xilema secundário para a segurança do transporte. Dimorfismo de vasos, por apresentar,
579 em graus variados, tanto vasos mais largos quanto estreitos (Carlquist 2001) é uma
580 característica que confere segurança na condutividade hidráulica, pois os vasos mais estreitos
581 manteriam o sistema condutor mesmo na ocorrência de embolismo nos vasos mais largos
582 (Ewers et al. 1990). Certo grau de dimorfismo de vasos, como aqui descrito, foram citados
583 como explicação da habilidade de árvores e arbustos pioneiros em habitar ambientes com déficit
584 hídrico (Apgaua et al. 2016). Espessamento helicoidal por ser um depósito desigual na
585 superfície interna da parede dos vasos (Carlquist 2001) aumenta a área de superfície dos vasos,
586 que por sua vez aumenta a aderência da água, melhorando a condução, e aumenta a resistência
587 mecânica da parede conservando a integridade dos vasos mesmo com o aumento das pressões
588 negativas (Jeje e Zimmermann 1979; Tyree e Zimmermann 2002). Assim, maior agrupamento
589 de vasos, dimorfismo e espessamento helicoidal na parede dos vasos compensariam os vasos
590 de maior diâmetro e poderiam manter o transporte de água, contribuindo, portanto para
591 segurança, mesmo em condições de menor disponibilidade nos ambientes sazonais. Outro
592 aspecto a ser considerado com relação a *M. polymorphum* que pode contribuir com a segurança
593 no transporte de água, mas que não está atrelada às características do xilema secundário seria a
594 plasticidade fenotípica foliar da espécie. Esta espécie pode produzir folhas com características
595 anatômicas distintas na estação seca quando comparada com as folhas produzidas na estação
596 chuvosa. Na estação seca, as folhas apresentam maior densidade estomática e estômatos de
597 menor diâmetro (Rossatto e Kolb 2009). Os estômatos menores têm menor condutância
598 estomática e a maior densidade de estômatos aumenta a resistência da camada limítrofe do ar
599 na superfície das folhas, tornando o microclima mais úmido, e juntas, estas características
600 diminuem as taxas transpiratórias (Larcher 2000). Com a redução da transpiração, por meio de
601 regulação estomática, a água permanece nas folhas, o que pode manter a coluna de água no
602 xilema secundário intacta, evitando o embolismo (Cochard et al. 2002). Isto evidencia que as
603 características do xilema secundário não devem ser analisadas de forma isolada, bem como
604 reflete que para o bom funcionamento, deva existir um trabalho de coordenação entre toda a
605 estrutura da planta (Apgaua et al. 2016).

606 Com relação às células condutoras do floema secundário, em *Z. rhoifolium*, o diâmetro
607 do tubo crivado foi maior no ambiente onde a disponibilidade de água é constante e menor nos
608 indivíduos do ambiente com seca sazonal. Como a capacidade de condução está vinculada ao
609 diâmetro do tubo crivado, já que de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille a capacidade de fluxo

610 em um tubo aumenta conforme a quarta potência do seu diâmetro (Thompson e Holbrook
611 2003), os tubos crivados mais largos no ambiente com disponibilidade constante de água
612 conduzem mais e, portanto, são mais eficientes. Seguindo este raciocínio, os tubos crivados
613 mais estreitos nesta espécie conduziram menos no ambiente com seca sazonal, sendo menos
614 eficientes. Padrão semelhante foi verificado por Woodruff (2014) que encontrou uma
615 diminuição do diâmetro do tubo crivado e a redução do transporte no floema conforme o
616 aumento do estresse hídrico, como o que pode acontecer durante o período seco em ambientes
617 sazonais. Esta tendência de tubos crivados mais largos em ambientes com maior disponibilidade
618 de água e mais estreitos em ambientes com seca sazonal não foi verificada em *M. polymorphum*.

619 O comprimento das células condutoras do sistema vascular não apresentou tendência
620 conforme os ambientes, não sendo possível qualquer relação de eficiência ou segurança
621 conforme a disponibilidade de água. É importante ressaltar que, quando se avalia a eficiência
622 ou segurança do transporte no sistema vascular, considera-se o comprimento total do tubo
623 crivado (Thompson e Holbrook 2003) e do vaso (Lens et al. 2011), uma vez que que é um
624 parâmetro funcional menos controverso que o comprimento de cada elemento de vaso (Baas et
625 al. 2004). Com estes resultados, o comprimento das células condutoras talvez esteja mais
626 relacionado a sua origem, se mantendo do mesmo comprimento das células iniciais fusiformes
627 do câmbio vascular (ver item *Paralelismo entre xilema e floema secundários*). Assim, como
628 fatores morfogênicos explicariam a variação do comprimento das células condutoras entre
629 ambientes (Carlquist 1977) sem interpretações ou vantagem funcional definida (Scholz,
630 Klepsch, et al. 2013) para o xilema, também verificamos esta relação para o floema. Estudos
631 adicionais que permitam entender melhor a relação entre o comprimento da inicial fusiforme
632 com o comprimento dos elementos condutores poderão esclarecer essa questão.

633 Ao analisar as células de suporte, no xilema, observamos fibras com paredes mais
634 espessas em *M. polymorphum* e em *Z. rhoifolium* no ambiente com seca sazonal, exceto nos
635 indivíduos do cerrado *sensu stricto* da última espécie. Interessante notar que a proporção de
636 fibras do xilema secundário nas duas espécies também foi maior em fisionomias com seca
637 sazonal (no cerrado *sensu stricto* e na floresta estacional semidecídua em *M. polymorphum* e
638 no cerrado *sensu stricto*, cerradão e na floresta estacional semidecídua em *Z. rhoifolium*). Foi
639 verificado uma forte relação entre uma maior área da parede das fibras e resistência à cavitação,
640 sugerindo uma contribuição das fibras na resistência a implosão dos vasos (Jacobsen et al.
641 2005). Isto porque as fibras que estão em contato com os vasos podem reforçar a parede dos

642 vasos diminuindo a probabilidade de ocorrer implosão sob elevadas pressões negativas (Hacke
643 et al. 2001; Jacobsen et al. 2005). Assim, fibras com paredes mais espessas, bem como maior
644 proporção de fibras, podem contribuir com a segurança do transporte de água em locais com
645 seca sazonal onde a maior pressão negativa do xilema secundário pode levar ao colapso dos
646 vasos. Entretanto, em *Z. rhoifolium* no cerrado *sensu stricto*, onde também há seca sazonal, as
647 paredes das fibras do xilema secundário são tão finas quanto as da floresta ombrófila densa.
648 Neste caso, parece haver uma compensação da menor espessura da parede das fibras com uma
649 maior proporção de fibras. Além disso, nesse tipo vegetacional, os vasos são bastante estreitos,
650 o que os fazem ser mais resistentes ao colapso devido a maior pressão negativa exercida durante
651 a seca (Hacke et al. 2006; Sperry et al. 2006, 2008). Assim, a maior proporção de fibras e vasos
652 de menor diâmetro pode compensar as paredes mais finas das fibras.

653 Tanto no xilema quanto no floema o número de raios/mm não variou entre os ambientes
654 em *M. polymorphum*, indicando que esta característica seja mais conservativa. Entretanto, os
655 raios foram mais altos e largos nos indivíduos do ambiente com seca sazonal (cerrado *sensu*
656 *stricto*, cerrado e na floresta estacional semidecídua), enquanto que nos indivíduos da floresta
657 ombrófila densa, ambiente com disponibilidade de água constante ao longo do ano, os raios
658 foram mais baixos e estreitos. O fato dos raios não terem variado em número/mm entre os
659 ambientes e no ambiente com seca sazonal serem mais altos e largos indica que há maior
660 proporção de raios no sistema vascular nesse ambiente o que pode ser vantajoso em *M.*
661 *polymorphum*. Primordialmente, os raios contribuem para o armazenamento de água (Borchert
662 e Pockman 2005) e maior proporção de raios no ambiente com seca sazonal implica em maior
663 o armazenamento de água neste ambiente. Adicionalmente, o parênquima radial pode estar
664 relacionado com a recarga de vasos embolisados (Doria et al. 2016, Morris et al. 2016), já que
665 quando ocorre embolismo, o amido armazenado no parênquima é convertido em açúcares
666 solúveis que são transportados para os vasos embolisados, que por sua vez gera uma pressão
667 osmótica que atrai a água para o interior destes vasos (Brodersen et al. 2010). Por fim, se
668 considerarmos que os raios comunicam lateralmente o xilema e o floema secundários (van Bel
669 1990; Sokolowska e Zagórska-Marek 2012), que a água contida no floema pode ir para o
670 xilema, tendo efeito no fluxo de água desse tecido (Hölttä et al. 2006) e que parte da água que
671 recupera os vasos embolisados vem do floema secundário (Salleo et al. 2004) o que faz do
672 floema, em condições de seca, um suporte adicional de água para o xilema (Savage et al. 2016),
673 maior proporção de raios nos dois tecidos em *M. polymorphum* indica um transporte radial mais

674 eficiente, otimizando a recarga dos vasos e redução de embolismo. Assim, os raios em *M.*
675 *polymorphum* parecem contribuir no armazenamento de água, recarga de vasos embolisados e
676 transporte radial em ambiente de seca sazonal, conferindo apoio hidráulico no transporte do
677 xilema secundário. Além disso, a interação de xilema e floema, verificada para os raios nesta
678 espécie, chama a atenção para a integração dos atributos funcionais das plantas e sua relação
679 com o ambiente (Savage et al. 2016).

680 Em comparação a *M. polymorphum*, os raios em *Z. rhoifolium* fornecem menor
681 contribuição hidráulica; entretanto, a presença de fibras gelatinosas em *Z. rhoifolium* nos
682 indivíduos do cerradão e da floresta estacional semidecídua, onde há seca sazonal, poderia
683 contribuir com armazenamento de água nessa espécie. É sabido que fibras gelatinosas são
684 capazes de armazenar água na sua camada interna celulósica hidrofílica (Marcati et al. 2001;
685 Luchi 2004; Carlquist 2014). Normalmente estas fibras estão associadas ao lenho de tração que
686 é formado para compensar a tortuosidade em caules ou ramos (Esau 1974; Evert 2006);
687 entretanto, isto parece improvável para *Z. rhoifolium* que apresenta indivíduos com caule ereto
688 em todos os tipos vegetacionais do estudo.

689 Camadas de crescimento estão presentes apenas no xilema secundário em todos os tipos
690 vegetacionais em *Z. rhoifolium* e no cerrado *sensu stricto*, no cerradão e na floresta ombrófila
691 densa em *M. polymorphum*. A presença de camadas de crescimento em *Z. rhoifolium* parece
692 ser uma característica geneticamente fixada, enquanto que em *M. polymorphum* parece estar
693 sujeita às características do ambiente e intrínsecas dos indivíduos. A presença de camadas de
694 crescimento em espécies de ambientes com seca sazonal (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000;
695 Marcati et al. 2006; Lisi et al. 2008), como em ambiente que apresenta regime pluviométrico
696 constante ao longo do ano (Callado et al. 2001) indica que tanto fatores ambientais quanto
697 fatores intrínsecos podem influenciar na formação de camadas de crescimento nesta espécie.

698 O marcador das camadas de crescimento, em *M. polymorphum*, é caracterizado pelo
699 espessamento da parede e achatamento radial das fibras no lenho tardio, enquanto que em *Z.*
700 *rhoifolium* há dois marcadores, espessamento da parede e achatamento radial das fibras no
701 lenho tardio e faixa marginal de parênquima axial. O tipo de marcador de crescimento tem sido
702 utilizado como uma das características para identificação de madeiras (Mainieri e Chimelo
703 1989; Sonsin et al. 2014), portanto pode ser utilizado para identificar estas espécies, pois
704 quando presentes, não variaram. Interessante notar que nos indivíduos de *Z. rhoifolium* no
705 cerradão também observamos, associados às camadas de crescimento, canais de origem

706 traumática. Estes canais já foram descritos para essa espécie por outros autores (Sonsin et al.
707 2012), e têm sido registrados como característica da família Rutaceae (Metcalf e Chalk 1950).

708 Ainda em *Z. rhoifolium*, canais de origem traumática também foram observados com
709 distribuição aleatória no xilema em cerrado *sensu stricto* e floresta estacional semidecídua.
710 Além dos canais, máculas também foram observadas nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e
711 do cerradão. A presença de canais de origem traumática e máculas sugere que nestes tipos
712 vegetacionais as plantas sejam mais susceptíveis a danos eventuais, pois tanto os canais
713 traumáticos quanto as máculas são formados quando há lesões no câmbio vascular (Carlquist
714 2001; Schweingruber 2007). Lesões no câmbio podem ocorrer devido a ataques de insetos,
715 secas severas, baixas ou elevadas temperaturas e perda de folhas das árvores (Schweingruber
716 2007). Nas regiões onde estão inseridas as áreas de coleta (cerrado *sensu stricto* e cerradão),
717 geadas ocorrem durante o inverno devido às baixas temperaturas (Astolfo et al. 2004), assim, a
718 presença de canais traumáticos e máculas em *Z. rhoifolium* pode estar relacionada a este
719 fenômeno natural. Os canais de origem traumática contêm substâncias que podem desempenhar
720 um papel de defesa contra patógenos ou herbívoros (Schweingruber 2007) em *Z. rhoifolium* no
721 cerrado *sensu stricto*, cerradão e floresta estacional semidecídua. Associados aos canais de
722 origem traumática, observamos também cristais prismáticos no xilema de indivíduos do cerrado
723 *sensu stricto* que auxiliariam como uma barreira ainda mais eficiente contra o ataque de
724 patógenos ou herbívoros (Franceschi e Nakata 2005).

725 De uma forma geral, as características anatômicas qualitativas aqui encontradas para *M.*
726 *polymorphum* e *Z. rhoifolium* corroboram aos resultados encontrados na literatura para o xilema
727 (Sonsin et al. 2012, 2014) e para o floema (Zahur 1959; Roth 1981). Normalmente
728 características qualitativas do xilema secundário se mantêm (Bosio et al. 2010; Sonsin et al.
729 2012; Campbell et al. 2016), e com este trabalho verificamos que também são mantidas para o
730 floema secundário.

731

732 **Considerações sobre as espécies**

733 Ao analisar os valores médios obtidos para os índices de vulnerabilidade (VI) e
734 mesomorfia (MI), de acordo com Carlquist (1977), podemos dizer que *M. polymorphum* tende
735 a ser uma espécie xérica (IV = 0,5; M = 147,9) e *Z. rhoifolium* uma espécie métrica (IV = 3,56;
736 M = 1781,6) independente do ambiente considerado. Apesar desses índices não serem muito
737 explicativos (Lens et al. 2011), pois consideram apenas o diâmetro do lúmen dos vasos, a

738 densidade dos vasos e o comprimento dos vasos para indicar segurança ou eficiência das
739 espécies no transporte de água, eles são amplamente utilizados e considerados importantes
740 (Lens et al. 2011; Arbellay et al. 2012; Dória et al. 2016). Entretanto, é sabido que os processos
741 envolvidos na condução de água dentro da planta são complexos e dependentes de muitas
742 variáveis além das utilizadas para o cálculo desses índices, como a conectividade entre os vasos,
743 as características das pontoações e o comprimento do vaso (Choat et al. 2003; Wheeler et al.
744 2005; Loepfe et al. 2007; Lens et al. 2011; Scholz, Rabaey, et al. 2013).

745 Aspecto interessante observado quando comparamos as duas espécies, é que algumas
746 características do sistema vascular (diâmetro do lúmen dos vasos, comprimento dos elementos
747 condutores e comprimento de fibras) variaram em amplitude quando considerados os valores
748 mínimos e máximos destas características (ver Tabelas S4 e S8). *Z. rhoifolium* apresentou maior
749 amplitude dos valores de diâmetro do lúmen dos vasos (mínimo de 39,3 μm e máximo de 136,8
750 μm), comprimento dos elementos de vaso (mínimo de 225,5 μm e máximo de 828,8 μm),
751 comprimento dos elementos de tubo crivados (mínimo de 255,1 μm e máximo de 735,8 μm),
752 comprimento das fibras do xilema secundário (mínimo de 676,1 μm e máximo de 1687,3 μm)
753 e comprimento das fibras do floema secundário (mínimo de 686,2 μm no CE e máximo de
754 1608,5 μm). *M. polymorphum* apresentou menor amplitude dos valores de diâmetro do lúmen
755 dos vasos (mínimo de 17,3 μm e máximo de 76,3 μm), comprimento dos elementos de vaso
756 (mínimo de 165,3 μm e máximo de 414,5 μm), comprimento dos elementos de tubo crivados
757 (mínimo de 146,9 μm e máximo de 414,1 μm) e comprimento das fibras do xilema secundário
758 (mínimo de 563,7 μm e máximo de 1201,4 μm). A diferença na amplitude dos valores obtidos
759 para essas características do xilema secundário indica que *Z. rhoifolium* pode ser considerada
760 uma espécie mais plástica do que *M. polymorphum* que parece ser mais conservativa. Esta maior
761 plasticidade em *Z. rhoifolium* e menor em *M. polymorphum* pode ser confirmada quando
762 verificamos a distribuição geográfica das duas espécies no Brasil. *Z. rhoifolium* está presente
763 de norte a sul do Brasil, em todos os tipos vegetacionais (Pirani e Groppo 2010; Lorenzi 2014;
764 Flora do Brasil 2020 - em construção), enquanto que *M. polymorphum* está presente da região
765 central até o sul do Brasil, principalmente no cerrado *sensu lato*, matas de galeria, florestas
766 estacionais e ombrófilas (Lorenzi 2014; Flora do Brasil 2020 - em construção). Assim, devido a
767 sua maior plasticidade, *Z. rhoifolium* é capaz de se adequar às diversas condições ambientais e
768 apresentar maior distribuição geográfica. Já *M. polymorphum*, por ser espécie mais
769 conservativa, não tolera grandes variações dos ambientes e apresenta distribuição mais restrita.

770 Analisando a variação da amplitude dos valores mínimos e máximos de outras
771 características, como o diâmetro e abertura das pontoações intervasculares e radio-vasculares,
772 percebemos que *Z. rhoifolium* e *M. polymorphum* não exibiram grande amplitude destes
773 valores. Para o diâmetro das pontoações intervasculares *Z. rhoifolium* apresentou valor mínimo
774 de 3,9 μm e valor máximo de 8,2 μm , enquanto que *M. polymorphum* apresentou valor mínimo
775 de 3,5 μm e valor máximo de 7,6 μm . Para a abertura das pontoações intervasculares, *Z.*
776 *rhoifolium* apresentou valor mínimo de 1,2 μm e valor máximo de 4 μm e *M. polymorphum*
777 apresentou valor mínimo de 1,2 μm e valor máximo de 3,5 μm . Para o diâmetro das pontoações
778 radio-vasculares *Z. rhoifolium* apresentou valor mínimo de 3,3 μm e valor máximo de 7,7 μm
779 e *M. polymorphum* apresentou valor mínimo de 2,6 μm e valor máximo de 6,1 μm . Para a
780 abertura das pontoações radio-vasculares, *Z. rhoifolium* apresentou valor mínimo de 1,4 μm e
781 valor máximo de 4,4 μm e *M. polymorphum* apresentou valor mínimo de 1,2 μm e valor máximo
782 de 4,9 μm . A baixa variação entre os valores mínimos e máximos obtidos para as dimensões
783 das pontoações intervasculares e radio-vasculares indica que estas variáveis sejam
784 conservativas e podem ser usadas para identificação destas duas espécies. Carlquist (2001) e
785 trabalhos por ele citados, consideram o uso destas variáveis na caracterização de espécies, já
786 que são mantidas entre os táxons, apresentando, portanto, valor taxonômico.

787

788 **Paralelismo entre xilema e floema secundários**

789 Como já mencionado, não verificamos tendências das células condutoras conforme os
790 ambientes. Ademais, os valores mínimos e máximos do comprimento dos elementos condutores
791 e das fibras do xilema e do floema das espécies estudadas são semelhantes (ver Tabelas S4 e
792 S8) evidenciando paralelismo entre estes tecidos (Esau 1979). Com isso, por mais que existam
793 diferentes forças seletivas para especialização de cada tecido, as células axiais do xilema e do
794 floema secundários são derivadas a partir das iniciais fusiformes do mesmo câmbio vascular, e,
795 parece que neste caso, o comprimento das iniciais fusiformes influencia fortemente o
796 comprimento dos elementos condutores e das fibras destes dois tecidos. Esse paralelismo pode
797 ser confirmado com as fortes correlações obtidas entre comprimento dos elementos condutores
798 ($r = 0,72$) em *M. polymorphum*; e o comprimento dos elementos condutores ($r = 0,70$) e o
799 comprimento das fibras ($r = 0,69$) em *Z. rhoifolium* (Tabelas S2 e S3).

800 Com relação ao diâmetro dos elementos condutores, em *Z. rhoifolium*, houve forte
801 correlação ($r = 0,69$), embora não significativa, o que pode indicar de uma forma menos

802 evidente, um paralelismo entre o diâmetro das células condutoras do xilema e do floema
803 secundários. Certo grau de paralelismo entre estas variáveis também foi verificado por Ewers
804 e Fisher (1991), Mencuccini et al. (2011), e Petit e Crivellaro (2014). Por outro lado, em *M.*
805 *polymorphum* não encontramos correlação considerável entre essas variáveis ($r = -0,08$) e
806 atribuímos isto ao dimorfismo de vasos desta espécie, que contribui para a presença de vasos
807 tanto de maior, quanto de menor diâmetro no xilema secundário, enquanto que não foi
808 observado um dimorfismo nos elementos de tubo crivados.

809 Nas duas espécies houve forte correlação para a largura de raios ($r = 0,88$ em *M.*
810 *polymorphum*, Tabela S2; e $r = 0,84$ em *Z. rhoifolium*, Tabela S3) e em *Z. rhoifolium* também
811 para o número de raios/mm linear ($r = 0,80$, Tabela S3) e embora não tenha havido correlação
812 para o número de raios/mm linear em *M. polymorphum*, os valores mínimos e máximos são
813 semelhantes (valor mínimo foi de 2 e o máximo de 11 no xilema, enquanto que no floema o
814 valor mínimo foi de 2 e o máximo de 9), indicando paralelismo nestas características dos raios.

815 O paralelismo entre os dois tecidos não foi verificado somente entre as características
816 quantitativas, mas também nos tipos de placas dos elementos condutores, na composição celular
817 dos raios e no número de células da série do parênquima axial nas duas espécies. Além disso,
818 em *M. polymorphum* ainda observamos paralelismo na presença de células crivadas no raio no
819 floema análogas às células perfuradas do raio do xilema (Angyalossy et al. 2016).

820

821 **Similaridade e diferenças entre os tipos vegetacionais**

822 A análise de agrupamento permitiu visualizar que nas duas espécies é possível separar os
823 indivíduos da floresta ombrófila densa dos indivíduos dos outros tipos vegetacionais. Esta
824 separação pode estar relacionada às diferentes características ambientais das localidades.
825 Primeiro, devemos ressaltar o diferente regime pluviométrico dos ambientes. A floresta
826 ombrófila densa apresenta um regime pluviométrico relativamente constante ao longo do ano,
827 enquanto que nos outros tipos vegetacionais ocorre uma estação seca, com menor
828 disponibilidade de água. Segundo, os solos do cerrado *sensu stricto*, do cerradão e da floresta
829 estacional semidecídua apresentam menor proporção de argila, enquanto que na floresta
830 ombrófila densa o solo apresenta maior proporção de argila. Maior proporção de argila reflete
831 numa maior capacidade de retenção de água que pode estar disponível para as plantas (Klein
832 2008). Foi verificado que solos que apresentam maior capacidade de reter água tem um efeito
833 menos proeminente em certos processos biológicos das plantas, do que solos arenosos que

834 perdem água mais rapidamente (Zeppel et al. 2014), sendo um destes processos a arquitetura
835 hidráulica ou estrutura do xilema secundário (Villagra e Roig Juñent 1997). Com isso, há
836 indícios que na floresta ombrófila densa a água é sempre disponível para as plantas devido ao
837 regime pluviométrico que é constante ao longo do ano e ao solo que apresenta maior capacidade
838 de retenção de água, enquanto o oposto ocorre nos outros tipos vegetacionais. Assim, a
839 diferença na disponibilidade de água para as plantas, tanto pelo regime hídrico quanto pelas
840 características do solo destes ambientes, talvez seja o fator ambiental que esteja influenciando
841 as diferenças nas características anatômicas do sistema vascular, contribuindo para a separação
842 dos indivíduos destes ambientes nas duas espécies.

843 Interessante ressaltar que, ao comparar as variáveis entre os tipos vegetacionais, embora
844 as duas espécies tenham apresentado respostas distintas, tanto para o floema quanto para o
845 xilema secundários, considerar o conjunto de características como um todo para verificar
846 tendências quanto aos ambientes é de grande importância e permite visualizar a separação e o
847 agrupamento dos indivíduos dos diferentes ambientes, com um mesmo padrão para as duas
848 espécies. Isso vai de acordo com (Gričar et al. 2015) que verificou que variações celulares do
849 xilema e floema secundários são específicas de cada área de estudo, evidenciando estratégias
850 de adaptação da estrutura do tecido vascular para funcionar otimamente em condições
851 específicas de cada local. Os mesmos autores ressaltam que como o clima está sempre
852 mudando, tanto a médio quanto a longo prazos, é relevante verificar a capacidade de adaptação
853 das plantas aos diferentes ambientes.

854

855 **Conclusão**

856 Quando comparamos as duas espécies, verificamos que ambas apresentam respostas
857 distintas dos tipos celulares do sistema vascular conforme a disponibilidade de água dos
858 ambientes. Apesar disso, ambas espécies podem apresentar características que contribuem com
859 a segurança do transporte de água em ambiente sazonal e eficiência no transporte no ambiente
860 onde o regime pluviométrico é relativamente constante ao longo do ano, indicando adaptações
861 particulares de cada espécie aos ambientes. Em *Z. rhoifolium*, nos ambientes com seca sazonal,
862 a segurança no transporte de água no xilema secundário foi atribuída a vasos de menor diâmetro,
863 maior proporção de fibras e fibras de paredes mais espessas. Já eficiência no transporte do
864 sistema vascular no ambiente com disponibilidade de água relativamente constante foi
865 relacionada a vasos de maior diâmetro, maior agrupamento de vasos e tubos crivados com

866 maiores diâmetros. Em *M. polymorphum*, nos ambientes com seca sazonal a segurança no
867 transporte de água foi atribuída ao maior índice de agrupamento e dimorfismo de vasos e
868 espessamento helicoidal da parede dos vasos; a maior espessura de parede das fibras do xilema;
869 e a maior altura e largura de raios no xilema e no floema. Foi possível separar o ambiente de
870 seca sazonal do ambiente com disponibilidade hídrica constante com as características
871 anatômicas do sistema vascular secundário das duas espécies.

872

873 Referências Bibliográficas

874 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2000.** Ecological trends in the wood anatomy of some
875 Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* **21**: 3–30.

876 **Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2002.** Ecological trends in the wood anatomy of some
877 Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibers. *IAWA Journal* **23**: 391–418.

878 **Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens
879 F, Mazzoni-Viveiros SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L,
880 Nicolaeva N, Baas P. 2016.** IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal* **37**: 517–
881 615.

882 **Apgaua DMG, Tng DYP, Cernusak LA, Cheesman AW, Santos RM, Edwards WJ,
883 Laurance SGW. 2016.** Plant functional groups within a tropical forest exhibit different wood
884 functional anatomy. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12787

885 **Arbellay E, Fonti P, Stoffel M. 2012.** Duration and extension of anatomical changes in wood
886 structure after cambial injury. *Journal of Experimental Botany* **63**: 3271–3277.

887 **Arend M, Fromm J. 2007.** Seasonal change in the drought response of wood cell development
888 in poplar. *Tree physiology* **27**: 985–992.

889 **Astolfo F, Camargo MBP, Pedro Júnior MJ, Pallone Filho WJ. 2004.** Probabilidade de
890 ocorrência de geadas no Estado de São Paulo. *O Agrônomo* **56**: 10–11.

891 **Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA. 2004.** Evolution of xylem physiology. In:
892 Hemsley AR, Poole I, eds. *The Evolution of Plant Physiology*. Amsterdam: Elsevier Academic
893 Press, 273–295.

894 **Baas P, Werker E, Fahn A. 1983.** Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin*
895 *n. s.* **4**: 141–159.

896 **Barajas-Morales J. 1985.** Wood structural differences between trees of two tropical forests in
897 Mexico. *IAWA Bulletin n.s.* **6**: 355–364.

- 898 **Barbosa ACF, Pace MR, Witovsk L, Angyalossy V. 2010.** A new method to obtain good
899 anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal* **31**: 373–383.
- 900 **Bates D, Maechler M, Bolker B, Walkers S. 2015.** Fitting linear mixed-effects models using
901 lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- 902 **van Bel AJE. 1990.** Xylem-phloem exchange via the rays: The undervalued route of transport.
903 *Journal of Experimental Botany* **41**: 631–644.
- 904 **Bennett HS, Wyrick AD, Lee SW, McNeil JH. 1976.** Science and art in preparing tissues
905 embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass
906 knives and simple stains. *Stain Technology* **51**: 71–97.
- 907 **Borchert R, Pockman WT. 2005.** Water storage capacitance and xylem tension in isolated
908 branches of temperate and tropical trees. *Tree physiology* **25**: 457–466.
- 909 **Bosio F, Soffiatti P, Boeger MRT. 2010.** Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana*
910 (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná State, Brazil. *IAWA Journal* **31**: 179–
911 190.
- 912 **Brodersen CR, McElrone AJ, Choat B, Matthews MA, Shackel KA. 2010.** The dynamics
913 of embolism repair in xylem: in vivo visualizations using high-resolution computed
914 tomography. *Plant Physiology* **154**: 1088–1095.
- 915 **Brostöm G. 2013.** glmmML: Generalized linear models with clustering - R package version
916 1.0.
- 917 **Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos* **61**: 33–
918 36.
- 919 **Callado CH, Silva Neto SJS, Scarano FR, Costa CG. 2001.** Periodicity of growth rings in
920 some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees - Structure*
921 *and Function* **15**: 492–497.
- 922 **Campbell G, Rabelo GR, Da Cunha M. 2016.** Ecological significance of wood anatomy of
923 *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a Tropical Dry Forest. *Acta Botanica Brasílica*
924 **30**: 124–130.
- 925 **Carlquist S. 1966.** Wood anatomy of compositae: a summary, with comments on factors
926 controlling wood evolution. *Aliso* **6**: 25–44.
- 927 **Carlquist S. 1977.** Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American*
928 *Journal of Botany* **64**: 887–896.
- 929 **Carlquist S. 1984.** Vessel grouping in Dicotyledon wood: Significance and relationship to

- 930 imperforate trachery elements. *Aliso* **10**: 505–525.
- 931 **Carlquist S. 2001.** *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary*
932 *aspects of dicotyledon wood.* Santa Barbara: Springer.
- 933 **Carlquist S. 2014.** Fibre dimorphism: cell type diversification as an evolutionary strategy in
934 angiosperm woods. *Botanical Journal of the Linnean Society* **174**: 44–67.
- 935 **Carlquist S, Hoekman DA. 1985.** Ecological wood anatomy of the woody Southern
936 Californian flora. *IAWA Bulletin* **6**: 319–347.
- 937 **Choat B, Ball M, Luly J, Holtum J. 2003.** Pit membrane porosity and water stress-induced
938 cavitation in four co-existing dry rainforest tree species. *Plant Physiology* **131**: 41–48.
- 939 **Cochard H, Coll L, Roux XL, Améglio T. 2002.** Unraveling the effects of plant hydraulics on
940 stomatal closure during water stress in walnut. *Plant Physiology* **128**: 282–290.
- 941 **Coutinho LM. 2002.** O bioma do cerrado. In: Klein AL, ed. *Eugen Warming e o cerrado*
942 *brasileiro.* São Paulo: UNESP. Imprensa Oficial do Estado, 77–92.
- 943 **Denardi L, Marchiori JNC. 2005.** Anatomia ecológica da madeira de *Blepharocalyx*
944 *salicifolius.* *Ciência Florestal* **15**: 119–127.
- 945 **Dória LC, Podadera DS, Batalha MA, Lima RS, Marcati CR. 2016.** Do woody plants of the
946 Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? **224**: 244–251.
- 947 **Embrapa - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 2013.** *Sistema brasileiro de*
948 *classificação de solos,* 2nd ed. Brasília: Embrapa
- 949 **ESALQ - USP - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Universidade de São**
950 **Paulo. 2006.** *Parcelas permanentes em 40 ha de florestas do Estado de São Paulo: uma*
951 *experiência multidisciplinar.* Piracicaba.
- 952 **Esau K. 1974.** *Anatomia das plantas com sementes.* São Paulo: Blucher.
- 953 **Esau K. 1979.** Phloem. In: Metcalfe CR, Chalk L, eds. *Anatomy of the dicotyledons.* Oxford:
954 Oxford Science Publications, 181–189.
- 955 **Evert RF. 2006.** *Esau’s Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their*
956 *Structure, Function and Development.* New Jersey: John Wiley & Sons.
- 957 **Ewers FW, Fisher JB. 1991.** Why vines have narrow stems: histological trends in *Bauhinia*
958 (Fabaceae). *Oecologia*: 233–237.
- 959 **Ewers FW, Fisher JB, Chiu ST. 1990.** A survey of vessel dimensions in stems of tropical
960 lianas and other growth forms. *Oecologia* **84**: 544–552.
- 961 **Fahn A, Werker E, Baas P. 1986.** *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from*

- 962 *Israel and adjacent regions*. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities
- 963 **Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em:
964 <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB130869>>. Acesso em: 04 abril 2016.
- 965 **Franceschi VR, Nakata PA. 2005**. Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual*
966 *Review of Plant Biology* **56**: 41–71.
- 967 **Gea-Izquierdo G, Battipaglia G, Gärtner H, Cherubini P. 2013**. Xylem adjustment in *Erica*
968 *arborea* to temperature and moisture availability in contrasting climates. *IAWA Journal* **34**:
969 109–126.
- 970 **Gričar J, Prislán P, de Luis M, Gryc V, Hacurová J, Vavrčik H, Čufar K. 2015**. Plasticity
971 in variation of xylem and phloem cell characteristics of norway spruce under different local
972 conditions. *Frontiers in Plant Science* **6**: 1–14.
- 973 **Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001**. Trends in wood
974 density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure.
975 *Oecologia* **126**: 457–461.
- 976 **Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. 2006**. Scaling of angiosperm xylem structure
977 with safety and efficiency. *Tree Physiology* **26**: 689–701.
- 978 **Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, Pittermann J, McCulloh KA. 2001**. Cavitation fatigue.
979 Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*
980 **125**: 779–786.
- 981 **Haupt AW. 1930**. A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technology*: 97–98.
- 982 **Holm S. 1979**. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal*
983 *of Statistics*: 65–70.
- 984 **Hölttä T, Vesala T, Sevanto S, Perämäki M, Nikinmaa E. 2006**. Modeling xylem and phloem
985 water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. *Trees - Structure and*
986 *Function* **20**: 67–78.
- 987 **Husson F, Josse J, Le S, Mazet J. 2016**. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis
988 and Data Mining. R package version 1.32.
- 989 **IAWA Committe. 1989**. Iawa list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA*
990 *Bulletin n. s.* **10**: 219–332.
- 991 **Ishara KL, Maimoni-Rodella RCS. 2012**. Richness and similarity of the Cerrado vascular
992 flora in the central west region of São Paulo State, Brazil. *Check List* **8**: 32–42.
- 993 **Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005**. Do xylem fibers affect

- 994 vessel cavitation resistance? *Plant physiology* **139**: 546–56.
- 995 **Jeje AA, Zimmermann MH. 1979.** Resistance to water-flow in xylem vessels. *Journal of*
996 *Experimental Botany* **30**: 817.
- 997 **Johansen DA. 1940.** *Plant Microtechnique*. New York: McGraw Hill.
- 998 **Karnovsky MJ. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in
999 electron microscopy. *Journal of Cell Biology* **27**: 137–138.
- 1000 **Klein VA. 2008.** *Física do Solo*. Passo Fundo: Ed. Universidade de Passo Fundo.
- 1001 **Kraus JE, Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica:
1002 Edur.
- 1003 **Ladjal M, Huc R, Ducrey M. 2005.** Drought effects on hydraulic conductivity and xylem
1004 vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree*
1005 *Physiology* **25**: 1109–1117.
- 1006 **Larcher W. 2000.** A planta sob estresse. In: Larcher W, ed. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos:
1007 Rima Artes e Textos, 341–448.
- 1008 **Legendre P, Legendre L. 1988.** *Numerical Ecology, Volume 24*. Elsevier Science.
- 1009 **Lens F, Luteyn JL, Smets E, Jansen S. 2004.** Ecological trends in the wood anatomy of
1010 Vaccinioideae (Ericaceae *s.l.*). *Flora* **199**: 309–319.
- 1011 **Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011.** Testing hypotheses
1012 that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*.
1013 *New Phytologist* **190**: 709–723.
- 1014 **Lindorf H. 1994.** Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest.
1015 *IAWA Journal* **15**: 361–376.
- 1016 **Lisi CS, Tomazello Filho M, Botosso PC, Roig FA, Maria VRB, Ferreira-Fedele L, Voigt**
1017 **ARA. 2008.** Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species
1018 from a seasonal semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *IAWA Journal* **29**: 189–207.
- 1019 **Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M. 2007.** The relevance of xylem network
1020 structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology* **247**: 788–
1021 803.
- 1022 **Longui EL, Assad A, Arzolla FARDP, Vilela FESP, Baitello JB, Lima IL, Florsheim SMB.**
1023 **2014.** Ecological wood anatomy of *Ocotea curucutuensis*. *IAWA Journal* **35**: 356–362.
- 1024 **Longui EL, Costa NO, Cielo-Filho R, Marcati CR, Romeiro D, Rajput KS, Lima IL,**
1025 **Florsheim SMB. 2014.** Wood and leaf anatomy of *Copaifera langsdorffii* Dwarf Trees. *IAWA*

- 1026 *Journal* **35**: 170–185.
- 1027 **Lorenzi H. 2014.** *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas*
1028 *nativas do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- 1029 **Luchi AE. 2004.** Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com
1030 diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 271–280.
- 1031 **Mainieri C, Chimelo JP. 1989.** *Fichas de características das madeiras brasileiras*. São Paulo:
1032 Instituto de Pesquisas Tecnológicas.
- 1033 **Marcati CR, Angyalossy-Alfonso V, Benetati L. 2001.** Anatomia comparada do lenho de
1034 *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista*
1035 *Brasileira de Botânica* **24**: 311–320.
- 1036 **Marcati CR, Oliveira JO, Machado SR. 2006.** Growth rings in cerrado woody species:
1037 occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica* **6**: 1–31.
- 1038 **Melo MFF, Zickel CS. 2004.** Os gêneros *Zanthoxylum* L. e *Esenbeckia* Kunth (Rutaceae) no
1039 Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **18**: 73–90.
- 1040 **Mencuccini M, Hölttä T, Martinez-Vilalta J. 2011.** Comparative criteria for models of the
1041 vascular transport systems of tall trees. In: Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. *Size-*
1042 *and age-related changes in tree structure and function*. Springer, 309–339.
- 1043 **Metcalf CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation*
1044 *to taxonomy eith notes on economic uses*. Oxford: Oxford University Press.
- 1045 **Morris H, Plavcová L, Cvecko P, Fichtler E, Gillingham MAF, Martínez-Cabrera HI,**
1046 **Mcglinn DJ, Wheeler EA, Zheng J, Ziemińska K, Jansen S. 2016.** A global analysis of
1047 parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* **209**: 1553–
1048 1565.
- 1049 **Navarro D. 2015.** Learning statistics with R: A tutorial for psychology students and other
1050 beginners.
- 1051 **Neves GMS, Peixoto AL. 2008.** Florística e estrutura da comunidade arbustivo-arbórea de dois
1052 remanescentes em regeneração de Floresta Atlântica secundária na Reserva Biológica de Poço
1053 das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro. *Pesquisa Botânica* **1**: 71–112.
- 1054 **Niklas KJ. 1999.** The mechanical role of bark. *American Journal of Botany* **86**: 465–469.
- 1055 **O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by
1056 toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- 1057 **O'Brien TP, McCully ME. 1981.** *The study of plant structure: principles and selected*

- 1058 *methods*. Melbourne: Termarcaphy Pty Ltd.
- 1059 **van den Oever L, Baas P, Zandee M. 1981.** Comparative wood anatomy of *Symplocos* and
1060 latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin* **2**: 3–24.
- 1061 **Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RV, Simpson GL,**
1062 **Solymos P, Stevens HH, Wagner H. 2015.** *Vegan: Community Ecology Package - R Package*
1063 *Version 2.3-1*.
- 1064 **Oliveira JB, Carmargo MN, Rossi M, Calderano-Filho B. 1999.** *Mapa pedológico do Estado*
1065 *de São Paulo*. Campinas: Embrapa Solos
- 1066 **Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000.** Patterns of floristic differentiation among Atlantic
1067 Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **32**: 793–810.
- 1068 **den Outer RW. 1993.** Evolutionary trends in secondary phloem anatomy of trees, shrubs and
1069 climbers from Africa (mainly Ivory Coast). *Acta Botanica Neerlandica* **42**: 269–287.
- 1070 **Pearse AGE. 1980.** *Histochemistry theoretical and applied*. Longman Group Limited.
- 1071 **Petit G, Crivellaro A. 2014.** Comparative axial widening of phloem and xylem conduits in
1072 small woody plants. *Trees - Structure and Function* **28**: 915–921.
- 1073 **Pinheiro J, Bates D, Debroy S, Sarkar D. 2015.** *nlme: Linear and nonlinear mixed effects*
1074 *models*. - R CORE TEAM.
- 1075 **Pirani JR, Groppo M. 2010.** Rutaceae. In: Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM,
1076 Carvalho Júnior AA, Costa A, Costa DP, Hopkins M, Leitman PM, Lohmann LG, Maia LC,
1077 Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Coelho MAN, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz
1078 LP, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT, Zappi D, eds. *Catálogo de Plantas e*
1079 *Fungos do Brasil. Rio de Janeiro - Vol. 2*. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto
1080 de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 1591–1599.
- 1081 **Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M. 2014.** Bark functional
1082 ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark
1083 diversity. *New Phytologist* **201**: 486–497.
- 1084 **Rossatto DR, Kolb RM. 2009.** An evergreen neotropical savanna tree (*Gochnatia polymorpha*,
1085 Asteraceae) produces different dry- and wet-season leaf types. *Australian Journal of Botany*
1086 **57**: 439–443.
- 1087 **Roth I. 1981.** *Structural patterns of tropical barks*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- 1088 **Salleo S, Lo Gullo MA, Trifilò P, Nardini A. 2004.** New evidence for a role of vessel-
1089 associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L.

- 1090 *Plant, Cell and Environment* **27**: 1065–1076.
- 1091 **Savage JA, Clearwater MJ, Haines DF, Klein T, Mencuccini M, Sevanto S, Turgeon R,**
1092 **Zhang C. 2016.** Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem
1093 physiology affect plant ecology? *Plant, Cell and Environment* **39**: 709–725.
- 1094 **Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2007.**
1095 Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical
1096 savanna trees. *Plant, Cell and Environment* **30**: 236–248.
- 1097 **Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. 2013.** How to quantify conduits in wood?
1098 *Frontiers in plant science* **4**: 56.
- 1099 **Scholz A, Rabaey D, Stein A, Cochard H, Smets E, Jansen S. 2013.** The evolution and
1100 function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus*
1101 species. *Tree Physiology* **33**: 684–694.
- 1102 **Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A. 2015.** Variation of xylem vessel diameters across a
1103 climate gradient: Insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree.
1104 *Functional Ecology* **29**: 1392–1401.
- 1105 **Schweingruber FH. 2006.** Anatomical characteristics and ecological trends in the xylem and
1106 phloem of Brassicaceae and Resedaceae. *IAWA Journal* **27**: 419–442.
- 1107 **Schweingruber FH. 2007.** *Wood structure and environment*. Berlin: Springer-Verlag.
- 1108 **Secchi F, Zwieniecki MA. 2011.** Sensing embolism in xylem vessels: The role of sucrose as a
1109 trigger for refilling. *Plant, Cell and Environment* **34**: 514–524.
- 1110 **Sokolowska K, Zagórska-Marek B. 2012.** Symplasmic, long-distance transport in xylem and
1111 cambial regions in branches of *Acer pseudoplatanus* (Aceraceae) and *Populus tremula* × *P.*
1112 *tremuloides* (Salicaceae). *American Journal of Botany* **99**: 1745–1755.
- 1113 **Sonsin JO, Gasson PE, Barros CF, Marcatti CR. 2012.** A comparison of the wood anatomy
1114 of 11 species from two cerrado habitats (cerrado *s.s.* and adjacent gallery forest). *Botanical*
1115 *Journal of the Linnean Society* **170**: 257–276.
- 1116 **Sonsin JO, Gasson P, Machado SR, Caum C, Marcatti CR. 2014.** *Atlas of wood diversity in*
1117 *the cerrado of São Paulo*. Botucatu: FEPAF.
- 1118 **Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006.** Size and function in conifer tracheids and
1119 angiosperm vessels. *American Journal of Botany* **93**: 1490–1500.
- 1120 **Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. 2008.** Safety and efficiency conflicts in hydraulic
1121 architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* **31**: 632–645.

- 1122 **Taiz L, Zeiger E. 2013.** *Fisiologia Vegetal*. Porto Alegre: Artmed.
- 1123 **Thompson MV, Holbrook NM. 2003.** Application of a single-solute non-steady-state phloem
1124 model to the study of long-distance assimilate transport. *Journal of Theoretical Biology* **220**:
1125 419–455.
- 1126 **Torsten H, Frank B, Westfall P. 2008.** Simultaneous inference in general parametric
1127 models. *Biometrical Journal* **50**: 346–363.
- 1128 **Tyree MT, Davis SD, Cochard H. 1994.** Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there
1129 a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* **15**: 335–360.
- 1130 **Tyree MT, Zimmermann MH. 2002.** *Xylem structure and the ascent of sap*. New York:
1131 Springer.
- 1132 **van Bel AJE. 1990.** Xylem-phloem exchange via the rays: the undervalued route of transport.
1133 *Journal of Experimental Botany* **227**:631–644
- 1134 **Venables WN, Ripley BD. 2002.** *Modern Applied Statistics*. New York: Springer.
- 1135 **Villagra PE, Roig Juñent FA. 1997.** Wood structure of *Prosopis alata* and *P. argentina*
1136 growing under different edaphic conditions. *IAWA Journal* **18**: 37–51.
- 1137 **Walter H. 1986.** *Vegetação e zonas climáticas*. São Paulo: EPU.
- 1138 **Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. 2007.** Variations in dicot wood anatomy: A global analysis
1139 based on the insidewood database. *IAWA Journal* **28**: 229–258.
- 1140 **Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N. 2005.** Inter-vessel pitting and cavitation in
1141 woody Rosaceae and other vessel led plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in
1142 xylem transport. *Plant, Cell and Environment* **28**: 800–812.
- 1143 **Woodruff DR. 2014.** The impacts of water stress on phloem transport in douglas-fir trees. *Tree*
1144 *Physiology* **34**: 5–14.
- 1145 **Zahur MS. 1959.** *Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody*
1146 *dicotyledons belonging to 85 families*. Ithaca: New York State College of Agriculture.
- 1147 **Zar JH. 1999.** *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.
- 1148 **Zeppel MJB, Wilks J V, Lewis JD. 2014.** Impacts of extreme precipitation and seasonal
1149 changes in precipitation on plants. *Biogeosciences* **11**: 3083–3093.
- 1150 **Zimmermann MH. 1982.** Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In: Baas P, ed. *New*
1151 *Perspectives in Wood Anatomy*. Berlin: Springer Netherlands, 59–70.

Material Suplementar

Tabela S1. Indivíduos (I), número no catálogo do herbário “Irina Delanova Gemtchujnicov” (BOTU) e da xiloteca “Profa. Dra. Maria Aparecida Mourão Brasil” (BOTUw), altura (A) e circunferência do caule (a 1,30 m do solo) (CT) dos indivíduos de *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium* em diferentes tipos vegetacionais.

<i>Moquiniastrum polymorphum</i>					<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>			
	I	BOTU/ BOTUw	A (m)	CT (cm)	I	BOTU/ BOTUw	A (m)	CT (cm)
Cerrado <i>sensu stricto</i>	MB 53	BOTU 32561/ BOTUw 2476	6	44	MB 51	BOTU 32355/ BOTUw 2496	4	52,5
	MB 54	BOTU 32556/ BOTUw 2477	4	45,5	MB 52	BOTUw 2497	4,5	39
	MB 57	BOTU 32557/ BOTUw 2478	6	45	MB 55	BOTUw 2498	4	35
	MB 58	BOTU 32558/ BOTUw 2479	5	47	MB 56	BOTUw 2499	4	31,5
	MB 59	BOTU 32559/ BOTUw 2480	7	60	MB 60	BOTUw 2500	5	32,5
Média			5,6	48,3			4,3	38,1
Cerradão	MB 71	BOTUw 2481	6	51,5	MB 75	BOTUw 2501	6	39
	MB72	BOTUw 2482	6,5	61	MB 77	BOTUw 2502	7	37
	MB 73	BOTUw 2483	6	60,5	MB 78	BOTUw 2503	5	38
	MB 74	BOTUw 2484	7	60	MB 79	BOTUw 2504	6	45
	MB 76	BOTUw 2485	8	52	MB 80	BOTUw 2505	5	34
Média			6,7	57			5,8	38,6
Floresta estacional semidecídua	MB 66	BOTU 30332/ BOTUw 2486	5	54,5	MB 91	BOTUw 2506	6	46
	MB 67	BOTU 30331/ BOTUw 2487	4,5	49,5	MB 92	BOTUw 2507	5	52
	MB 68	BOTU 30330/ BOTUw 2488	6	45,5	MB 93	BOTUw 2508	6	47
	MB 69	BOTU 30333/ BOTUw 2489	5	49	MB 94	BOTUw 2509	5,5	30
	MB 70	BOTU 30329/ BOTUw 2490	4	51,5	MB 95	BOTUw 2510	6	33
Média			4,9	50			5,7	41,6
Floresta ombrófila densa	MB 81	BOTUw 2491	4	30	MB 86	BOTUw 2511	7	37
	MB 82	BOTUw 2492	3,5	38	MB 87	BOTUw 2512	10	78
	MB 83	BOTUw 2493	5	29,5	MB 88	BOTUw 2513	6,5	39
	MB 84	BOTUw 2494	5,5	33	MB 89	BOTUw 2514	7	37
	MB 85	BOTUw 2495	3,5	32	MB 90	BOTUw 2515	8	75
Média			4,3	32,5			7,7	53,2

Tabela S2. Coeficientes de correlação (r) entre variáveis anatômicas do sistema vascular em *Moquiniastrum polymorphum*. Correlações significativas ($p < 0,05$) estão em negrito.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	-																										
2	-0.25	-																									
3	-0.35	0.17	-																								
4	0.90	-0.22	-0.54	-																							
5	0.93	-0.20	-0.36	0.96	-																						
6	0.18	0.05	0.27	-0.02	0.09	-																					
7	0.30	-0.60	0.24	0.20	0.28	0.12	-																				
8	-0.07	-0.07	0.00	-0.19	-0.20	-0.18	-0.12	-																			
9	0.05	-0.43	0.14	-0.08	-0.03	-0.14	0.47	0.79	-																		
10	0.24	-0.19	0.24	0.16	0.17	0.11	0.08	-0.15	-0.03	-																	
11	-0.08	-0.07	0.14	-0.12	-0.03	0.10	0.19	0.18	0.22	-0.32	-																
12	0.28	-0.74	-0.01	0.25	0.30	-0.19	0.49	0.13	0.39	0.16	0.35	-															
13	0.49	-0.51	-0.46	0.62	0.53	-0.34	0.37	-0.16	0.11	0.22	-0.30	0.47	-														
14	-0.09	0.14	0.74	-0.27	-0.13	0.07	0.24	0.32	0.40	0.23	0.13	0.09	-0.31	-													
15	0.14	-0.29	0.17	0.18	0.29	0.08	0.19	0.20	0.31	0.05	0.48	0.56	0.21	0.09	-												
16	0.18	-0.52	0.41	-0.02	0.08	0.25	0.63	0.03	0.38	0.08	0.08	0.30	0.00	0.13	0.22	-											
17	0.07	-0.32	0.39	0.05	0.16	0.38	0.36	-0.27	-0.04	0.16	0.46	0.49	0.02	0.21	0.61	0.35	-										
18	-0.19	-0.40	0.33	-0.30	-0.21	0.43	0.42	0.19	0.44	-0.16	0.24	0.14	-0.21	0.22	0.13	0.38	0.31	-									
19	-0.23	0.01	0.70	-0.42	-0.30	0.31	0.08	-0.20	-0.14	0.16	-0.01	0.02	-0.45	0.26	0.05	0.53	0.31	0.20	-								
20	0.03	0.00	-0.22	-0.15	-0.20	0.08	-0.29	0.46	0.16	-0.09	-0.01	0.04	-0.18	-0.06	-0.29	-0.15	-0.47	0.00	-0.02	-							
21	0.61	-0.49	-0.02	0.46	0.51	0.08	0.40	0.15	0.33	0.22	-0.12	0.66	0.49	0.12	0.29	0.41	0.17	0.06	0.08	0.19	-						
22	0.67	-0.57	-0.51	0.74	0.68	-0.08	0.34	-0.02	0.19	0.24	-0.14	0.54	0.88	-0.27	0.37	0.07	0.10	-0.14	-0.46	-0.01	0.66	-					
23	-0.51	0.20	0.61	-0.66	-0.57	-0.03	0.06	0.23	0.28	-0.15	-0.05	-0.12	-0.28	0.41	0.06	0.19	-0.12	0.21	0.47	0.18	-0.17	-0.42	-				
24	0.11	-0.21	-0.27	0.26	0.27	0.01	-0.08	-0.29	-0.23	0.11	0.13	0.11	0.01	-0.30	0.11	-0.12	0.29	0.00	-0.14	-0.48	-0.11	0.06	-0.70	-			
25	0.29	0.18	-0.32	0.34	0.22	-0.14	-0.06	0.08	-0.06	-0.11	-0.11	-0.14	0.33	-0.13	-0.15	-0.14	-0.29	-0.27	-0.49	0.27	0.13	0.31	-0.12	-0.56	-		
26	0.26	-0.35	0.29	0.03	0.12	0.35	0.32	0.05	0.22	0.23	0.01	0.32	0.11	0.37	0.08	0.43	0.44	0.15	0.18	-0.04	0.51	0.25	-0.09	0.12	-0.21	-	
27	-0.26	0.35	-0.29	-0.03	-0.12	-0.35	-0.32	-0.05	-0.22	-0.23	-0.01	-0.32	-0.11	-0.37	-0.08	-0.43	-0.44	-0.15	-0.18	0.04	-0.51	-0.25	0.09	-0.12	0.21	-1	-

1- Diâmetro dos vasos; 2- Densidade de vasos; 3- Comprimento dos elementos de vaso; 4- Índice de vulnerabilidade; 5- Índice de mesomorfia; 6- Índice de agrupamento de vasos; 7- Espessura da parede das fibras do xilema secundário; 8- Lúmen das fibras do xilema secundário; 9- Diâmetro das fibras do xilema secundário; 10- Comprimento das fibras do xilema secundário; 11- Número de raios por milímetro linear do xilema secundário; 12- Altura dos raios do xilema secundário; 13- Largura dos raios do xilema secundário; 14- Diâmetro das pontuações intervasculares; 15- Abertura das pontuações intervasculares; 16- Diâmetro das pontuações radio-vasculares; 17- Abertura das pontuações radio-vasculares; 18 – Diâmetro do tubo crivado; 19- Comprimento do elemento de tubo crivado; 20- Número de raios por milímetro linear do floema secundário; 21- Altura dos raios do floema secundário; 22- Largura dos raios do floema secundário; 23- Proporção de vasos no xilema secundário; 24- Proporção de fibras no xilema secundário; 25- Proporção de parênquima no xilema secundário; 26- Proporção de células com paredes lignificadas no floema secundário; 27- Proporção de células com paredes não lignificadas no floema secundário.

Tabela S3. Coeficientes de correlação (*r*) entre variáveis anatómicas do sistema vascular em *Zanthoxylum rhoifolium*. Correlações significativas (*p* < 0,05) estão em negrito.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	9	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
1	-																															
2	-0.20	-																														
3	-0.37	0.00	-																													
4	0.62	-0.85	-0.14	-																												
5	0.49	-0.87	0.13	0.93	-																											
6	0.20	-0.15	-0.11	0.21	0.25	-																										
7	-0.14	0.06	0.10	-0.07	0.04	0.26	-																									
8	0.17	-0.08	-0.27	0.09	-0.01	-0.28	-0.63	-																								
9	-0.03	-0.12	-0.39	0.06	-0.08	-0.20	-0.06	0.72	-																							
10	0.12	-0.44	0.61	0.45	0.64	0.00	0.16	-0.28	-0.32	-																						
11	0.67	-0.37	-0.12	0.65	0.58	0.21	-0.32	0.05	-0.27	0.19	-																					
12	-0.47	0.12	0.66	-0.35	-0.18	-0.07	-0.03	-0.03	-0.08	0.17	-0.09	-																				
13	-0.58	0.06	-0.06	-0.38	-0.35	-0.14	0.38	-0.20	0.25	-0.14	-0.64	0.15	-																			
14	0.22	-0.64	0.06	0.63	0.59	0.06	-0.28	0.23	0.05	0.25	0.47	0.00	-0.43	-																		
15	0.32	-0.10	-0.71	0.12	-0.08	0.05	-0.19	0.41	0.46	-0.58	0.09	-0.44	0.10	0.15	-																	
16	0.29	-0.36	0.20	0.55	0.52	0.01	-0.05	-0.08	-0.14	0.39	0.49	0.00	-0.31	0.41	-0.19	-																
17	0.38	-0.62	-0.53	0.63	0.50	0.22	0.17	-0.03	0.21	0.02	0.24	-0.54	0.05	0.46	0.56	0.28	-															
18	0.66	-0.20	-0.15	0.47	0.41	0.43	0.18	-0.03	0.01	0.27	0.38	-0.11	-0.08	0.15	0.21	0.45	0.40	-														
19	-0.04	0.15	0.63	-0.09	0.07	-0.15	0.08	-0.21	-0.32	0.59	0.04	0.57	-0.09	-0.24	-0.76	0.17	-0.55	0.11	-													
20	-0.40	-0.44	-0.01	0.10	0.18	-0.08	-0.03	0.02	0.12	0.11	-0.21	0.09	0.53	-0.08	-0.10	-0.10	0.08	-0.18	-0.07	-												
21	0.67	0.23	-0.48	0.18	0.02	0.31	0.09	0.20	0.21	-0.16	0.28	-0.40	-0.33	-0.16	0.32	0.07	0.12	0.57	-0.09	-0.47	-											
22	0.63	0.03	-0.65	0.29	0.09	0.28	-0.02	0.27	0.32	-0.20	0.31	-0.42	-0.20	-0.14	0.42	0.06	0.27	0.57	-0.14	-0.15	0.90	-										
23	0.00	-0.12	0.55	0.15	0.34	0.10	0.18	-0.37	-0.48	0.70	0.07	0.30	-0.17	-0.09	-0.80	0.10	-0.39	0.07	0.80	0.10	-0.11	-0.15	-									
24	0.61	-0.24	-0.38	0.52	0.32	0.07	-0.45	0.22	-0.06	-0.20	0.81	-0.27	-0.62	0.53	0.41	0.34	0.34	0.22	-0.25	-0.34	0.24	0.30	-0.26	-								
25	-0.29	0.29	0.51	-0.45	-0.32	-0.15	0.08	-0.03	0.01	-0.03	-0.41	0.41	0.07	-0.24	-0.10	-0.25	-0.39	-0.33	0.19	-0.37	-0.24	-0.48	0.03	-0.36	-							
26	-0.56	0.07	0.14	-0.35	-0.26	-0.12	0.41	-0.23	0.17	0.08	-0.55	0.24	0.82	-0.35	-0.23	-0.13	-0.03	-0.11	0.04	0.46	-0.31	-0.30	-0.02	-0.74	0.09	-						
27	0.41	0.65	-0.18	-0.27	-0.43	-0.10	-0.05	0.09	0.07	-0.19	0.09	-0.02	-0.29	-0.25	0.16	-0.04	-0.17	0.28	0.18	-0.72	0.55	0.39	-0.18	0.25	0.16	-0.26	-					
28	-0.33	-0.40	0.37	0.17	0.35	-0.09	0.01	-0.04	-0.16	0.23	-0.15	-0.02	-0.03	0.15	-0.37	0.26	-0.05	-0.37	-0.01	0.38	-0.41	-0.43	0.30	-0.28	0.10	0.11	-0.77	-				
29	0.17	0.05	-0.36	0.03	-0.13	0.23	0.08	-0.09	0.16	-0.17	0.23	0.15	0.24	0.02	0.35	-0.19	0.21	0.38	-0.05	-0.05	0.19	0.31	-0.20	0.31	-0.24	0.07	0.39	-0.83	-			
30	-0.35	0.22	0.05	-0.34	-0.27	-0.15	0.46	0.00	0.37	0.02	-0.81	-0.17	0.52	-0.30	-0.03	-0.19	0.03	-0.06	-0.18	0.15	-0.03	-0.13	-0.14	-0.75	0.21	0.61	-0.04	0.17	-0.27	-		
31	0.35	-0.22	-0.05	0.34	0.27	0.15	-0.46	0.00	-0.37	-0.02	0.81	0.17	-0.52	0.30	0.03	0.19	-0.03	0.06	0.18	-0.15	0.03	0.13	0.14	0.75	-0.21	-0.61	0.04	-0.17	0.27	-1	-	

1- Diâmetro dos vasos; 2- Densidade de vasos; 3- Comprimento dos elementos de vaso; 4- Índice de vulnerabilidade; 5- Índice de mesomorfia; 6- Índice de agrupamento de vasos; 7- Espessura da parede das fibras do xilema secundário; 8- Lúmen das fibras do xilema secundário; 9- Diâmetro das fibras do xilema secundário; 10- Comprimento das fibras do xilema secundário; 11- Número de raios por milímetro linear do xilema secundário; 12- Altura dos raios do xilema secundário; 13- Largura dos raios do xilema secundário; 14- Diâmetro das pontoações intervasculares; 15- Abertura das pontoações intervasculares; 16- Diâmetro das pontoações radio-vasculares; 17- Abertura das pontoações radio-vasculares; 18 – Diâmetro do tubo crivado; 19- Comprimento do elemento de tubo crivado; 20- Diâmetro do lúmen das fibras do floema secundário 21- Espessura da parede das fibras do floema secundário; 22- Diâmetro das fibras do floema secundário; 23- Comprimento das fibras do floema secundário; 24- Número de raios por milímetro linear do floema secundário; 25- Altura dos raios do floema secundário; 26- Largura dos raios do floema secundário; 27- Proporção de vasos no xilema secundário; 28- Proporção de fibras no xilema secundário; 29- Proporção de parênquima no xilema secundário; 30- Proporção de células com paredes lignificadas no floema secundário; 31- Proporção de células com paredes não lignificadas no floema secundário.

Tabela S4. Variáveis anatômicas quantitativas (n = 150) do sistema vascular em *Moquiniastrum polymorphum* apresentados como média ± desvio padrão (mínimo – máximo) nos diferentes tipos vegetacionais. Letras distintas diferem entre si significativamente ($p < 0,05$).

	Variável	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerradão	Floresta estacional semidecídua	Floresta ombrófila densa
Xilema secundário	Diâmetro do lúmen dos vasos (µm)	51,7 ± 7,4 (37 - 71,6) a	44,65 ± 9,4 (19,7 - 63,4) b	53,75 ± 8,5 (37,3 - 76,7) a	38,5 ± 10,12 (17,3 - 69,2) c
	Comprimento dos elementos de vaso (µm)	290,5 ± 30,5 (194,6 - 346,4) a	299,7 ± 41 (212,7 - 414,5) a	245,9 ± 27,1 (181,1 - 325,8) b	292,9 ± 37 (165,3 - 377,2) a
	Índice de agrupamento dos vasos	2,2 ± 0,4 (1,5 - 3,6) a	1,8 ± 0,3 (1,2 - 2,8) b	1,6 ± 0,2 (1,2 - 2,2) c	1,6 ± 0,3 (1,2 - 4) c
	Densidade de vasos (n°/mm ²)	84,9 ± 17,2 (48 - 125) c	114,6 ± 21,58 (28 - 167) b	64,11 ± 13,65 (35 - 94) d	121,71 ± 29,14 (73 - 228) a
	Diâmetro da pontoação intervascular (µm)	5,7 ± 0,6 (3,9 - 7,1) ab	5,8 ± 0,6 (3,8 - 7,2) a	5,5 ± 0,6 (3,5 - 7,0) b	5,8 ± 0,5 (4,3 - 7,6) a
	Abertura da pontoação intervascular (µm)	2,2 ± 0,4 (1,3 - 3,0) b	2,3 ± 0,4 (1,5 - 3,4) a	2,4 ± 0,4 (1,5 - 3,5) a	2,1 ± 0,4 (1,2 - 3,3) b
	Diâmetro da pontoação radio-vascular (µm)	4,5 ± 0,6 (3,1 - 6,1) a	4,6 ± 0,5 (3,1 - 6,1) a	4,3 ± 0,5 (3,1 - 5,3) b	4,2 ± 0,6 (2,6 - 5,7) b
	Abertura da pontoação radio-vascular (µm)	2,8 ± 0,6 (1,7 - 4,9) a	2,8 ± 0,5 (1,7 - 4,7) a	2,7 ± 0,5 (1,7 - 4,3) ab	2,5 ± 0,4 (1,2 - 3,6) b
	Diâmetro das fibras (µm)	20,3 ± 3,4 (10,5 - 29,1) b	22,5 ± 3,7 (12,6 - 34,2) a	21,3 ± 4,2 (13,1 - 32,6) b	20,5 ± 2,9 (13,5 - 30,5) b
	Lúmen das fibras (µm)	9,7 ± 2,7 (4,2 - 15,2) b	11,2 ± 3,4 (3,4 - 20,7) a	10,6 ± 3,5 (3,1 - 23,5) ab	10,7 ± 2,7 (5,2 - 14,2) a
	Espessura da parede das fibras (µm)	5,3 ± 1,1 (3 - 8,6) b	5,7 ± 1 (2,8 - 9,1) a	5,4 ± 1,1 (2,5 - 8,4) b	4,9 ± 0,8 (3,1 - 7,3) c
	Comprimento das fibras (µm)	885,3 ± 58,2 (761,5 - 1031,7) a	877,6 ± 122,3 (563,7 - 1201,4) a	858,8 ± 68,9 (719,7 - 1079,1) ab	834,6 ± 131,2 (568,1 - 1161,7) b
	Número de raios/mm	5,3 ± 1,4 (2 - 9) a	5,5 ± 1,4 (2 - 10) a	5,5 ± 1,5 (2 - 11) a	5,4 ± 1,5 (2 - 9) a
	Altura dos raios (µm)	195,3 ± 37,6 (105,3 - 420,2) c	213,4 ± 48,3 (133,7 - 375,5) a	206,4 ± 49,5 (117,3 - 393,6) b	180,9 ± 28,5 (109,1 - 267) d
	Largura dos raios (µm)	33,1 ± 7,5 (15,3 - 58,2) c	35,7 ± 8,2 (17,3 - 64,7) b	42,5 ± 9,1 (18,5 - 76,6) a	30,7 ± 7,1 (12,4 - 50,1) d
Floema secundário	Diâmetro do tubo crivado (µm)	20,5 ± 4,4 (10,6 - 34,8) b	22,1 ± 4,7 (11,5 - 34,05) a	19,5 ± 4,2 (11,4 - 31,8) b	20,1 ± (12,2 - 29,7) b
	Comprimento do elemento de tubo crivado (µm)	302,1 ± 34,9 (220,5 - 398,05) a	306,4 ± 41,7 (179,8 - 414,1) a	242,9 ± 29,9 (146,9 - 314,06) c	289,1 ± 44,9 (185,9 - 389,7) b
	Número de raios/mm	5,6 ± 1,2 (4 - 9) a	5,7 ± 1,3 (3 - 9) a	5,6 ± 1,1 (2 - 9) a	5,7 ± 1,2 (3 - 9) a
	Altura dos raios (µm)	213,8 ± 29,2 (156,1 - 319,8) a	218,2 ± 35,3 (151,5 - 321,4) a	217,4 ± 30,7 (150,93 - 298,71) a	185,5 ± 21,6 (130,05 - 278,03) b
	Largura dos raios (µm)	50 ± 6,8 (33,8 - 67,4) b	50,8 ± 6,5 (34,7 - 68,4) b	63,4 ± 10,9 (41,9 - 89,1) a	41,8 ± 5,4 (27,6 - 59,7) c

Tabela S5. Modelos utilizados na Análise de Variância das variáveis anatômicas quantitativas do sistema vascular em *Moquiniastrum polymorphum*. Valores significativos ($p < 0,05$) estão em negrito. MLM = modelo linear misto; MLGM = modelo linear generalizado misto; CE = cerrado *sensu stricto*; CD = cerradão; FE = floresta estacional semidecídua; FO = floresta ombrófila densa.

Resposta	Modelo	Distribuição	Efeitos		Estimativa	SE/SD*	z/t**	p	n
			Fixos	Aleatórios					
Diâmetro do lúmen dos vasos (μm)	LMM	Normal	CE		7.01	1.02	6.84	0	150
			CD		44.65	1.26	35.41	0	150
			FE		9.1	1.02	8.89	0	150
			FO		-6.25	1.02	-6.11	0	150
			Planta			2.3			20
Comprimento dos elementos de vasos (μm)	LMM	Normal	CE		-9.21	3.75	-2.45	0.01	150
			CD		299.71	6.08	49.23	0	150
			FE		-53.71	3.75	-14.29	0	150
			FO		-6.8	3.75	-1.81	0.07	150
			Planta			12.24			20
Índice de agrupamento dos vasos	LMM	Normal	CE		0.23	0.01	14.32	0	150
			CD		0.52	0.01	36.45	0	150
			FE		-0.05	0.01	-3.02	0.002	150
			FO		-0.05	0.01	-3.21	0.001	150
			Planta			0.02			20
Densidade de vasos (vasos/ mm^2)	GLMM	Poisson	CE		-0.3	0.01	-25.76	<0,0001	150
			CD		4.73	0.02	187.57	<0,0001	150
			FE		-0.58	0.01	-45.61	<0,0001	150
			FO		0.06	0.01	5.66	<0,0001	150
			Planta			0.05			20
Diâmetro das pontoações intervasculares	LMM	Normal	CE		-0.09	0.06	-1.35	0.17	150
			CD		5.79	0.07	73.16	0	150
			FE		-0.26	0.06	-3.92	0.0001	150
			FO		-0.005	0.06	-0.07	0.93	150
			Planta			0.14			20
Abertura pontoações intervasculares (μm)	LMM	Normal	CE		-0.11	0.04	-2.67	0.007	150
			CD		2.29	0.05	44.23	0	150
			FE		0.08	0.04	1.93	0.05	150
			FO		-0.16	0.04	-3.72	0.0002	150
			Planta			0.09			20
Diâmetro das pontoações radio-vasculares (μm)	LMM	Normal	CE		-0.12	0.06	-1.97	0.04	150
			CD		4.65	0.05	90.21	0	150
			FE		-0.31	0.06	-5.06	0	150
			FO		-0.46	0.06	-7.44	0	150
			Planta			0.05			20
Abertura das pontoações radio-vasculares (μm)	LMM	Normal	CE		0.009	0.06	0.16	0.87	150
			CD		2.81	0.05	55.07	0	150
			FE		-0.11	0.06	-1.84	0.06	150
			FO		-0.26	0.06	-4.29	0	150
			Planta			0.06			20
Diâmetro da fibra do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		-2.19	0.41	-5.29	0	150
			CD		22.49	0.3	73.32	0	150
			FE		-1.2	0.41	-2.9	0.003	150
			FO		-1.98	0.41	-4.79	0	150
			Planta			0.2			20
Lúmen da fibra do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		-0.21	0.05	-3.8	0.0002	150
			CD		3.3	0.03	83.4	0	150
			FE		-0.09	0.05	-1.69	0.09	150
			FO		-0.05	0.05	-0.97	0.33	150
			Planta			1.2			20
Espessura da parede das fibras do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		-0.38	0.11	-3.3	0.001	150
			CD		5.66	0.12	45.75	0	150
			FE		-0.3	0.11	-2.66	0.007	150
			FO		-0.76	0.11	-6.64	0	150
			Planta			0.2			20
Comprimento das fibras do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		3.78	10.66	0.35	0.72	150
			CD		881.48	12.38	71.18	0	150
			FE		-22.65	10.66	-2.12	0.03	150
			FO		-39.44	10.66	-3.69	0.0002	150
			Planta			21.96			20

Capítulo 1- Material Suplementar

Número de raios/mm xilema secundário	GLMM	Poisson	CE	-0.07	0.04	-1.54	0.12	150
			CD	1.71	0.04	42.55	<0,0001	150
			FE	-0.02	0.04	-0.54	0.58	150
			FO	-0.01	0.04	-0.34	0.73	150
			Planta		0.04			20
Altura dos raios do xilema secundário (µm)	LMM	Normal	CE	-0.14	0.02	-6.02	0	150
			CD	5.34	0.02	211.67	0	150
			FE	-0.06	0.02	-2.79	0.005	150
			FO	-0.16	0.02	-6.71	0	150
			Planta		0.04			20
Largura dos raios do xilema secundário (µm)	LMM	Normal	CE	-0.14	0.02	-6.02	0	150
			CD	5.34	0.02	211.67	0	150
			FE	-0.06	0.02	-2.79	0.005	150
			FO	-0.16	0.02	-6.71	0	150
			Planta		0.04			20
Proporção de vasos do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	-4.57	6.78	-5.81	0	75
			CD	22.34	1.07	20.68	0	75
			FE	-6.85	0.78	-8.71	0	75
			FO	0.13	0.78	0.16	0.86	75
			Planta					20
Proporção de fibras do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	2.14	1.33	1.61	0.1	75
			CD	46.63	1.62	28.66	0	75
			FE	3.63	1.33	2.73	0.006	75
			FO	-1.46	1.33	-1.10	0.27	75
			Planta					20
Proporção de parênquima do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	2.42	0.97	2.48	0.01	75
			CD	31.04	0.95	32.43	0	75
			FE	3.22	0.97	3.29	0.001	75
			FO	1.33	0.97	1.36	0.17	75
			Planta					20
Diâmetro do tubo crivado (µm)	MLM	Normal	CE	-1,57	0,49	-3,2	0,0014	150
			CD	22,13	0,51	42,88	0	150
			FE	-2,57	0,49	-5,24	0	150
			FO	-2,02	0,49	-4,13	0	150
			Planta		0,85			5
Comprimento dos elementos de tubo crivado (µm)	MLM	Normal	CE	-4,31	4,16	-1,03	0,3	150
			CD	306,48	7,02	43,63	0	150
			FE	-63,59	4,16	-15,26	0	150
			FO	-17,36	4,16	-4,16	0	150
			Planta		14,25			5
Número de raios/ mm do floema secundário	MLGM	Poisson	CE	-0,01	0,04	-0,24	0,8	150
			CD	1,74	0,03	50,89	p<0,0001	150
			FE	-0,005	0,04	-0,12	0,9	150
			FO	-0,001	0,04	-0,02	0,981	150
			Planta		0			5
Altura dos raios do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	-0,01	0,01	-1,07	0,28	150
			CD	5,37	0,02	252,43	0	150
			FE	-0,0009	0,01	-0,06	0,94	150
			FO	-0,15	0,015	-10,3	0	150
			Planta		0,04			5
Largura dos raios do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	-0,01	0,016	-1,05	0,29	150
			CD	3,92	0,01	251,51	0	150
			FE	0,21	0,01	13,41	0	150
			FO	-0,19	0,01	-12,11	0	150
			Planta		0,02			5

*SD (desvio padrão) para efeitos fixos de contagem e SE (erro padrão) para efeitos aleatórios. **z para MLGM e t para MLM.

Tabela S6. Resumo dos modelos lineares utilizados na Análise de Variância dos índices de vulnerabilidade e de mesomorfia do xilema secundário e das proporções de células com paredes secundárias lignificadas e de células com paredes primárias no floema secundário em *Moquiniastrium polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium*. Valores significativos ($p < 0,05$) estão em negrito.

Espécie	Característica	Modelo	Distribuição	Soma dos quadrados	Média dos quadrados	F	P	n
<i>Moquiniastrium polymorphum</i>	Índice de vulnerabilidade	Modelo linear	Normal	0.79	0.26	41.37	<0.0001	5
	Índice de mesomorfia	Modelo linear	Normal	38230	12743.4	22.05	<0.0001	5
	Proporção de células com paredes secundárias lignificadas	Modelo linear	Normal	260,45	86,81	2,69	0,08	5
	Proporção de células com paredes primárias	Modelo linear	Normal	260,45	86,81	2,69	0,08	5
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Índice de vulnerabilidade	Modelo linear	Normal	14.65	4.88	5.08	0.01	5
	Índice de mesomorfia	Modelo linear	Normal	3721111	1240370	3.57	0.03	5
	Proporção de células com paredes secundárias lignificadas	Modelo linear	Normal	197,71	65,9	5,25	0,01	5
	Proporção de células com paredes primárias	Modelo linear	Normal	197,71	65,9	5,25	0,01	5

Tabela S7. Caracterização histoquímica do floema secundário de *Moquiniastrium polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium*.

Compostos químicos	<i>Moquiniastrium polymorphum</i>			<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>		
	Parênquima axial	Parênquima radial	Tubos crivados	Parênquima axial	Parênquima radial	Tubos crivados
Lipídeos totais	-	-	-	+	+	-
Amido	+	+	-	+	+	-
Compostos fenólicos	-	-	-	-	-	-

+ = reação positiva; - = reação negativa

Tabela S8. Variáveis anatômicas quantitativas (n = 150) do sistema vascular em *Zanthoxylum rhoifolium* apresentados como média ± desvio padrão (mínimo – máximo) nos diferentes tipos vegetacionais. Letras distintas diferem entre si significativamente ($p < 0,05$).

	Variável	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerradão	Floresta estacional semidecídua	Floresta ombrófila densa
Xilema secundário	Diâmetro dos vasos (µm)	81,5 ± 14 (45,9 - 118,9) b	76,2 ± 16,2 (39,8 - 126,6) c	71,4 ± 14 (39,3 - 106,2) d	103,8 ± 15,1 (69,4 - 136,8) a
	Comprimento dos elementos de vaso (µm)	437,2 ± 86,6 (225,5 - 657,8) c	500,8 ± 92,3 (281,3 - 691,6) b	552,5 ± 102,3 (304,8 - 828,8) a	504,6 ± 97,3 (338,6 - 749,3) b
	Índice de agrupamento dos vasos	1,4 ± 0,2 (1,1 - 2) bc	1,4 ± 0,2 (1,1 - 1,8) ab	1,3 ± 0,1 (1,1 - 1,7) c	1,45 ± 0,1 (1,1 - 1,9) a
	Densidade de vasos (n°/mm ²)	21,6 ± 4,9 (10 - 38) c	30,7 ± 6,8 (16 - 54) a	25,7 ± 10,8 (11 - 67) b	22,9 ± 7,1 (11 - 41) c
	Diâmetro da pontuação intervascular (µm)	5,7 ± 0,5 (4,4 - 6,9) b	5,5 ± 0,5 (3,9 - 6,4) c	5,7 ± 0,5 (5,1 - 6,2) bc	5,9 ± 0,7 (4,5 - 8,2) a
	Abertura da pontuação intervascular (µm)	2,9 ± 0,4 (1,8 - 4) a	2,5 ± 0,4 (1,4 - 3,7) b	2 ± 0,4 (1,2 - 3) c	2,4 ± 0,4 (1,3 - 3,5) b
	Diâmetro da pontuação radio-vascular (µm)	4,8 ± 0,5 (3,6 - 6,3) bc	4,7 ± 0,4 (3,5 - 6,1) c	4,9 ± 0,6 (3,3 - 7) b	5,3 ± 0,8 (3,6 - 7,7) a
	Abertura da pontuação radio-vascular (µm)	2,8 ± 0,6 (1,5 - 4,4) a	2,5 ± 0,4 (1,5 - 3,7) b	2,4 ± 0,5 (1,4 - 3,8) b	2,7 ± 0,5 (1,5 - 3,7) a
	Diâmetro das fibras (µm)	22,9 ± 4 (14 - 36,8) a	21,6 ± 3,6 (12,6 - 32,7) b	20,8 ± 3,7 (10,5 - 28,9) b	20,7 ± 3,2 (14 - 25,3) b
	Lúmen das fibras (µm)	13,9 ± 3,7 (6,7 - 31,2) a	12,4 ± 3,2 (5,8 - 23,2) b	11 ± 3 (4,1 - 19,5) c	12,3 ± 3,3 (5,8 - 23,2) b
	Espessura da parede das fibras (µm)	4,2 ± 1,3 (1,9 - 8,5) b	4,6 ± 1 (2,2 - 7,6) a	4,8 ± 1,5 (2,1 - 9) a	4,2 ± 0,9 (2,2 - 6,7) b
	Comprimento das fibras (µm)	1041,5 ± 131,3 (770 - 1401,9) c	1089,3 ± 160,8 (676,1 - 1534,3) b	1223,6 ± 195,9 (706,4 - 1687,3) a	1200,5 ± 153,5 (835,1 - 1581,6) a
	Número de raios/mm	6 ± 1 (4 - 9) b	5 ± 1,2 (4 - 9) c	6 ± 1 (4 - 8) b	7 ± 1 (4 - 10) a
	Altura dos raios (µm)	277,7 ± 37,2 (188,9 - 369,9) b	293,3 ± 41,6 (212,9 - 406,9) a	299,3 ± 45,7 (200,4 - 419,8) a	287,1 ± 43 (165,8 - 382,1) ab
Largura dos raios (µm)	32 ± 6,1 (19,4 - 48,1) b	34,9 ± 10,5 (19,6 - 72,5) a	31,5 ± 5,1 (18,3 - 44,9) b	24,4 ± 4,2 (15,3 - 36,1) c	
Floema secundário	Diâmetro do tubo crivado (µm)	22,9 ± 4,3 (12,3 - 32,4) b	23,2 ± 5,4 (11,4 - 37,7) b	21,7 ± 4,2 (12,2 - 31,7) b	26,6 ± 5,2 (16,2 - 41,9) a
	Comprimento do elemento de tubo crivado (µm)	406,2 ± 63,5 (255,1 - 543,7) d	498,8 ± 84,4 (322,2 - 681,7) c	550,9 ± 83,9 (302,8 - 735,8) a	526,4 ± 90,7 (263,3 - 731,3) b
	Diâmetro das fibras (µm)	23,4 ± 3,5 (14,8 - 30,9) ab	22,5 ± 3,8 (15,08 - 36,4) bc	21,49 ± 3,05 (13,9 - 28,6) c	23,9 ± 3,8 (16,2 - 34,1) a
	Diâmetro do lúmen das fibras (µm)	2,9 ± 1,4 (0,7 - 9,9) a	2,5 ± 1 (0,9 - 7,1) b	2,9 ± 1,1 (0,8 - 7,2) a	2,3 ± 0,9 (0,7 - 7,1) b
	Espessura da parede das fibras (µm)	10,1 ± 1,8 (4,4 - 14,06) b	10 ± 1,8 (6,6 - 15,6) b	9,2 ± 1,3 (5,7 - 12,9) c	10,8 ± 1,7 (6,9 - 16,1) a
	Comprimento das fibras (µm)	1000,1 ± 166,6 (686,2 - 1430,8) c	1082,9 ± 160,4 (715,8 - 1444,9) b	1215,5 ± 145,1 (851 - 1583,2) a	1171,9 ± 170 (710,5 - 1608,5) a
	Número de raios/mm	5,7 ± 1,4 (3 - 9) a	4,6 ± 1,1 (2 - 8) b	4,83 ± 1,1 (2 - 8) b	6,2 ± 1,1 (3 - 9) a
	Altura dos raios (µm)	279,6 ± 41,9 (190 - 391,8) b	305,6 ± 43,7 (197,2 - 404,5) a	287,87 ± 39,98 (189,9 - 387,9) b	288,5 ± 48,3 (193,0 - 431,4) b
Largura dos raios (µm)	35 ± 7,3 (22,4 - 59,5) b	39,6 ± 7,1 (23,4 - 60,9) a	39,47 ± 7,63 (24,5 - 67,4) a	28,7 ± 5,9 (16,3 - 46,01) c	

Tabela S9. Modelos utilizados na Análise de Variância das variáveis anatômicas quantitativas do sistema vascular em *Zanthoxylum rhoifolium*. Valores significativos ($p < 0,05$) estão em negrito. MLM = modelo linear misto; MLGM = modelo linear generalizado misto; CE = cerrado *sensu stricto*; CD = cerradão; FE = floresta estacional semidecídua; FO = floresta ombrófila densa.

Resposta	Modelo	Distribuição	Efeitos		Estimativa	SE/SD	z/t	p	n
			Fixos	Aleatórios					
Diâmetro dos vasos (μm)	LMM	Normal	CE		5.21	1.67	3.1	0.002	150
			CD		76.25	1.98	38.5	0	150
			FE		-4.82	1.67	-2.87	0.004	150
			FO		27.58	1.67	16.43	0	150
			Planta			3.54			20
Comprimento dos elementos de vaso (μm)	LMM	Normal	CE		-63.64	10.95	-5.81	0	150
			CD		500.85	7.74	64.68	0	150
			FE		51.65	10.95	4.71	0	150
			FO		3.75	10.95	0.34	0.73	150
			Planta			0.005			20
Índice de agrupamento dos vasos	LMM	Normal	CE		-0.01	0.007	-2.34	0.01	150
			CD		1.19	0.01	83.96	0	150
			FE		-0.03	0.007	-4.71	0	150
			FO		0.005	0.007	0.79	0.42	150
			Planta			0.02			20
Densidade dos vasos (vasos/mm ²)	GLMM	Poisson	CE		-0.35	0.02	-15.32	<0,0001	150
			CD		3.41	0.05	61.36	<0,0001	150
			FE		-0.17	0.02	-8.21	<0,0001	150
			FO		-0.29	0.02	-13.17	<0,0001	150
			Planta			0.012			20
Diâmetro das pontoações intervasculares (μm)	LMM	Normal	CE		0.23	0.06	3.63	0.0003	150
			CD		5.51	0.06	81.54	0	150
			FE		0.16	0.06	2.52	0.01	150
			FO		0.39	0.06	6.22	0	150
			Planta			0.11			20
Abertura das pontoações intervasculares (μm)	LMM	Normal	CE		0.41	0.04	9.18	0	150
			CD		2.46	0.04	52.99	0	150
			FE		-0.47	0.04	-10.54	0	150
			FO		-0.08	0.04	-1.79	0.07	150
			Planta			0.07			20
Diâmetro das pontoações radio-vasculares (μm)	LMM	Normal	CE		0.02	0.01	2.08	0.03	150
			CD		1.54	0.01	124.57	0	150
			FE		0.04	0.01	3.57	0.0004	150
			FO		0.11	0.01	8.11	0	150
			Planta			0.01			20
Abertura das pontoações radio-vasculares (μm)	LMM	Normal	CE		0.1	0.01	5.82	0	150
			CD		1.56	0.02	63.04	0	150
			FE		-0.007	0.01	-0.45	0.65	150
			FO		0.06	0.01	4.04	0.0001	150
			Planta			0.04			20
Diâmetro das fibras (μm)	LMM	Normal	CE		1.31	0.41	3.16	0.001	150
			CD		21.61	0.43	49.91	0	150
			FE		-0.77	0.41	-1.86	0.06	150
			FO		-0.87	0.41	-2.1	0.03	150
			Planta			0.71			20
Diâmetro do lúmen das fibras do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		0.11	0.02	3.94	0.0001	150
			CD		2.48	0.04	55.7	0	150
			FE		-0.12	0.02	-4.18	0	150
			FO		-0.001	0.02	-0.05	0.95	150
			Planta			0.08			20
Espessura da parede das fibras do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		-0.11	0.03	-3.5	0.0003	150
			CD		2.13	0.05	36.94	0	150
			FE		0.02	0.03	0.9	0.36	150
			FO		-0.09	0.03	-3.22	0.001	150
			Planta			0.11			20
Comprimento das fibras do xilema secundário (μm)	LMM	Normal	CE		-47.7	18.33	-2.6	0.009	150
			CD		1089.28	20.72	52.56	0	150
			FE		134.31	18.33	7.32	0	150
			FO		111.2	18.33	6.06	0	150
			Planta			36.15			20
Número de raios/mm do xilema secundário	GLMM	Poisson	CE		0.18	0.04	3.71	0.0002	150
			CD		1.61	0.03	44.21	<0,0001	150
			FE		0.13	0.04	2.71	0.006	150
			FO		0.35	0.04	7.54	<0,0001	150
			Planta			<0,0001			20
	LMM	Normal	CE		-15.63	4.77	-3.27	0.001	150

Capítulo 1- Material Suplementar

Altura dos raios do xilema secundário (µm)			CD	293.34	5.06	57.88	0	150
			FE	5.98	4.77	1.25	0.2	150
			FO	-6.22	4.77	-1.3	0.19	150
			Planta		8.45			20
Largura dos raios do xilema secundário (µm)	LMM	Normal	CE	-0.06	0.02	-3.04	0.002	150
			CD	3.51	0.03	92.96	0	150
			FE	-0.07	0.02	-3.46	0.0006	150
			FO	-0.33	0.02	-15.17	0	150
			Planta		0.07			20
Proporção de vasos do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	-0.34	0.10	-3.32	<0,0001	75
			CD	3.99	0.13	29.56	<0,0001	75
			FE	-0.41	0.10	-3.97	<0,0001	75
			FO	0.41	0.10	-3.97	<0,0001	75
			Planta					20
Proporção de fibras do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	103.95	167.65	0.62	0.5	75
			CD	3986.67	216.75	18.39	0	75
			FE	432.87	167.65	2.58	0.01	75
			FO	731.7	167.65	4.36	0	75
			Planta					20
Proporção de parênquima do xilema secundário (%)	LMM	Normal	CE	0.16	0.09	1.74	0.08	75
			CD	4.56	0.12	37.25	0	75
			FE	-0.05	0.09	-0.52	0.6	75
			FO	0.29	0.09	3.06	0.002	75
			Planta					20
Diâmetro do tubo crivado (µm)	MLM	Normal	CE	-0,004	0,02	-0,1	0,84	150
			CD	3,11	0,02	106,96	0	150
			FE	-0,05	0,02	-2,54	0,01	150
			FO	0,14	0,02	6,23	0	150
			Planta		0,05			5
Comprimento do elemento de tubo crivado (µm)	MLM	Normal	CE	-92,56	9,23	-10,02	0	150
			CD	498,83	9,84	50,64	0	150
			FE	52,13	9,23	5,64	0	150
			FO	27,56	9,23	2,98	0	150
			Planta		16,49			5
Diâmetro das fibras do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	0,87	0,41	2,12	0,03	150
			CD	22,55	0,35	63,1	0	150
			FE	-1,05	0,41	-2,56	0,01	150
			FO	1,38	0,41	3,36	0,0008	150
			Planta		0,46			5
Lúmen das fibras das fibras do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	0,17	0,04	3,55	0,0004	150
			CD	0,83	0,04	18,24	0	150
			FE	0,17	0,04	3,67	0,0003	150
			FO	-0,06	0,04	-1,46	0,14	150
			Planta		0,06			5
Espessura da parede das fibras das fibras do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	0,11	0,19	0,57	0,56	150
			CD	10,02	0,14	69,13	0	150
			FE	-0,76	0,19	-3,87	0,0001	150
			FO	0,79	0,19	4,01	0,0001	150
			Planta		0,08			5
Comprimento das fibras das fibras do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	-85,53	18,5	-4,62	0	150
			CD	1085,59	14,72	73,72	0	150
			FE	129,94	18,5	7,02	0	150
			FO	86,32	18,5	4,66	0	150
			Planta					5
Número de raios/mm do floema secundário	MLGM	Poisson	CE	0,21	0,05	4,22	p<0,00001	150
			CD	1,53	0,03	40,56	p<0,00001	150
			FE	0,03	0,05	0,74	0,45	150
			FO	0,28	0,05	5,78	p<0,00001	150
			Planta		0			5
Altura dos raios do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	-25,93	4,93	-5,25	0	150
			CD	305,62	5,52	55,3	0	150
			FE	-17,74	4,93	-3,59	p<0,001	150
			FO	-17,19	4,93	-3,48	p<0,001	150
			Planta		9,58			5
Largura dos raios do floema secundário (µm)	MLM	Normal	CE	-0,12	0,02	-5,81	0	150
			CD	3,66	0,02	133,83	0	150
			FE	-0,006	0,02	-0,27	0,78	150
			FO	-0,32	0,02	-14,79	0	150
			Planta		0,05			5

*SD (desvio padrão) para efeitos fixos de contagem e SE (erro padrão) para efeitos aleatórios. **z para MLGM e t para MLM.

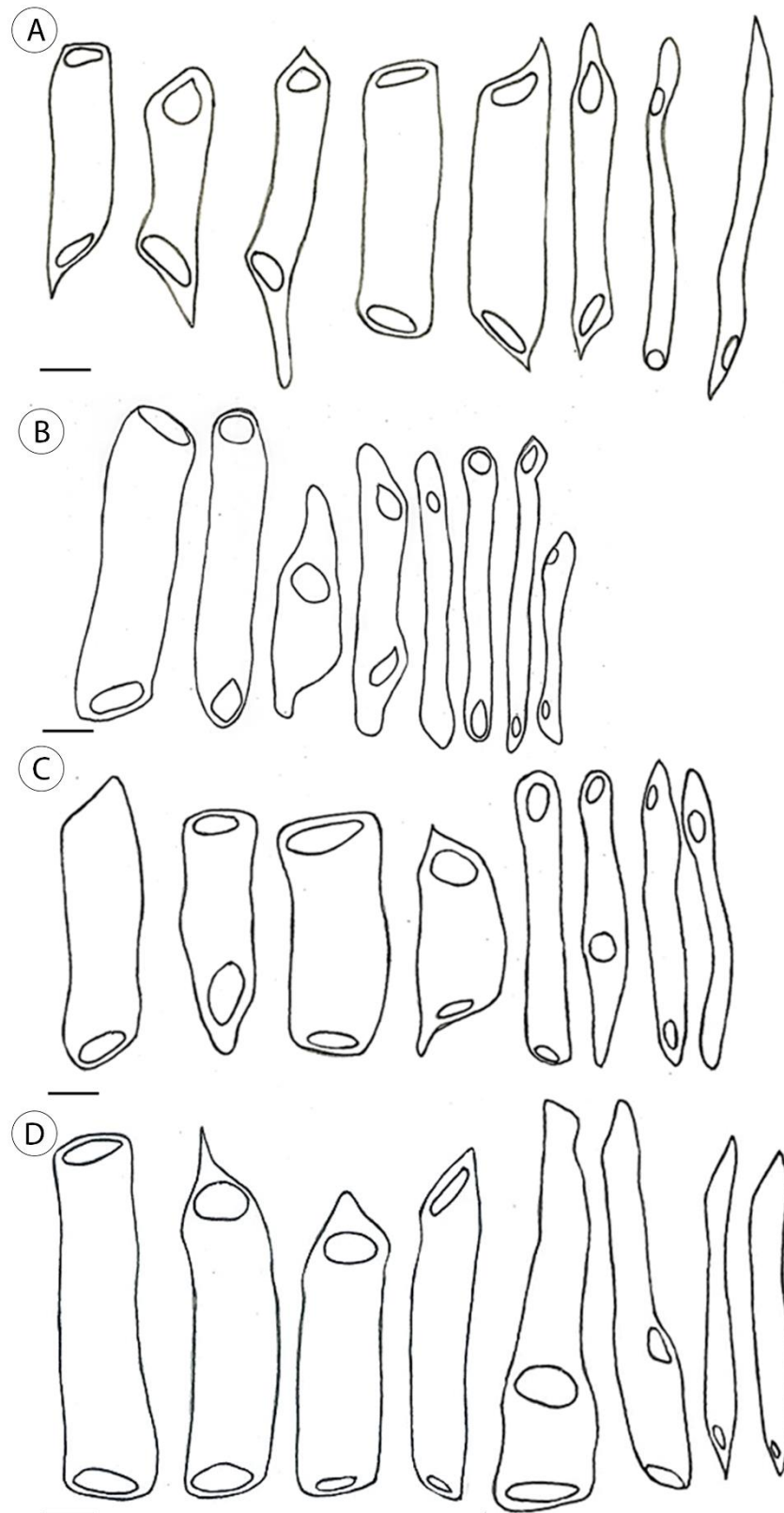


Fig. S1. Desenho esquemático de elementos de vaso de diferentes diâmetros caracterizando dimorfismo de vasos em material dissociado do cerrado *sensu stricto* (A), cerradão (B), floresta estacional semidecídua (C), floresta ombrófila densa (D) em *Moquiniastrum polymorphum*. Barras = 50 µm.

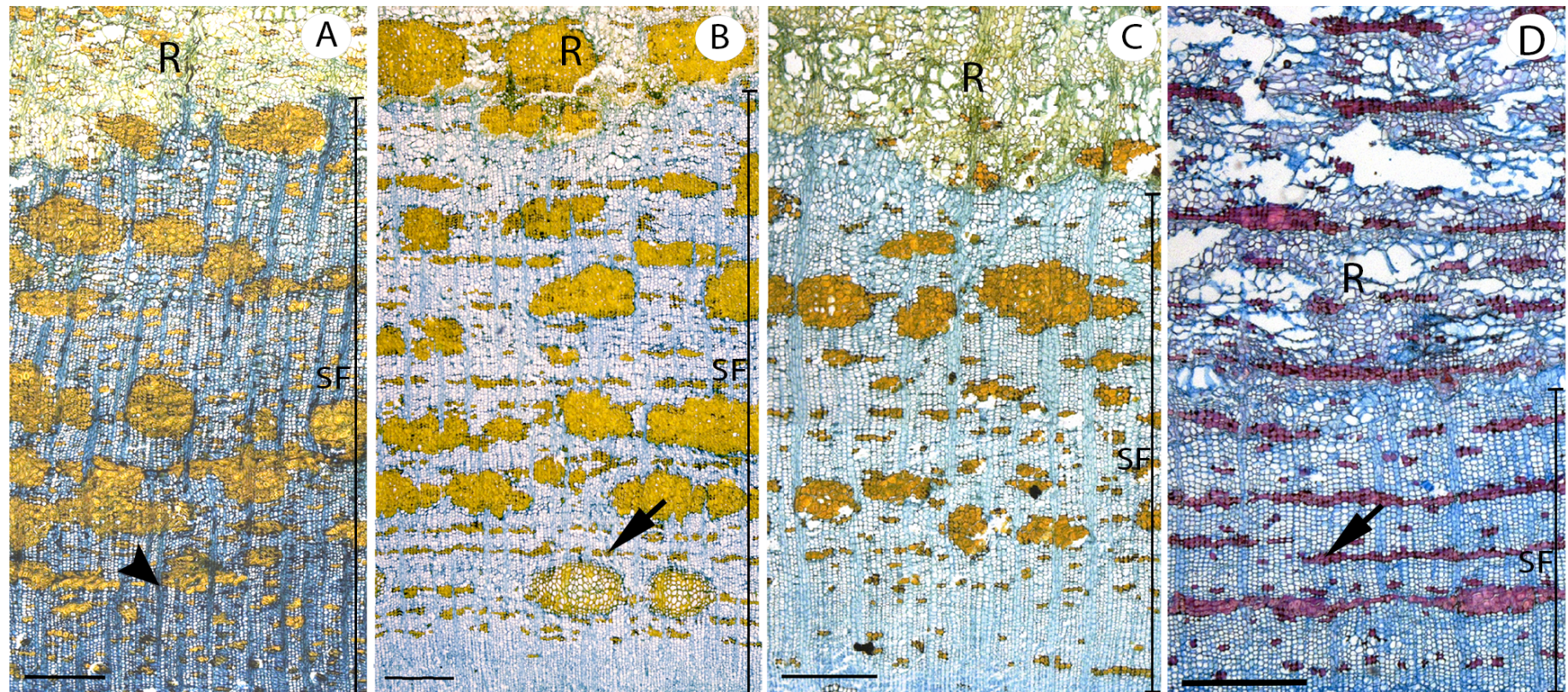


Fig. S2. Casca em *Moquiniastrium polymorphum* em diferentes tipos vegetacionais em secção transversal. A. Cerrado *sensu stricto*. B. Cerradão. C. Floresta estacional semidecídua. D. Floresta ombrófila densa. SF = floema secundário; R = ritidoma. Notar linhas ou faixas descontínuas de esclerênquima (setas) e raios retos (cabeça de seta). Barras = 400 μ m.

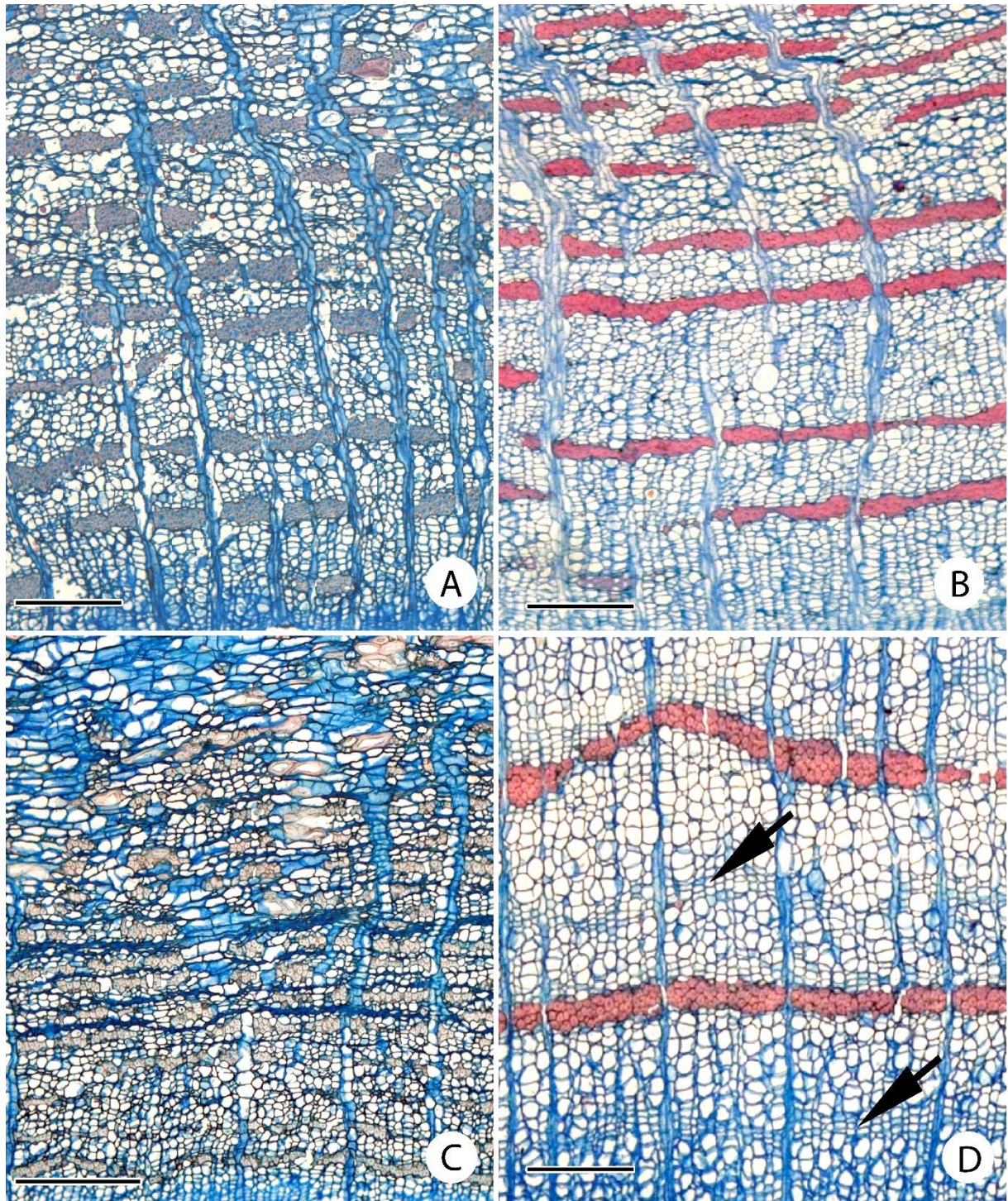


Fig. S3. Floema secundário em *Zanthoxylum rhoifolium* em diferentes tipos vegetacionais em secção transversal. A. Cerrado *sensu stricto*. B. Cerradão. C. Floresta estacional semidecídua. D. Floresta ombrófila densa. Notar parênquima axial com arranjo difuso e difuso-em-agregado em todos os tipos vegetacionais e também em faixas na FO (setas) e esclerênquima com arranjo em faixas tangenciais descontínuas.

Capítulo 2

O que a casca de *Moquiniastrum polymorphum* (Asteraceae) e *Zanthoxylum rhoifolium* (Rutaceae) em diferentes ambientes quanto ao regime pluviométrico nos mostra

Blagitz, M.; Marcati C.R.

Resumo - Apesar do papel importante da casca de espécies lenhosas na redução na perda de água e proteção dos tecidos mais internos, há pouco entendimento sobre a variação de sua estrutura nos diferentes ambientes. Assim, neste trabalho, verificamos se existem padrões anatômicos da região mais externa da casca em *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum rhoifolium* em tipos vegetacionais com restrição à água (cerrado *sensu stricto*, cerradão e floresta estacional semidecídua) quando comparados ao tipo vegetacional em que o regime pluviométrico é relativamente constante ao longo do ano (floresta ombrófila densa). Além disso, o fogo pode ocorrer no cerrado *sensu stricto*, sendo este um fator que também pode influenciar nas características da casca das espécies. De cinco indivíduos de cada tipo vegetacional de cada espécie descrevemos os aspectos morfológicos e anatômicos da casca, detectamos a origem da periderme e estimamos a proporção da largura da periderme ou ritidoma e do córtex, quando presente. A proporção da largura destes tecidos foi comparada entre os tipos vegetacionais utilizando uma análise de variância. Nas duas espécies não observamos diferenças nos aspectos morfológicos e anatômicos qualitativos da casca entre os tipos vegetacionais, portanto, podem apresentar valor taxonômico. O local de origem da primeira periderme, no floema secundário em *M. polymorphum* reflete em casca sulcadas e com aspecto frouxo, enquanto que a origem das camadas subepidérmicas em *Z. rhoifolium* reflete em um aspecto mais uniforme e suave da casca. Em *M. polymorphum*, em todos os indivíduos de todos os tipos vegetacionais, há formação de um ritidoma, enquanto que em *Z. rhoifolium*, a maioria dos indivíduos apresentou uma periderme, e eventualmente, houve o desenvolvimento de um ritidoma em alguns indivíduos do cerrado *sensu stricto* e da floresta ombrófila densa. As menores larguras de periderme ou ritidoma nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e cerradão em *Z. rhoifolium*, e a não variação da largura do ritidoma em *M. polymorphum* não evidenciam relação entre maior largura dos tecidos de revestimento e proteção contra o fogo no cerrado *sensu stricto* nas espécies. No entanto, a menor largura de periderme em *Z. rhoifolium* nos tipos vegetacionais com seca sazonal pode ser adaptativa a estes ambientes, pois facilita a entrada de

33 luz e a ocorrência da fotossíntese caulinar, que por sua vez, utiliza menor quantidade de água
34 para a produção de fotoassimilados.

35 **Palavras – chave:** anatomia ecológica da casca; periderme; córtex; ritidoma; cerrado *sensu*
36 *lato*; Floresta Atlântica *sensu lato*.

37

38 **Introdução**

39 Variações estruturais dos órgãos ou tecidos vegetais em diferentes ambientes podem
40 refletir na adaptação das plantas a estes locais. Em termos anatômicos, pouca atenção tem sido
41 dada à casca das árvores, considerada componente importante na estratégia ecológica de
42 sobrevivência das plantas nos ambientes (Rosell et al. 2014). Casca é um termo não técnico
43 utilizado para designar todos os tecidos localizados externamente ao câmbio vascular, e engloba
44 em crescimento secundário, o floema secundário; o córtex, tecido primário que ainda pode
45 persistir; a periderme; e tecidos mortos externos à periderme (Evert 2006). Já foi constatado
46 variação estrutural do floema secundário conforme as diferentes condições ambientais,
47 sobretudo a disponibilidade hídrica (ver Capítulo 1; Den Outer 1993); enquanto que para a
48 periderme e o córtex, pouco é considerado.

49 A periderme ou o ritidoma, que é formado por várias peridermes e tecidos isolados por
50 elas, estão relacionados à proteção dos tecidos mais internos do corpo da planta (Roth 1981;
51 Evert 2006). Embora um maior desenvolvimento da periderme ou formação de ritidoma tenham
52 sido relacionados à proteção contra o fogo (Alonso e Machado 2008; Graves et al. 2014;
53 Vergílio 2015), alguns estudos consideram que a casca total (conjunto de todos os tecidos
54 localizados externamente ao câmbio vascular, portanto inclui floema secundário), e não
55 somente a região mais externa dela, esteja relacionado à proteção contra este fator ambiental
56 (Hoffmann et al. 2009; Lawes et al. 2013), o que pode levar a interpretações divergentes em
57 abordagens comparativas. Isso nos chama a atenção para a necessidade de estudos que avaliem,
58 de fato, os tecidos de revestimento em diferentes ambientes. Além do fogo, um ritidoma mais
59 desenvolvido também tem sido relacionado à proteção contra elevada luminosidade, ventos,
60 seca, elevadas ou baixas temperaturas (Roth 1981) e alagamento (Yáñez-Espinosa et al. 2008).

61 Se persistir no corpo secundário das plantas, o córtex está localizado abaixo da periderme
62 e é constituído, principalmente, por parênquima e esclerênquima (Evert 2006). Quando as
63 células parenquimáticas apresentam cloroplastos, o córtex pode realizar fotossíntese (Pfan
64 Aschan 2001; Pfan et al. 2002), caracterizando caules fotossintéticos. Recentemente, tem-se
65 considerado que caules fotossintéticos são adaptações de espécies tropicais a ambientes secos
66 (Santiago et al. 2016), pois aumentam a eficiência do uso de água pela planta, uma vez que não

67 é necessário envolvimento da abertura dos estômatos para realização da fotossíntese, e
68 consequente há menor perda de água (Cernusak e Cheesman 2015; Vandegehuchte et al. 2015).

69 Assim, parece que fatores ambientais, como a disponibilidade hídrica e a ocorrência
70 natural do fogo parecem influenciar as características dos tecidos da casca, abrangendo, neste
71 trabalho, a periderme ou ritidoma e o córtex, de caules em crescimento secundário. Dentre
72 ambientes que variam quanto a estes fatores ambientais e climáticos, podemos citar tipos
73 vegetacionais de cerrado *sensu lato* (cerrado *sensu stricto* e cerradão) e da Mata Atlântica *sensu*
74 *lato* (floresta estacional semidecídua e floresta ombrófila densa). O cerrado *sensu stricto*,
75 cerradão e floresta estacional semidecídua apresentam seca sazonal (Oliveira-Filho e Fontes
76 2000; Coutinho 2002), o que pode influenciar na disponibilidade hídrica para as plantas durante
77 determinado período do ano. Na floresta ombrófila densa não há esta falta de água para as
78 plantas, pois o volume de chuvas é relativamente constante ao longo do ano (Oliveira-Filho e
79 Fontes 2000). Com relação ao fogo, no cerrado *sensu stricto*, durante a estação seca, queimadas
80 naturais ocorrem devido à queda de raios na vegetação seca, fazendo do fogo um dos aspectos
81 mais característicos e um fator ecológico importante desta fisionomia (Miranda et al. 2002).
82 Considerando que estes fatores ambientais e climáticos variam entre estes tipos vegetacionais
83 e a relevância destes fatores nas modificações estruturais da casca, neste trabalho verificamos
84 se existem padrões anatômicos da casca em *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum*
85 *rhoifolium* em tipos vegetacionais com restrição à água (cerrado *sensu stricto*, cerradão e
86 floresta estacional semidecídua) quando comparados ao tipo vegetacional em que o regime
87 pluviométrico é relativamente constante ao longo do ano (floresta ombrófila densa).

88

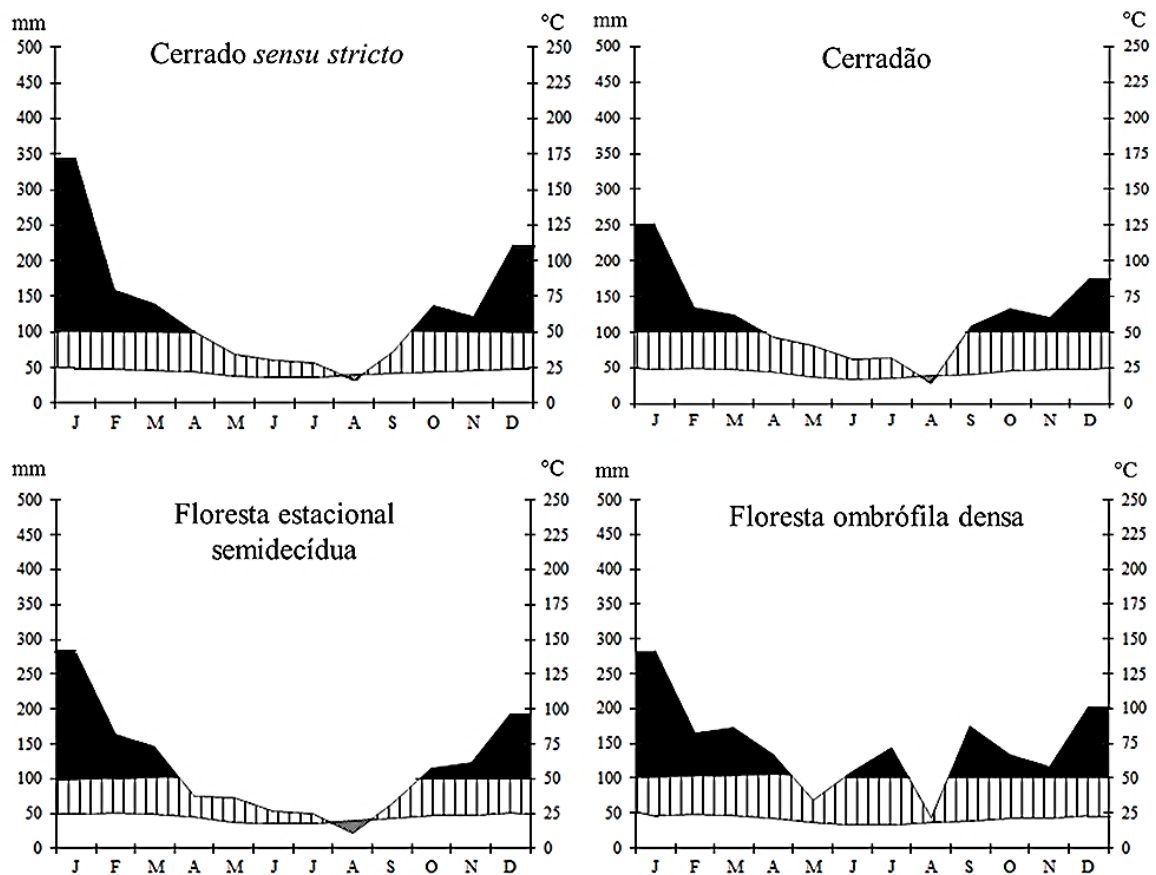
89 **Material e Métodos**

90 **Áreas de estudo**

91 As áreas de estudo estão presentes em quatro tipos vegetacionais, o cerrado *sensu stricto*,
92 o cerradão, a floresta estacional semidecídua e a floresta ombrófila densa. O cerrado *sensu*
93 *stricto* está localizado na Fazenda Palmeira da Serra – Pratânia (entre 22°48' a 22°49' S e 48°45'
94 a 48°44' W); o cerradão está localizado na Estação Ecológica de Assis – Assis (entre 22°33' a
95 22°38' S e 50°21' a 50°24' W); a floresta estacional semidecídua está localizada na Estação
96 Ecológica dos Caetetus – Gália (entre 22°41' a 22°46' S e 49°10' a 49°16' W); e a floresta
97 ombrófila está localizada no Parque Estadual Carlos Botelho – São Miguel Arcanjo (entre
98 24°00' a 24°15' S e 47°55' e 48°05' W). Todas estas áreas estão localizadas no estado de São
99 Paulo, Brasil.

100 Na região do cerrado *sensu stricto*, no cerradão e na floresta estacional semidecídua há
 101 um período do ano, entre abril e agosto, que há redução do volume pluviométrico mensal,
 102 caracterizando um período de seca sazonal. Já, na região da floresta ombrófila densa não há um
 103 período seco contínuo e a distribuição de água é relativamente constante durante todo o ano
 104 (Fig. 1).

105



106

107 Fig. 1. Diagrama climático de acordo com Walter (1986) das áreas de coleta. Médias obtidas
 108 pelo período de janeiro/2005 até outubro/2015 da Estação Meteorológica da Faculdade de
 109 Ciências Agrônômicas, UNESP, Botucatu (cerrado *sensu stricto*); CIIAGRO – Centro
 110 Integrado de Informações Agrometeorológicas (cerradão e floresta estacional semidecídua);
 111 Agritempo – Sistema de Monitoramento Agrometeorológico (floresta ombrófila densa).

112

113 O fogo é um fator ecológico que ocorre no cerrado *sensu stricto* (Klink e Solbrig 1996;
 114 Miranda et al. 2002) e não ocorre nos outros tipos vegetacionais considerados neste estudo.

115

116

117

118 **Espécies selecionadas**

119 Selecionamos as espécies *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae)
120 e *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) que estão presentes (simultaneamente) nos quatro
121 tipos vegetacionais das áreas de coleta (ESALQ – USP 2006; Ishara e Maimoni-Rodella 2012).
122 *M. polymorphum* é uma espécie arbórea, pioneira, semidecídua ou decídua (Lorenzi 2014) e
123 apresenta importante papel na restauração ecológica por ser capaz de colonizar inicialmente um
124 ambiente alterado, criando condições para o estabelecimento de outras espécies que necessitam
125 de algum tipo de sombreamento para germinarem (Neves e Peixoto 2008). *Z. rhoifolium* é uma
126 espécie arbórea e semidecídua e por ser pioneira e ter preferências por áreas abertas é
127 recomendada para reflorestamento de áreas degradadas (Lorenzi 2014).

128

129 **Coleta, fixação e processamento anatômico do material**

130 Retiramos amostras da casca do caule, a 1,3 m do solo, pelo método não destrutivo, de
131 cinco indivíduos adultos de *M. polymorphum* e *Z. rhoifolium* em cada fisionomia (Tabela 1).
132 Fixamos as amostras em glutaraldeído e formaldeído (Karnovsky 1965 modificado por Kraus
133 Arduin 1997), e após 40 horas armazenamos em álcool 70 %. Incluímos as amostras em
134 polietilenoglicol (PEG) com peso molecular de 1500 g/mol (Barbosa et al. 2010). Realizamos
135 os cortes histológicos em micrótomo de deslizamento (13 – 15 µm) nos planos transversal,
136 longitudinal tangencial e longitudinal radial, e durante o seccionamento, utilizamos adesivo
137 plástico sobre as amostras para evitar que os cortes histológicos danificassem (Barbosa et al.
138 2010). Coramos os cortes com fucsina básica etanólica 0,1 % e azul de astra aquoso 1% (1:5)
139 (Bukatsch 1972, trocando a safranina por fucsina básica) ou acridinorange aquoso 2 % e azul
140 de astra aquoso 1 % (1:5) (Bukatsch 1972, trocando a safranina por acridinorange) que
141 posteriormente foram fixados nas lâminas utilizando gelatina adesiva (Haupt 1930). Montamos
142 lâminas permanentes em resina sintética.

143 Para verificar a origem da periderme procuramos pelo desenvolvimento do primeiro
144 felogênio em segmentos terminais dos ramos. Realizamos cortes transversais do material fresco
145 em micrótomo de deslizamento desde o ápice do ramo até regiões onde verificou-se o
146 aparecimento do felogênio. Coramos com fucsina básica etanólica 0,1 % e azul de astra aquoso
147 1 % (1:5) (Bukatsch 1972, trocando a safranina por fucsina básica) e montamos lâminas
148 semipermanentes em glicerina e água (1:1).

149 Para os testes histoquímicos realizamos cortes em micrótomo de deslizamento nos planos
150 transversal e longitudinal radial de amostras da casca conservadas em álcool 70 %. Estes cortes
151 foram tratados com Sudan IV para verificar a presença de lipídios totais (Pearse 1980); cloreto

152 férrico para compostos fenólicos gerais, reagente de Lugol para amido (Johansen 1940); e
 153 floroglucinol para detectar presença de lignina (Sass 1951). Os testes histoquímicos foram
 154 realizados somente em *Z. rhoifolium* e em *M. polymorphum* foi inviável realizar estes testes no
 155 ritidoma, pois os cortes se desfaziam quando cortados ao micrótomo.

156

157 Tabela 1. Indivíduos (I), número no catálogo do herbário “Irina Delanova Gemtchujnicov”
 158 (BOTU) e da xiloteca “Profa. Dra. Maria Aparecida Mourão Brasil” (BOTUw), altura (A) e
 159 circunferência do caule (a 1,30 m do solo) (CT) dos indivíduos de *Moquiniastrium polymorphum*
 160 e *Zanthoxylum rhoifolium* em diferentes tipos vegetacionais.

<i>Moquiniastrium polymorphum</i>					<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>			
	I	BOTU/ BOTUw	A (m)	CT (cm)	I	BOTU/ BOTUw	A (m)	CT (cm)
Cerrado <i>sensu stricto</i>	MB 53	BOTU 32561/ BOTUw 2476	6	44	MB 51	BOTU 32355/ BOTUw 2496	4	52,5
	MB 54	BOTU 32556/ BOTUw 2477	4	45,5	MB 52	BOTUw 2497	4,5	39
	MB 57	BOTU 32557/ BOTUw 2478	6	45	MB 55	BOTUw 2498	4	35
	MB 58	BOTU 32558/ BOTUw 2479	5	47	MB 56	BOTUw 2499	4	31,5
	MB 59	BOTU 32559/ BOTUw 2480	7	60	MB 60	BOTUw 2500	5	32,5
Média			5,6	48,3			4,3	38,1
Cerradão	MB 71	BOTUw 2481	6	51,5	MB 75	BOTUw 2501	6	39
	MB72	BOTUw 2482	6,5	61	MB 77	BOTUw 2502	7	37
	MB 73	BOTUw 2483	6	60,5	MB 78	BOTUw 2503	5	38
	MB 74	BOTUw 2484	7	60	MB 79	BOTUw 2504	6	45
	MB 76	BOTUw 2485	8	52	MB 80	BOTUw 2505	5	34
Média			6,7	57			5,8	38,6
Floresta estacional semidecídua	MB 66	BOTU 30332/ BOTUw 2486	5	54,5	MB 91	BOTUw 2506	6	46
	MB 67	BOTU 30331/ BOTUw 2487	4,5	49,5	MB 92	BOTUw 2507	5	52
	MB 68	BOTU 30330/ BOTUw 2488	6	45,5	MB 93	BOTUw 2508	6	47
	MB 69	BOTU 30333/ BOTUw 2489	5	49	MB 94	BOTUw 2509	5,5	30
	MB 70	BOTU 30329/ BOTUw 2490	4	51,5	MB 95	BOTUw 2510	6	33
Média			4,9	50			5,7	41,6
Floresta ombrófila densa	MB 81	BOTUw 2491	4	30	MB 86	BOTUw 2511	7	37
	MB 82	BOTUw 2492	3,5	38	MB 87	BOTUw 2512	10	78
	MB 83	BOTUw 2493	5	29,5	MB 88	BOTUw 2513	6,5	39
	MB 84	BOTUw 2494	5,5	33	MB 89	BOTUw 2514	7	37
	MB 85	BOTUw 2495	3,5	32	MB 90	BOTUw 2515	8	75
Média			4,3	32,5			7,7	53,2

161

162 **Obtenção e análise dos dados**

163 A descrição do aspecto externo da casca foi realizada no momento da coleta e seguiu
 164 terminologia adotada por Sonsin et al. (2014). A descrição anatômica seguiu instruções da lista
 165 de características microscópicas para a investigação da casca pelo IAWA Committe
 166 (Angyalossy et al. 2016).

167 Estimamos as larguras proporcionais da periderme ou ritidoma e do córtex (quando
 168 presente). A estimativa foi calculada a partir da divisão da largura absoluta destas regiões pelo
 169 raio (diâmetro/2) do caule da árvore amostrada. Esta abordagem foi adotada com a finalidade

170 de eliminar a dependência da largura dos tecidos com a largura do órgão amostrado (Lawes et
171 al. 2013). Para estas variáveis foi realizada uma medição para cada indivíduo de cada ambiente.

172 Todas as imagens microscópicas foram obtidas na câmera Axio Cam MRC acopladas ao
173 microscópio. As medições foram realizadas pelo Sistema de Análise de Imagens AxioVision
174 4.9.1.0.

175 Comparamos as proporções da periderme ou ritidoma e da largura do córtex (quando
176 presente) entre os quatro tipos vegetacionais (cerrado *sensu stricto*, cerradão, floresta estacional
177 semidecídua e floresta ombrófila densa) por meio de uma análise de variância. Para tal, nós
178 aplicamos modelos lineares gerais (LM) e consideramos a distribuição probabilística normal.
179 Esta análise foi realizada utilizando o programa R (R Core Team, 2015) e seus pacotes básicos.
180 Também utilizamos o pacote adicional *multcomp* (Torsten et al. 2008).

181

182 **Resultados**

183 **Morfologia externa**

184 A superfície da casca em *M. polymorphum*, em todos os ambientes, tem textura grosseira,
185 é fissurada com sulcos rasos a profundos (Fig. 2). No cerrado *sensu stricto* (Fig. 2A), cerradão
186 (Fig. 2B) e floresta ombrófila densa (Fig. 2D) a coloração da casca é acinzentada e na floresta
187 estacional semidecídua (Fig. 2C) a coloração é acastanhada. Por ser colonizada por líquens,
188 existem pontos esbranquiçados, esverdeados e avermelhados na casca, e estes últimos são
189 exclusivos da floresta ombrófila densa (Fig. 2D). Adicionalmente, no cerradão (Fig. 2B) e na
190 floresta ombrófila densa (Fig. 2D), a superfície da casca é coberta por epífitas, que dão o aspecto
191 esverdeado em porções do caule. Em todos os ambientes, a casca interna recém coletada
192 apresenta coloração enegrecida e a casca externa coloração acastanhada (Fig. 2E).

193 A superfície da casca em *Z. rhoifolium*, em todos os tipos vegetacionais, é áspera,
194 lenticelada, apresenta estrias horizontais e verticais finas e acúleos (Fig. 3). A coloração é cinza
195 a marrom-escura e, devido à presença de líquens aderidos, existem pontos esbranquiçados e
196 esverdeados o que gera um aspecto manchado à superfície do caule (Fig. 3A-D). Na floresta
197 ombrófila densa, além da colonização por líquens, há presença de plantas epífitas aderidas ao
198 caule (Fig. 3D). Quando recém coletadas, as camadas mais internas da casca apresentam
199 coloração amarelo claro e as camadas logo abaixo da periderme coloração verde, o que
200 caracteriza a presença de cloroplastos (Fig. 3E).

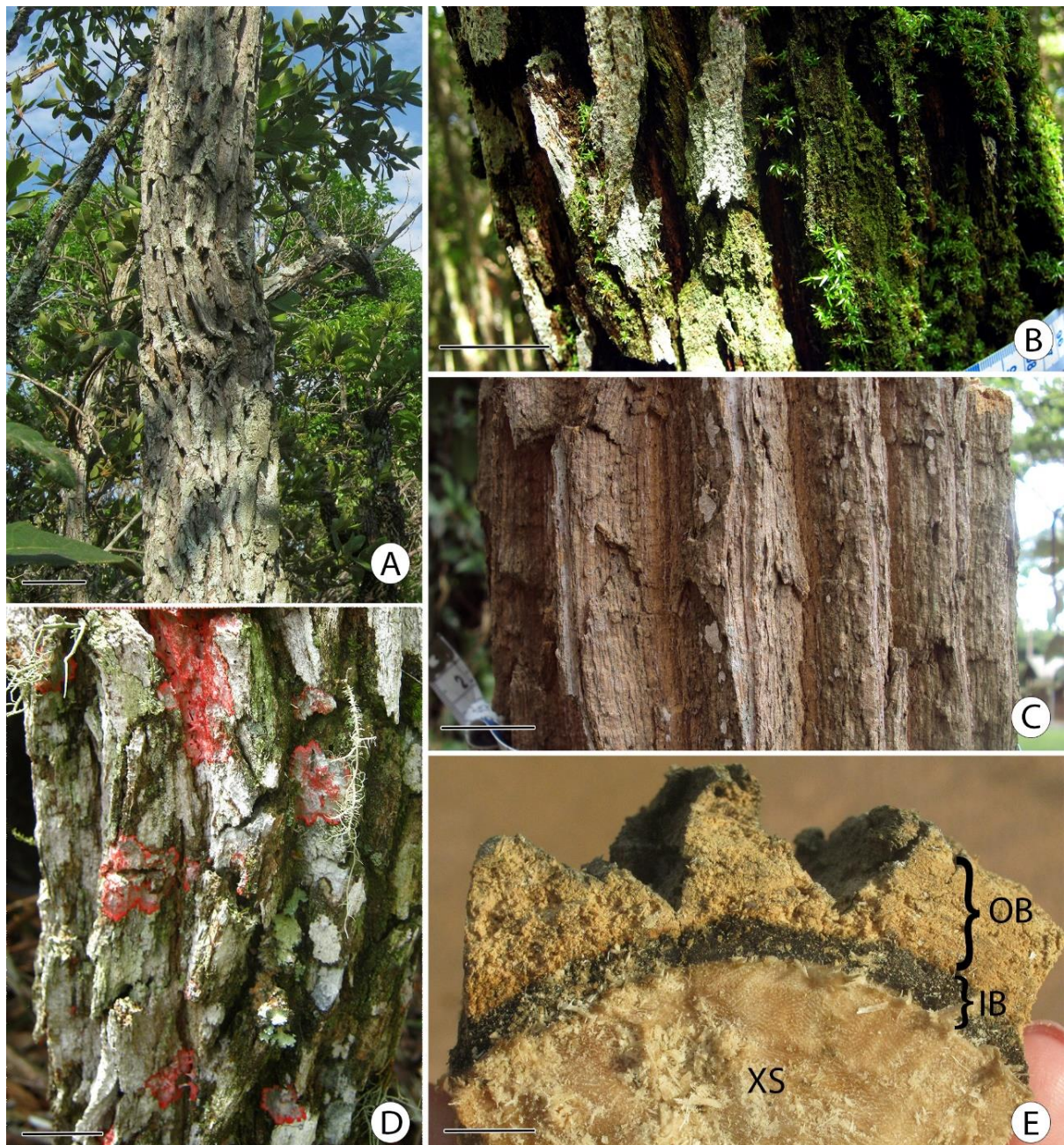


Fig. 2. Aspectos morfológicos da casca em *Moquiniastrum polymorphum* nos diferentes tipos vegetacionais. A. Cerrado *sensu stricto*. B. Cerradão. C. Floresta estacional semidecídua D. Floresta ombrófila densa. E. Secção transversal macroscópica do caule. IB = casca interna; OB = casca externa; SX = xilema secundário. Barras A – D = 2 cm; E = 1 cm.

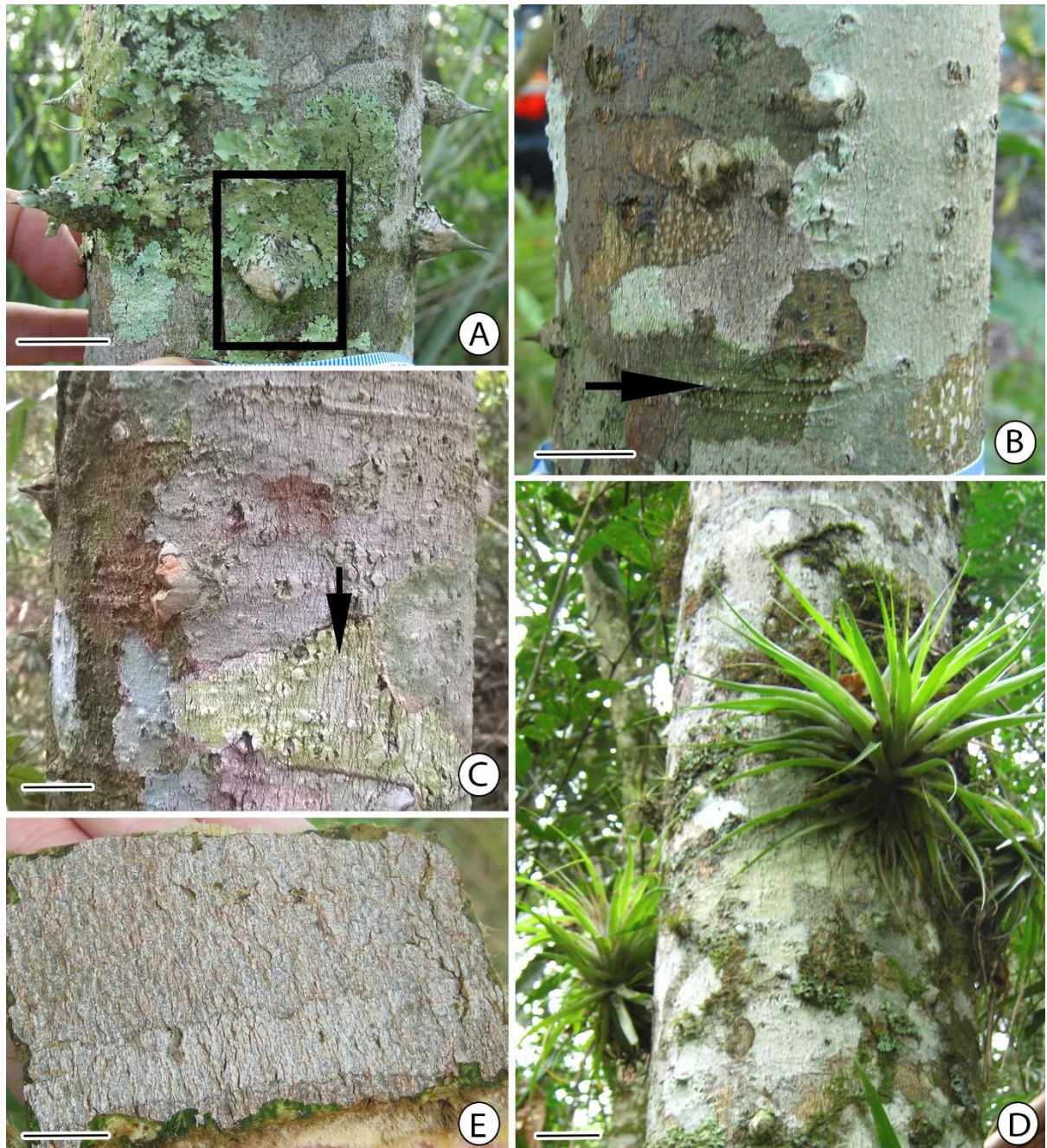
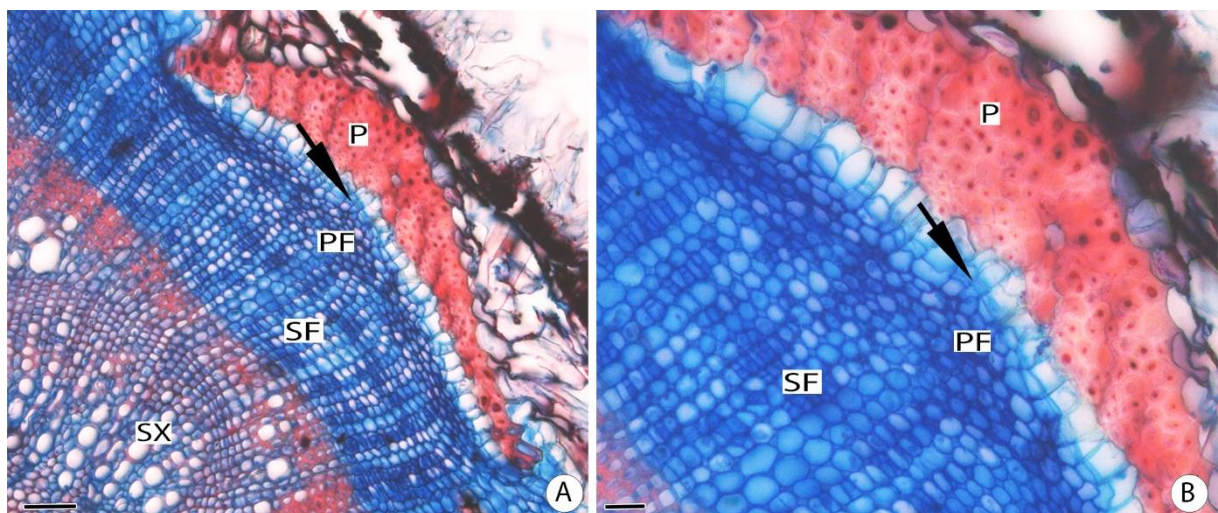


Fig. 3. Aspectos morfológicos da casca em *Zanthoxylum rhoifolium* nos diferentes tipos vegetacionais. A. Cerrado *sensu stricto*. B. Cerradão. C. Floresta estacional semidecídua. D. Floresta ombrófila densa. E. Aspecto externo da casca evidenciando a coloração cinza a marrom escuro e camadas mais internas verdes e amarelas. Polígono = acúleo; seta na horizontal indica estrias horizontais e seta na vertical indica estrias verticais. Barras = 2 cm.

204 **Anatomia**

205 Os caracteres anômicos qualitativos foram semelhantes entre os tipos vegetacionais nas
 206 duas espécies. Em *M. polymorphum* a primeira periderme tem origem interna, das células do
 207 floema primário (Fig. 4). No caule, há formação de um ritidoma (Fig. 5A) constituído por
 208 camadas estreitas de peridermes sequenciais e camadas largas de tecido floemático morto (Fig.
 209 5B). De uma forma geral, as peridermes que compõe o ritidoma são pouco desenvolvidas. As
 210 peridermes mais recentes apresentam células mais íntegras, enquanto que as peridermes mais
 211 velhas apresentam células com paredes rompidas em muitas regiões. As peridermes mais
 212 recentes e íntegras são compostas por uma camada fina de felema (1 a 2 células) cuja parede
 213 das células é regularmente espessada e uma camada fina de feloderme (1 a 2 células),
 214 constituída por células parenquimáticas de formato quadrado ou retangular (Fig. 5C, D). O
 215 tecido floemático morto é constituído por parênquima (axial e radial) e esclerênquima (Fig.
 216 5B). O parênquima axial compõe a maior parte do tecido, e em determinadas regiões as células
 217 se expandem o que pode levar ao rompimento de suas paredes (Fig. 5B). Os raios apresentam
 218 percurso ondulado, podem ou não se esclerificar quando entram em contato com o
 219 esclerênquima (Fig. 5A). O esclerênquima apresenta arranjo difuso, difuso-em-agregado e em
 220 grupos (Fig. 5A). Não houve diferença na largura proporcional do ritidoma entre os tipos
 221 vegetacionais (Tabela 2).

222



223

224 Fig. 4. Origem da periderme em *Moquiniastrum polymorphum* a partir de células do floema
 225 primário em secção transversal de segmento terminal de ramo. Setas indicam felogênio. P =
 226 fibras; PF = floema primário; SF = floema secundário; SX = xilema secundário. Barras: A = 50
 227 μm ; B = 20 μm .

Fig. 5. Aspectos qualitativos da casca do caule em *Moquiniastrum polymorphum*. A. Aspecto geral da casca, em secção transversal, indicando o floema secundário (casca interna) e o ritidoma (casca externa); estrela indica células parenquimáticas expandidas e com paredes rompidas; asteriscos indicam raios do floema morto com percurso ondulado; asterisco da esquerda indica uma porção do raio que se esclerifica ao entrar em contato com o esclerênquima e o asterisco da direita indica uma porção do raio não se esclerifica ao entrar em contato com o esclerênquima; arranjo difuso, difuso-em-agregado e em grupos do esclerênquima. B. Ritidoma e três últimas peridermes formadas (setas) intercaladas com tecido floemático morto; estrela indica células parenquimáticas expandidas e com paredes rompidas. C. Última periderme formada em secção transversal (seta indica felogênio). D. Última periderme formada em secção longitudinal radial. df = camada de floema morto; scl = esclerênquima; pd = feloderme; ph = felema; R = ritidoma; SF = floema secundário Barras: A = 400 μm ; B = 200 μm ; C, D = 100 μm .

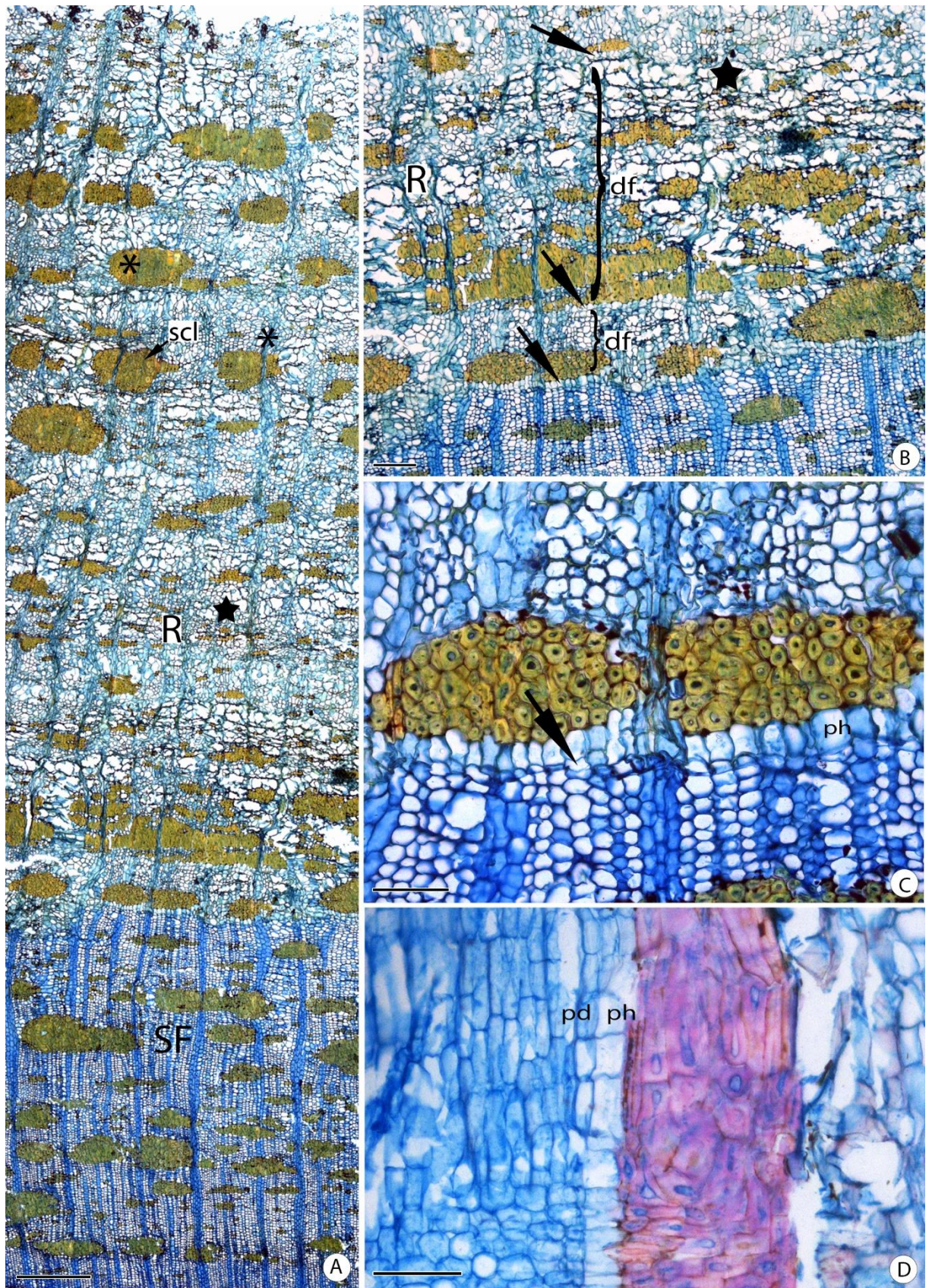


Fig. 5. ←

228 Tabela 2. Proporção no caule da largura do ritidoma em *Moquiniastrum polymorphum* e da
 229 periderme/ritidoma e do córtex em *Zanthoxylum rhoifolium* (n = 5) apresentadas como média
 230 \pm desvio padrão (mínimo – máximo) nos diferentes tipos vegetacionais. Letras distintas diferem
 231 entre si significativamente ($p < 0,05$).

	Cerrado <i>sensu stricto</i>	Cerradão	Floresta estacional semidecídua	Floresta ombrófila densa
Largura proporcional do ritidoma em <i>M. polymorphum</i> (%)	6,6 \pm 3,3 a	4,1 \pm 1,4 a	8,9 \pm 3,6 a	6,6 \pm 3,12 a
Largura proporcional do córtex em <i>Z. rhoifolium</i> (%)	0,6 \pm 0,06 a	0,5 \pm 0,2 a	0,4 \pm 0,1 a	0,7 \pm 0,4 a
Largura proporcional da periderme/ritidoma em <i>Z. rhoifolium</i> (%)	0,3 \pm 0,14 b	0,3 \pm 0,1 b	0,5 \pm 0,2 ab	0,6 \pm 0,1 a

232

233 Em *Z. rhoifolium*, a primeira periderme tem origem a partir das células parenquimáticas
 234 das camadas subepidérmicas (Fig. 6). A periderme se mantém única em estágio mais avançado
 235 de desenvolvimento dos caules (Figs. 7A, B), na maioria dos indivíduos em todos os tipos
 236 vegetacionais. O felema é constituído por camadas de células com paredes regularmente
 237 espessadas (Fig. 7B) que variam em número dentre os tipos vegetacionais: 4 a 11 células no
 238 cerrado *sensu stricto*; 4 a 14 células no cerradão; 4 a 17 células na floresta estacional
 239 semidecídua; 5 a 20 células de largura na floresta ombrófila densa. A feloderme é estreita (1 a
 240 2 células na largura), constituída por células de natureza parenquimática de formato quadrado
 241 ou retangular e apresenta cloroplastos (Fig. 7B). Eventualmente, observamos a formação de um
 242 ritidoma composto por duas peridermes e células do córtex entre as peridermes (Fig. 7C) em
 243 alguns indivíduos do cerrado *sensu stricto* e da floresta ombrófila densa. Observamos lenticelas
 244 formadas por tecido complementar homogêneo (Fig. 7A). Os acúleos são constituídos por
 245 células com paredes lignificadas que apresentam organização estratificada (Fig. 7D). Abaixo
 246 da periderme, observamos córtex composto por células parenquimáticas que nas camadas mais
 247 externas apresentam cloroplastos e cristais; esclerênquima composto por esclereídes isoladas
 248 ou em pequenos grupos (Fig. 8A, B). A largura proporcional do córtex não variou entre os tipos
 249 vegetacionais e a proporção da largura da periderme foi maior nos indivíduos da floresta
 250 ombrófila densa e menor nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e cerradão (Tabela 2).

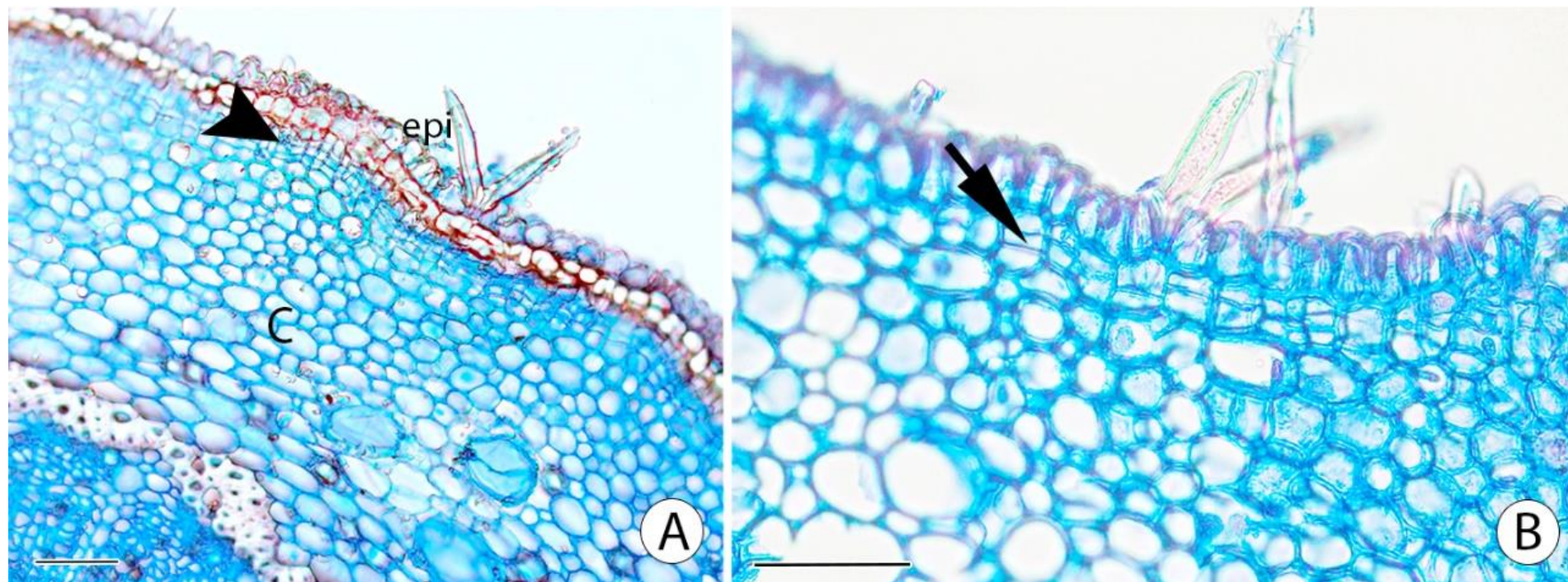


Fig. 6. Origem da periderme em *Zanthoxylum rhoifolium* a partir de células das camadas subepidérmicas em secção transversal de segmento terminal de ramo. Cabeça de seta indica início do desenvolvimento da periderme; seta indica felogênio; C = córtex; epi = epiderme. Barras = 50 μm.

Fig. 7. Aspectos qualitativos da casca do caule em *Zanthoxylum rhoifolium*. A. Periderme com lenticela e região do córtex com cristais (cabeça de seta) em secção transversal do caule principal. B. Detalhe da periderme evidenciando felema, feloderme e felogênio (seta); e córtex com cloroplastos em secção transversal. C. Ritidoma composto por duas peridermes e células do córtex entre as peridermes em secção longitudinal radial. D. Acúleo com células de paredes lignificadas que apresentam organização estratificada em secção transversal. Barras: A = 50 μm ; B = 20 μm ; C = 200 μm ; D = 2 mm. Seta indica o felogênio; cabeça de seta indica cristais no córtex; C = córtex; L = lenticela; P = periderme; pd = feloderme; ph = felema; R = ritidoma.

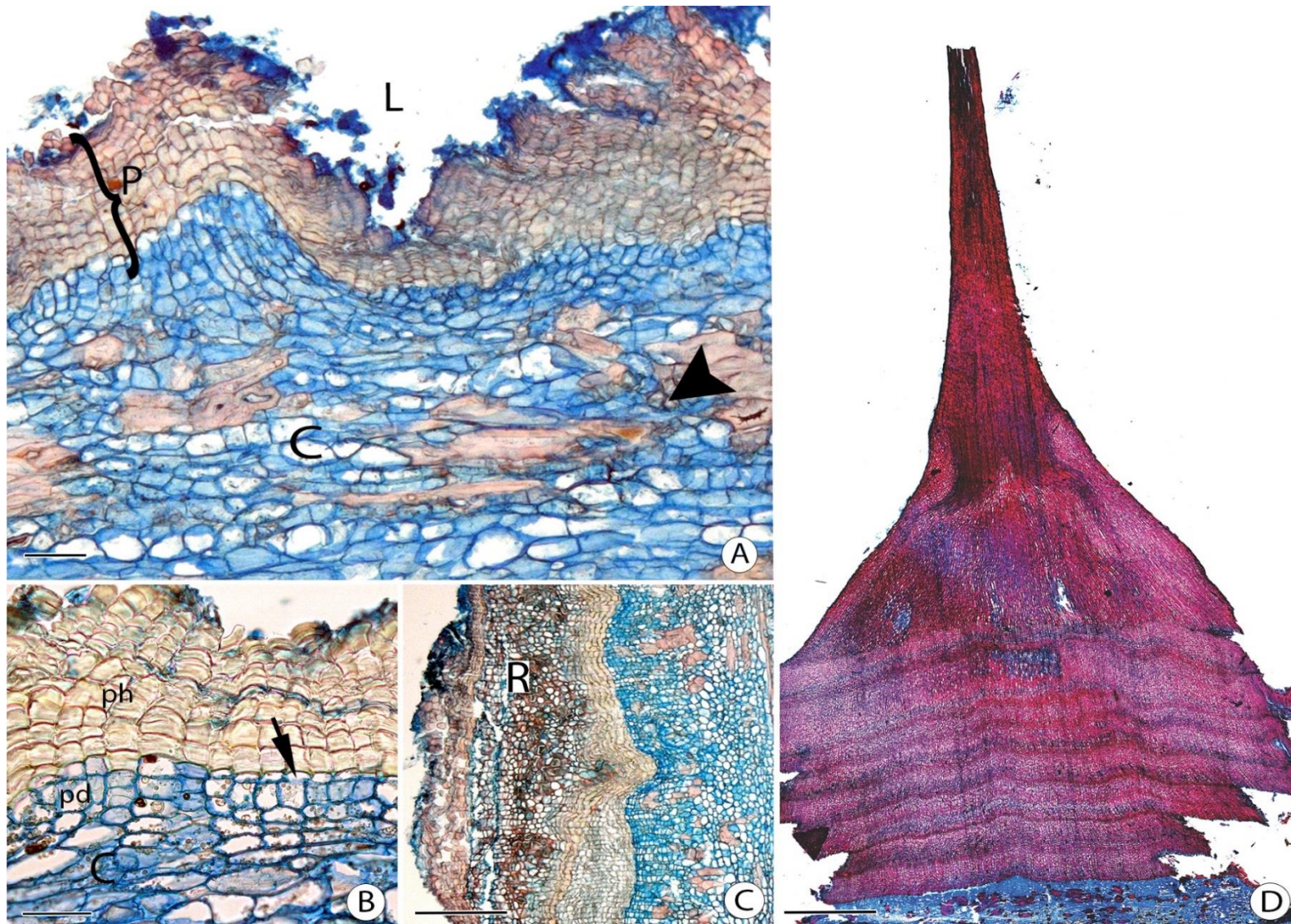
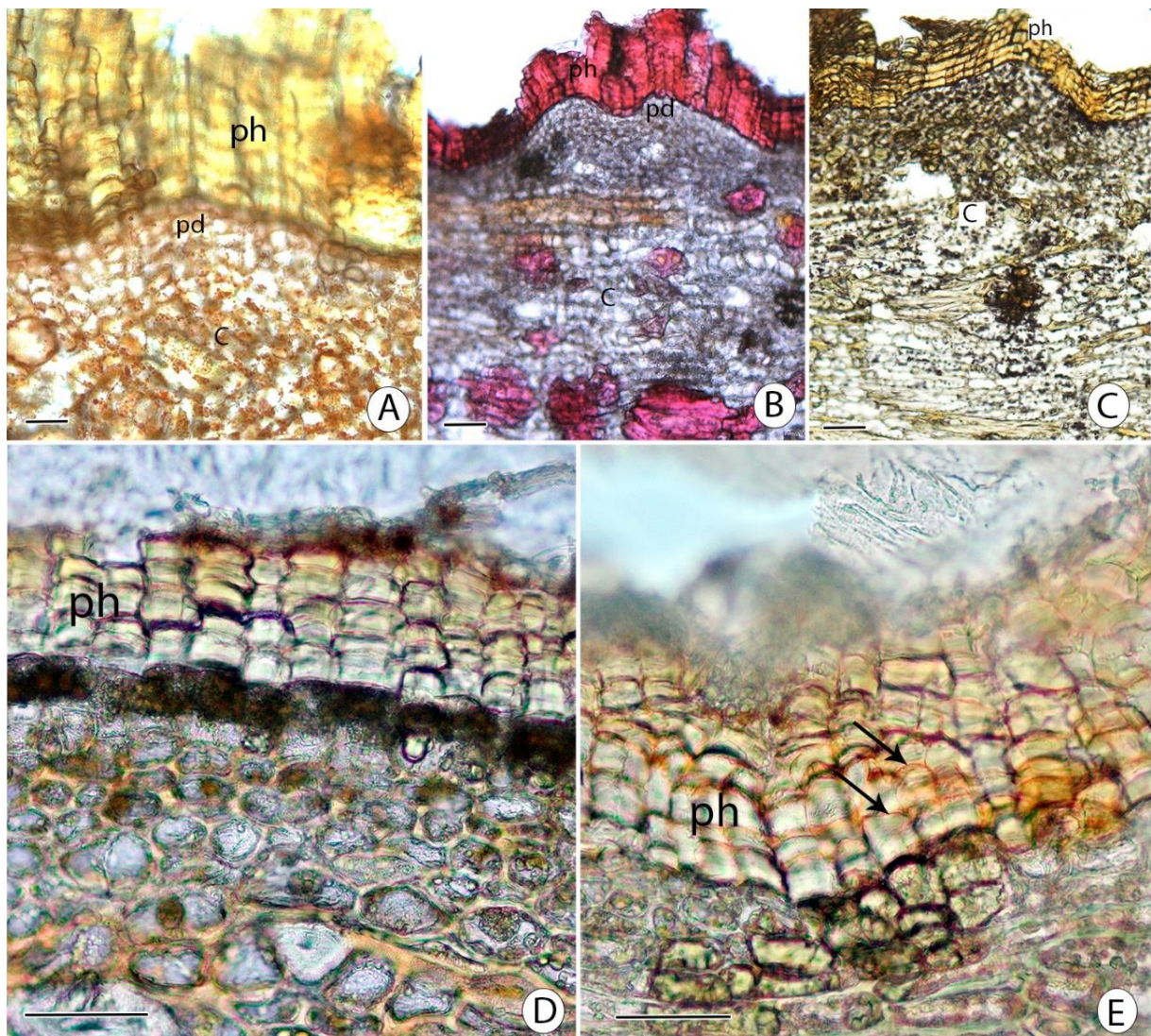


Fig. 7. ←

251 **Histoquímica**

252 Detectamos lipídios totais, amido e lignina no córtex e na periderme em *Z. rhoifolium* em
 253 todos os tipos vegetacionais (Fig. 8). No córtex, lipídios e amido foram encontrados nas células
 254 parenquimáticas (Fig. 8A, C) e lignina nas células do esclerênquima (Fig. 8B). Considerando
 255 a periderme, na feloderme observamos lipídios totais e amido (Fig. 8A, C), e no felema, lignina
 256 e lipídios totais (Fig. 8B, E). Observamos que os lipídios totais se depositam de forma irregular
 257 na parede celular do felema, se concentrando na parede mais externa das células (Fig. 8D, E).
 258



259
 260 Fig. 8. Caracterização histoquímica da casca em *Zanthoxylum rhoifolium*. A. Gotículas de
 261 lipídios (pontos acastanhados) no córtex e na feloderme em secção transversal. B. Marcação da
 262 lignina (em tons de vermelho) no esclerênquima do córtex e no felema em secção transversal.
 263 C. Grãos de amido (pontos enegrecidos) no córtex e na feloderme em secção transversal. D.
 264 Corte natural, em secção transversal. E. Marcação de lipídios totais na parede externa do felema
 265 (setas). Barras: A, D, E = 50 μ m; B, C = 100 μ m. C = córtex; pd = feloderme; ph = felema.

266 **Discussão**

267 Neste trabalho comparamos as características morfológicas e anatômicas da casca em
268 *Moquiniastrum polymorphum* e em *Zanthoxylum rhoifolium* que ocorrem em cerrado *sensu*
269 *stricto*, cerradão, floresta estacional semidecídua que são tipos vegetacionais com sazonalidade
270 pluviométrica, e floresta ombrófila densa que apresenta regime pluviométrico relativamente
271 constante durante todo o ano. Outro fator abiótico que varia entre os tipos vegetacionais é o
272 fogo, que pode ocorrer naturalmente no cerrado *sensu stricto*. Verificamos que em cada espécie
273 as características morfológicas e anatômicas não variaram entre os tipos vegetacionais e que a
274 origem da periderme reflete no aspecto externo da casca de cada espécie. Em uma abordagem
275 ecológica, em nenhuma das espécies a largura do tecido de revestimento parede indicar proteção
276 contra o fogo, no entanto, em *Z. rhoifolium*, a menor largura da periderme pode facilitar a
277 fotossíntese caulinar, evitando a perda excessiva de água em tipos vegetacionais que
278 apresentam seca sazonal.

279 A aparência externa da casca, em cada espécie, não variou entre os tipos vegetacionais
280 estudados. Casca grossa, fissurada e com coloração em tons de marrom são características já
281 descritas para a superfície da casca de *M. polymorphum* (Durigan, Baitello, et al. 2004; Sonsin
282 et al. 2014) e a presença de estrias, de lenticelas e de acúleos também já foram características
283 descritas para a superfície da casca de *Z. rhoifolium* (Melo e Zickel 2004; Costa et al. 2014;
284 Sonsin et al. 2014). Assim, a aparência externa da casca parece ser um bom parâmetro para
285 identificação destas duas espécies e podem apresentar valor diagnóstico.

286 Verificamos que o local de origem da primeira periderme nas duas espécies é diferente,
287 no floema secundário em *M. polymorphum* e nas camadas subepidérmicas em *Z. rhoifolium*, o
288 que reflete no aspecto externo da casca. Em plantas como *M. polymorphum*, em que a origem
289 da periderme é mais interna no caule, camadas espessas de tecido localizado externamente a
290 esta periderme permanecem na superfície do caule, caracterizando cascas sulcadas e com
291 aspecto mais frouxo (Pallardy 2008). Além disso, em espécies que a periderme é originada mais
292 internamente, há presença de um ritidoma (Fahn 1990), o que foi confirmado em *M.*
293 *polymorphum*. Já em *Z. rhoifolium*, a origem da periderme superficial promove um aspecto
294 mais uniforme e suave da casca (Pallardy 2008), pois o felema da periderme formada é
295 diretamente exposto (Fahn 1990; Evert 2006). Neste caso, segundo Fahn (1990) não haveria
296 formação de ritidoma. Entretanto, observamos a formação de um ritidoma, mesmo que estreito,
297 em três indivíduos no cerrado *sensu stricto* e em um indivíduo na floresta ombrófila densa nessa
298 espécie. Uma possível razão da produção de uma segunda periderme, como observado em
299 alguns indivíduos de *Z. rhoifolium* pode estar relacionada a danos naturais ocorridos na antiga

300 periderme, uma vez que a regeneração é uma estratégia comum em plantas para reparar partes
301 do corpo danificadas por agentes físicos ou biológicos (Chen et al. 2014). Acrescido a isso, nos
302 cortes histológicos, observamos que a segunda periderme formada não é contínua por toda a
303 secção, apoiando a ideia de que, possivelmente, a presença de ritidoma em alguns indivíduos
304 destes tipos vegetacionais seja pontual.

305 Não observamos diferença entre os tipos vegetacionais na proporção da largura do
306 ritidoma em *M. polymorphum*, e a proporção da largura da periderme em *Z. rhoifolium* não foi
307 maior no cerrado *sensu stricto*, contrariando a ideia que a maior largura da periderme ou
308 ritidoma das espécies deva ser considerada adaptativa a ambientes sujeitos ao fogo (Graves et
309 al. 2014). Foi constatado que elevada temperatura e ferimentos, que são implicações geradas
310 pelo fogo, podem ativar a atividade do felogênio (Borger e Kozłowski 1972; Lev-Yadun 2011)
311 por estimular a produção do etileno (Imaseki 1985), o que levaria a maior largura de periderme
312 em ambientes com este fator, como o cerrado *sensu stricto*. No entanto, neste estudo, embora
313 as plantas do fragmento de cerrado *sensu stricto* tenham evoluído na presença de fogo, pois este
314 ocorre naturalmente neste tipo vegetacional (Klink e Solbrig 1996; Miranda et al. 2002), os
315 incêndios, no local onde foram coletadas as amostras para este trabalho, têm sido controlados
316 desde a década de 1970, aproximadamente (Machado, S. R. – comunicação pessoal), assim, a
317 ausência de estímulos, devido ao fato dos incêndios serem controlados, pode não promover um
318 maior desenvolvimento de peridermes ou ritidomas mais largos nos indivíduos deste tipo
319 vegetacional.

320 Além da proteção dos tecidos mais internos contra o fogo, por exemplo, outra função
321 atrelada à casca é o armazenamento de substâncias de diferentes categorias químicas. Muitas
322 dessas substâncias estão relacionadas à sobrevivência da planta, como o amido, que foi
323 verificado no córtex e na feloderme em *Z. rhoifolium*. O amido é o carboidrato mais comum
324 nas plantas, e em órgãos que não realizam fotossíntese, como caules, raízes e sementes, é uma
325 fonte de armazenamento a longo prazo, que posteriormente será destinado às fases de
326 crescimento ou para atender demanda local de carbono para processos específicos de cada órgão
327 (ver Zeeman et al. 2010). Outras substâncias são originadas a partir do metabolismo secundário
328 de plantas, como os lipídios, observados na forma de gotículas de óleo nas células do córtex e
329 feloderme em *Z. rhoifolium*. O gênero *Zanthoxylum* pode apresentar cavidade secretoras de óleo
330 ou resina no tecido cortical de caules (Metcalf e Chalk 1950) e já foi constatado a presença de
331 óleos na casca em diversas espécies do gênero (ver revisão de Negi et al. 2011) e em *Z.*
332 *rhoifolium* (Arruda et al. 1992). A presença destes compostos químicos pode explicar a
333 considerável utilização da casca desta espécie na medicina tradicional (Jullian et al. 2006; ver

334 Rodrigues et al. 2006; ver Medhi et al. 2013) bem como pesquisas farmacológicas (Jullian et
335 al. 2006; Pereira et al. 2010; Freitas et al. 2011). Lipídios totais também foram encontrados na
336 periderme, mais especificamente no felema. Estes podem corresponder à suberina, que
337 juntamente com a lignina, também detectada no felema desta espécie, correspondem aos
338 principais constituintes químicos do felema da casca de espécies vegetais de angiospermas
339 (Tegelaar et al. 1995; Pereira 2007). Lignina e suberina podem contribuir com a proteção dos
340 tecidos mais internos, pois a suberina, por ser um composto químico de natureza lipídica
341 promove o isolamento ou proteção dos tecidos (Graça 2015), e a lignina aumenta a rigidez e
342 reduz a permeabilidade da parede celular (Iiyama et al. 1994; Gibson 2012) bem como pode
343 contribuir com uma maior proteção contra o ataque de fungos e bactérias (Roth 1981). Assim,
344 verificamos que lipídeos detectados no córtex de *Z. rhoifolium* podem contribuir com sua
345 importância medicinal, e amido, lipídios e lignina presentes na periderme contribuem com a
346 sobrevivência da espécie.

347 Em *Z. rhoifolium*, em todos os tipos vegetacionais, a feloderme e as camadas mais
348 superficiais do córtex, logo abaixo da periderme, contêm cloroplastos, indicando que a casca
349 desta espécie seja fotossintética. Espécies com cascas fotossintetizantes têm potencial de
350 assimilar carbono, imprescindível para o crescimento, sem a perda excessiva de água, uma vez
351 que não é necessária a abertura estomática (Cernusak e Cheesman 2015; Vandegheuchte et al.
352 2015; Santiago et al. 2016). Acreditamos que a fotossíntese caulinar, que pode ocorrer em *Z.*
353 *rhoifolium*, seja otimizada nos indivíduos do cerrado *sensu stricto* e do cerrado, pois nestes
354 tipos vegetacionais observamos menor proporção de periderme que facilita a chegada de luz
355 nas camadas mais internas da casca (Pfanzen et al. 2002). Assim, cloroplastos presentes na
356 feloderme e nas camadas mais externas do córtex e menor proporção de periderme em *Z.*
357 *rhoifolium* no cerrado *sensu stricto* e no cerrado, podem ser interpretadas como uma forma de
358 manter as taxas fotossintéticas e de crescimento com uma maior eficiência do uso da água
359 durante a estação seca, sendo adaptativa a estes locais.

360

361 **Conclusão**

362 Ao comparar a casca em *M. polymorphum* e em *Z. rhoifolium* em diferentes tipos
363 vegetacionais, verificamos que as características morfológicas e anatômicas qualitativas
364 apresentam valor taxonômico, pois os indivíduos de cada espécie apresentaram cascas que não
365 variaram entre os tipos vegetacionais. Também verificamos que o local de origem da primeira
366 periderme reflete no aspecto morfológico em cada espécie. Não há evidências que a largura da
367 periderme nas duas espécies esteja relacionada à proteção contra o fogo. No entanto, em *Z.*

368 *rhoifolium*, a menor proporção da largura de periderme no cerrado *sensu stricto* e no cerradão
369 pode ser uma característica adaptativa a locais com seca sazonal, pois, por ser mais estreita
370 nestes tipos vegetacionais, a passagem de luz para as camadas mais internas é facilitada,
371 permitindo a realização da fotossíntese cortical e na feloderme, que por sua vez, utiliza menor
372 quantidade de água para a produção de fotoassimilados.

373

374 Referências Bibliográficas

375 **Alonso AA, Machado SR. 2008.** Stem protective tissue in *Erithroxylum tortuosum*
376 (*Erythroxylaceae*), a fire tolerant species from Cerrado. *IAWA Journal* **29**: 69–77.

377 **Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens**
378 **F, Mazzoni-Viveiros SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L,**
379 **Nicolaeva N, Baas P. 2016.** IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal* **37**: 517–
380 615.

381 **Arruda MSP, Fernandes JB, Vieira PC, Silva MFGF, Pirani JR. 1992.** Chemistry of
382 *Zanthoxylum rhoifolium*: a new secofuroquinoline alkaloid. *Biochemical Systematics and*
383 *Ecology* **20**: 173–178.

384 **Barbosa ACF, Pace MR, Witovsk L, Angyalossy V. 2010.** A new method to obtain good
385 anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal* **31**: 373–383.

386 **Borger GA, Kozłowski TT. 1972.** Effects of temperature on first periderm and xylem
387 development in *Fraxinus pennsylvanica*, *Robinia pseudoacacia* and *Ailanthus altissima*.
388 *Canadian Journal of Forest Research* **2**: 198–205.

389 **Bukatsch F. 1972.** Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos* **61**: 33–
390 36.

391 **Cernusak LA, Cheesman AW. 2015.** The benefits of recycling: How photosynthetic bark can
392 increase drought tolerance. *New Phytologist* **208**: 995–997.

393 **Chen JJ, Zhang J, He XQ. 2014.** Tissue regeneration after bark girdling: an ideal research
394 tool to investigate plant vascular development. *Physiologia Plantarum* **151**: 147–155.

395 **Costa CC, Martins-da-Silva RC V., Groppo M, Macieira AP, Carvalho LT, Gomes JI,**
396 **Margallo LF. 2014.** *Conhecendo espécies de planta da Amazônia: tamanqueira (Zanthoxylum*
397 *rhoifolium* Lam. - *Rutaceae*). Belém.

398 **Coutinho LM. 1977.** Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. II As queimadas e a dispersão
399 de sementes em algumas espécies anemocóricas do estrato herbáceo-subarbustivo. *Boletim de*
400 *Botânica* **5**: 57–64.

401 **Coutinho LM. 2002.** O bioma do cerrado. In: Klein AL, ed. *Eugen Warming e o cerrado*

- 402 brasileiro. São Paulo: UNESP. Imprensa Oficial do Estado, 77–92.
- 403 **Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, Siqueira MF. 2004.** *Plantas do Cerrado Paulista:*
404 *imagens de uma paisagem ameaçada.* São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica.
- 405 **ESALQ - USP - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – Universidade de São**
406 **Paulo. 2006.** *Parcelas permanentes em 40 ha de florestas do Estado de São Paulo: uma*
407 *experiência multidisciplinar.* Piracicaba.
- 408 **Evert RF. 2006.** *Esau’s Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their*
409 *Structure, Function and Development.* New Jersey: John Wiley & Sons.
- 410 **Fahn A. 1990.** *Plant Anatomy.* Pergamon Press.
- 411 **Freitas FFBP, Fernandes HB, Piauilino CA, Pereira SS, Carvalho KIM, Chaves MH,**
412 **Soares PMG, Miura LMC V, Leite JRSA, Oliveira RCM, Oliveira FA. 2011.**
413 Gastroprotective activity of *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. in animal models. *Journal of*
414 *Ethnopharmacology* **137**: 700–708.
- 415 **Gibson LJ. 2012.** The hierarchical structure and mechanics of plant materials. *Journal of Royal*
416 *Society*: 2749–2766.
- 417 **Graça J. 2015.** Suberin : the biopolyester at the frontier of plants. *Frontiers in Chemistry* **3**: 1–
418 11.
- 419 **Graves SJG, Rifai SW, Putz FE. 2014.** Outer bark thickness decreases more with height on
420 stems of fire-resistente than fire-sensitive floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American*
421 *Journal of Botany* **101**: 2183–2188.
- 422 **Haupt AW. 1930.** A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technology*: 97–98.
- 423 **Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, De Carvalho MT, Geiger EL, Pereira MAB,**
424 **Gotsch SG, Franco AC. 2009.** Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-
425 forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* **90**: 1326–1337.
- 426 **Iiyama K, Lam TBT, Stone BA. 1994.** Covalent cross-links in the cell wall. *Plant Physiology*:
427 315–320.
- 428 **Imaseki H. 1985.** Hormonal control of wound-induced responses. In: Pharis RP, Reid DM, eds.
429 *Encyclopedia of Plant Physiology.* Berlin: Springer Verlag, 485–512.
- 430 **Ishara KL, Maimoni-Rodella RCS. 2012.** Richness and similarity of the Cerrado vascular
431 flora in the central west region of São Paulo State, Brazil. *Check List* **8**: 32–42.
- 432 **Johansen DA. 1940.** *Plant Microtechnique.* New York: McGraw Hill.
- 433 **Jullian V, Bourdy G, Georges S, Maurel S, Sauvain M. 2006.** Validation of use of a
434 traditional antimalarial remedy from French Guiana, *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. *Journal of*
435 *Ethnopharmacology* **106**: 348–352.

- 436 **Karnovsky MJ. 1965.** A formaldehyfr-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in
437 electron microscopy. *Journal of Cell Biology* **27**: 137–138.
- 438 **Klink CA, Solbrig OT. 1996.** Efeito do fogo na biodiversidade de plantas do Cerrado. In:
439 Sarmiento G, Cabido M, eds. *Biodiversidad y Funcionamiento de Pastizales y Sabanas en*
440 *América Latina*. Mérida: Cytel y Cielat, 231–244.
- 441 **Kraus JE, Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica:
442 Edur.
- 443 **Lawes MJ, Midgley JJ, Clarke PJ. 2013.** Costs and benefits of relative bark thickness in
444 relation to fire damage: A savanna/forest contrast. *Journal of Ecology* **101**: 517–524.
- 445 **Lev-Yadun S. 2011.** Bark. *Encyclopedia of life sciences*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.,
446 1–5.
- 447 **Lorenzi H. 2014.** *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas*
448 *nativas do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- 449 **Medhi K, Deka M, Bhau BS. 2013.** The genus *Zanthoxylum* - A stockpile of biological and
450 ethnomedicinal properties. *Scientific Reports* **2**: 1–8.
- 451 **Melo MFF, Zickel CS. 2004.** Os gêneros *Zanthoxylum* L. e *Esenbeckia* Kunth (Rutaceae) no
452 Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **18**: 73–90.
- 453 **Metcalf CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation*
454 *to taxonomy with notes on economic uses*. Oxford: Oxford University Press.
- 455 **Miranda HS, Bustamante MMC, Miranda AC. 2002.** The Fire Factor. In: Oliveira PS,
456 Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical*
457 *Savanna*. New York: Columbia University Press, 51–68.
- 458 **Negi JS, Bisht VK, Bhandari AK, Singh P, Sundriyal RC. 2011.** Chemical constituents and
459 biological activities of the genus *Zanthoxylum* : A review. *African Journal of Pure and Applied*
460 *Chemistry* **5**: 412–416.
- 461 **Neves GMS, Peixoto AL. 2008.** Florística e estrutura da comunidade arbustivo-arbórea de dois
462 remanescentes em regeneração de Floresta Atlântica secundária na Reserva Biológica de Poço
463 das Antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro. *Pesquisa Botânica* **1**: 71–112.
- 464 **Oliveira-Filho AT, Fontes MAL. 2000.** Patterns of floristic differentiation among Atlantic
465 Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* **32**: 793–810.
- 466 **den Outer RW. 1993.** Evolutionary trends in secondary phloem anatomy of trees, shrubs and
467 climbers from Africa (mainly Ivory Coast). *Acta Botanica Neerlandica* **42**: 269–287.
- 468 **Pallardy SG. 2008.** *Physiology of woody plants* (Academic Press, Ed.).
- 469 **Pearse AGE. 1980.** *Histochemistry theoretical and applied*. Longman Group Limited.

- 470 **Pereira H. 2007.** *Cork: biology, production and uses*. Lisbon: Elsevier.
- 471 **Pereira SS, Lopes LS, Marques RB, Figueiredo KA, Costa DA, Chaves MH, Almeida**
472 **FRC. 2010.** Antinociceptive effect of *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) in models of
473 acute pain in rodents. *Journal of Ethnopharmacology* **129**: 227–231.
- 474 **Pfanz H, Aschan G. 2001.** The existence of bark and stem photosynthesis in woody plants and
475 its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological approach.
476 *Progress in Botany* **62**: 477–510.
- 477 **Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heysler R, Wittmann C, Loose M. 2002.** Ecology and
478 ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* **89**:
479 147–162.
- 480 **Rodrigues E, Mendes FR, Negri G. 2006.** Plants indicated by Brazilian Indians to central
481 nervous system disturbances: A bibliographical approach. *Current Medicinal Chemistry*: 211–
482 244.
- 483 **Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y, Westoby M. 2014.** Bark functional
484 ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark
485 diversity. *New Phytologist* **201**: 486–497.
- 486 **Roth I. 1981.** *Structural patterns of tropical barks*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- 487 **Santiago LS, Bonal D, De Guzman ME, Ávila-Lovera E. 2016.** Drought survival strategies
488 of tropical trees. In: Goldstein G, Santiago LS, eds. *Tropical tree physiology - Adaptations and*
489 *responses in a changing environment*. Springer International Publishing, 243–258.
- 490 **Sass JE. 1951.** *Botanical microtechnique*. Ames: The Iowa State College Press.
- 491 **Sonsin JO, Gasson P, Machado SR, Caum C, Marcati CR. 2014.** *Atlas of wood diversity in*
492 *the cerrado of São Paulo*. Botucatu: FEPAF.
- 493 **Tegelaar EW, Hollman G, Van Der Vegt P, Leeuw JW, Holloway PJ. 1995.** Chemical
494 characterization of the periderm tissue of some angiosperm species: recognition of an insoluble,
495 non-hydrolyzable, aliphatic biomacromolecule (Suberan). *Organic Geochemistry* **23**: 239–250.
- 496 **Torsten H, Frank B, Westfall L P. 2008.** Simultaneous inference in general parametric
497 models. *Biometrical Journal* **50**: 346–363.
- 498 **Vandegehuchte MW, Bloemen J, Vergeynst LL, Steppe K. 2015.** Woody tissue
499 photosynthesis in trees: salve on the wounds of drought? *New Phytologist*: 98–1002.
- 500 **Vergílio PCB. 2015.** Anatomia comparada da casca de *Stryphnodendron polyphyllum* Mart.
501 (Fabaceae) em cerrado *sensu stricto* e mata de galeria. Dissertação de Mestrado, Universidade
502 Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Botucatu, Brasil.
- 503 **Walter H. 1986.** *Vegetação e zonas climáticas*. São Paulo: EPU.

- 504 **Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, Angeles G. 2008.** The effect of prolonged flooding on the
505 bark of mangrove trees. *Trees - Structure and Function* **22**: 77–86.
- 506 **Zeeman SC, Kossmann J, Smith AM. 2010.** Starch: its metabolism, evolution, and
507 biotechnological modification in plants. *Annual Review of Plant Biology* **61**: 209–234.

1 Considerações Finais

2
3 Ao comparar a estrutura caulinar de *Moquiniastrum polymorphum* e *Zanthoxylum*
4 *rhoifolium* que ocorrem em quatro tipos vegetacionais que diferem quanto ao regime
5 pluviométrico anual e tipos de solo, percebemos que a variação em certas características
6 anatômicas pode ser adaptativa aos diferentes ambientes. Com relação ao sistema vascular, é
7 interessante ressaltar que os tipos celulares que variaram foram diferentes em cada espécie,
8 indicando estratégias específicas de sobrevivência nos diferentes ambientes. Em *Z. rhoifolium*,
9 o diâmetro dos vasos, a proporção de fibras e a espessura da parede das fibras parecem
10 contribuir com a segurança do transporte de água nos tipos vegetacionais onde há seca sazonal;
11 enquanto que os diâmetros de vasos e de tubos crivados e agrupamento de vasos estão
12 relacionados a eficiência do transporte do sistema vascular onde há disponibilidade hídrica
13 constante. Em *M. polymorphum*, características dos vasos, como dimorfismo e espessamento
14 helicoidal na parede; espessura da parede das fibras do xilema e raios do xilema e do floema
15 podem contribuir com a segurança do transporte de água durante os períodos de menor
16 disponibilidade de água.

17 Embora as duas espécies tenham apresentado respostas diferentes nos ambientes em
18 relação aos tipos celulares do sistema vascular, foi possível avaliar a similaridade ou diferença
19 entre estes locais, com base nas características anatômicas dos indivíduos. A similaridade foi
20 verificada entre o cerrado *sensu stricto*, cerradão e floresta estacional semidecídua, uma vez
21 que houve um agrupamento dos indivíduos destes locais, e a separação dos indivíduos destes
22 três tipos vegetacionais dos da floresta ombrófila densa, evidencia suas diferenças. Assim,
23 houve a separação do ambiente que apresenta seca sazonal do ambiente com disponibilidade
24 hídrica constante. Com isso, verificamos que as características quantitativas do sistema vascular
25 são sensíveis às variações ambientais, como o solo e o regime pluviométrico, que implicam na
26 disponibilidade de água para as plantas em cada um destes ambientes, refletindo nestas
27 diferenças anatômicas.

28 Considerando o sistema de revestimento, a largura proporcional da casca nestas duas
29 espécies parece não explicar a proteção contra o fogo que pode ocorrer no cerrado *sensu stricto*.
30 Apesar disso, em *Z. rhoifolium*, a menor proporção de periderme/ritidoma no cerrado *sensu*
31 *stricto* e no cerradão pode ser uma característica adaptativa em ambientes com seca sazonal,
32 pois por ser mais fina, pode facilitar a fotossíntese caulinar, que por sua vez, utiliza menor
33 quantidade de água para a produção de fotoassimilados, pois não há necessidade de abertura
34 estomática.

35 Por não verificamos variação nos padrões entre os ambientes, as características
36 morfológicas e anatômicas qualitativas podem ser usadas para a identificação destas espécies,
37 apresentando, portanto, valor taxonômico.

38 Interessante notar que verificamos a presença de um paralelismo entre xilema e floema
39 secundários nas duas espécies, pois valores dos comprimentos das células condutoras e das
40 fibras, bem como da dimensão dos raios foram correlacionados entre estes dois tecidos.
41 Ademais, algumas características qualitativas, como tipos de placas dos elementos condutores,
42 número de células da série do parênquima axial, constituição dos raios também evidenciaram
43 esse paralelismo. Esse padrão de semelhança das características ocorre devido a mesma origem
44 dos dois tecidos, o câmbio vascular.

45 Por fim, realizando uma análise comparativa entre as duas espécies, a amplitude de
46 variação das características quantitativas tanto do xilema quanto do floema secundários indica
47 que *M. polymorphum* é uma espécie mais conservativa em relação a *Z. rhoifolium*, isto porque
48 apresentou menor amplitude das características; enquanto que *Z. rhoifolium* é uma espécie mais
49 plástica devido a maior amplitude de variação dos dados. Apesar dessa diferença quanto a
50 plasticidade, as duas espécies seriam capazes de se adaptarem às diferentes condições
51 ambientais, e assim, conseguiriam sobreviver às possíveis mudanças climáticas que estão
52 ocorrendo em escala global.