

# RELAÇÕES ENTRE ESTRUTURA, QUÍMICA E DENSIDADE DA CASCA COM SUA FUNÇÃO EM CAULES E RAÍZES DE ESPÉCIES DO CERRADO PAULISTA

**PAULA CRISTINA BENETTON VERGÍLIO**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica), Área de Concentração em Morfologia e Diversidade Vegetal

**BOTUCATU – SP**

**2019**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

RELAÇÕES ENTRE ESTRUTURA, QUÍMICA E DENSIDADE DA  
CASCA COM SUA FUNÇÃO EM CAULES E RAÍZES DE  
ESPÉCIES DO CERRADO PAULISTA

**PAULA CRISTINA BENETTON VERGÍLIO**

**PROF<sup>a</sup> DR<sup>a</sup>. CARMEN REGINA MARCATI**

ORIENTADORA

**PROF<sup>a</sup> DR<sup>a</sup>. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA**

COORIENTADORA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica), Área de Concentração em Morfologia e Diversidade Vegetal

**BOTUCATU – SP**

**2019**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Vergilio, Paula Cristina Benetton.

Relações entre estrutura, química e densidade da casca com sua função em caules e raízes de espécies do cerrado paulista / Paula Cristina Benetton Vergilio. - Botucatu, 2019

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Carmen Regina Marcati

Coorientador: Julieta Alejandra Rosell García

Capes: 20302037

1. Casca de planta. 2. Medidas de espessura. 3. Casca de planta - Densidade. 4. Química. 5. Cerrados.

Palavras-chave: Cerrado; casca; densidade da casca; espessura da casca; química da casca.

“Agora... tragam-me o horizonte.”

Capitão Jack Sparrow

## AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de Demanda Social concedida. Ao Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES-PDSE Proc. 88881.135858/2016-01) pela bolsa de Doutorado Sanduíche concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP - Auxílio à Pesquisa - Proc. 15/14954-1) e ao Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia (CONACYT 237061) pelo suporte financeiro.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), ao Instituto de Biociências de Botucatu (IBB) e à Faculdade de Ciências Agrônômicas de Botucatu (FCA) pelo espaço físico e por toda a estrutura que tornou possível a realização deste trabalho.

À Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), ao Instituto de Ecología, ao Instituto de Biología, e ao Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad (LANCIS) pela infraestrutura que tornou possível a execução deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), por todo o suporte físico e financeiro.

À Profa. Dra. Carmen Regina Marcati pela oportunidade, pela orientação, pelo apoio, pela paciência e por todos os ensinamentos científicos e pessoais. Obrigada por todas as portas que você abriu para mim, por todas as oportunidades que você confiou a mim e pelo bonito caminho científico que você me ensinou a percorrer. É com alegria que vejo o quanto eu cresci durante estes anos que passei sob sua orientação e sempre serei grata a você por tudo o que fez por mim!

À Profa. Dra. Julieta Alejandra Rosell García pela coorientação, pela assistência, pela paciência e por todos os ensinamentos. Obrigada por me tirar da “zona de conforto”, tanto ao me mostrar uma outra maneira de olhar para a casca e para a ciência, quanto pela oportunidade de conhecer e viver em um outro país, com outra língua e outra cultura. Obrigada por todo o apoio que você me deu no México, onde tive uma experiência incrível e, certamente, devo muito dessa linda experiência a você. *¡Gracias por todo, Julieta!*

Aos membros da Banca de Qualificação Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado, Prof. Dr. Anselmo Nogueira e Profa. Dra. Camila Kissmann e da Banda de Defesa Prof. Dr. Marcelo Rodrigo Pace, Prof. Dr. Fernando Roberto Martins, Prof. Dr. Anselmo Nogueira e Profa. Dra. Carmen Silva Fernandes Boaro pelas valiosas contribuições ao meu trabalho.

Aos professores do Departamento de Botânica da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP) por todos os ensinamentos durante às disciplinas que tanto contribuíram para minha formação. Aos professores dos Institutos de Ecología e de Biología da Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por todos os ensinamentos em disciplinas, em treinamentos e em cursos que realizei durante meu estágio de Doutorado Sanduíche no México.

À Carmen Marcati, Julieta Rosell, Mark Olson, Liliane Pereira, Fabio Bosio, Marcela Blagitz, Jane Rodrigues, Thais Oya e José Matheus Santos pela ajuda nas coletas e no envio do material para o México. Este trabalho não seria possível sem a ajuda de vocês.

À Profa. Juliana Padilla e à equipe do Laboratório de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México pela quantificação química de carbono, nitrogênio e fósforo.

À Liliane Pereira, a técnica “salva-vidas” do Laboratório de Anatomia da Madeira da UNESP, por todos os ensinamentos, por toda a ajuda no processamento do material e por todos os “Vai dar certo, Paulinha!”, que sempre vieram nos momentos que eu mais precisei.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia da Madeira da UNESP: Fabio Bosio, Natália Totti, Marcela Blagitz, Jane Rodrigues, Thais Oya, Ana Tereza Durão, José Matheus Santos, Lívia Hirota, Mariana Dantas, Ricardo Gonçalves, Ícaro Nery, Rosani Arruda e Marina pela companhia, pelas conversas, por toda a ajuda e por todas as risadas que vocês “arrancaram” de mim quando eu não tinha mais forças pra sorrir. Vocês valem ouro e eu sempre os carregarei em meu coração.

Às colegas do Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad da UNAM: Cipatli Jiménez, Sandra García, Karen Vazquez, Guadalupe Vázquez-Solís e Fabiola Estrada-Salinas pela companhia e por toda ajuda, tanto nas técnicas de laboratório, quanto nas coisas triviais que são tão difíceis para um estrangeiro. Vocês tornaram meu trabalho no México mais leve e fácil e eu sempre serei grata a vocês por isso.

Às minha roommates: Estefanía Segundo, Natalia Bravo e Silvia Lechthaler pela estadia

maravilhosa que vocês me proporcionaram no México.

Ao Coral da UNESP de Botucatu, seu maestro Irandi Daroz e todos os seus participantes, bem como ao Coral Municipal Cidade de Botucatu, sua maestrina Márcia Blasi e todos os seus participantes, obrigada pela cantoria que tanto aliviaram as tensões da pós-graduação.

A todos os amigos, do Brasil e do México, por todo o apoio, incentivo e por todos os momentos de descontração que recarregaram as minhas energias. Ao amigo Felipe Giroto por todos os cinemas, comilanças e conversas.

Às minhas melhores amigas Tháyra Pedroso e Najla Varalta por estarem ao meu lado, sempre. Obrigada por darem ouvidos aos meus desabafos, por darem ombros às minhas lágrimas e por todas as palavras carinhosas e de incentivo. Adoro vocês, meninas!

Aos familiares que entre os “mas você só estuda, quando vai começar a trabalhar?” muito torceram por este título.

Ao meu irmão André, o Engenheiro e o primeiro Doutor da família, obrigada por ter aberto todas as portas para mim e por ter me mostrado que era possível seguir carreira acadêmica. Você sempre foi meu irmão, meu amigo, meu exemplo e eu sempre segui seus passos. Tenho muito orgulho de ser sua irmã. Te adoro, maninho!

Aos meus pais Lucinei e Pedro pelos ensinamentos, pelo apoio, pelo sustento, pelo amparo, pelo carinho e por terem se desdobrado por mim. Obrigada por torcerem por mim e por estarem sempre ao meu lado, mesmo quando vocês não entendiam o que estava acontecendo. Vocês sempre serão meu esteio. Tenho muito orgulho de ser filha de vocês! Amo vocês!

À Deus por tudo, pois nada disto teria sido possível sem Ele.

A todos aqueles que, de alguma maneira, colaboraram com a realização deste trabalho.

“Se cheguei até aqui foi porque me apoiei nos ombros de gigantes.” Isaac Newton

A todos vocês, o meu sincero OBRIGADA!

Paula Cristina Benetton Vergílio

## SUMÁRIO

Resumo .....	7
Abstract .....	8
Introdução Geral .....	9
Revisão de Literatura .....	12
1. Casca.....	12
2. Anatomia da casca.....	13
3. Estudos comparativos da anatomia da casca de caules e raízes.....	17
4. Espessura, densidade e química da casca de caules e raízes .....	20
5. Cerrado .....	22
Objetivo e Expectativas.....	24
Referências Bibliográficas .....	25
<u>Capítulo 1:</u> As estratégias adaptativas do floema secundário em uma comunidade de plantas na savana neotropical brasileira.....	33
Introdução .....	34
Material e Métodos.....	36
Resultados.....	39
Discussão .....	43
Conclusão.....	47
Referências Bibliográficas .....	47
<u>Capítulo 2:</u> Is the periderm plastic? A study of trunk and root periderm in the Brazilian savannah species .....	62
1. Introduction.....	63
2. Materials and methods.....	65
3. Results .....	68
4. Discussion.....	71
5. Concluding remarks .....	74
References.....	75
* Comprovante de Submissão .....	90
<u>Capítulo 3:</u> Funções da casca em caules e raízes de espécies na savana brasileira: o que indicam as características macroscópicas e microscópicas da casca? .....	92
1. Introdução .....	93
2. Material e Métodos.....	97
3. Resultados.....	102
4. Discussão .....	107
5. Conclusão .....	112
Referências Bibliográficas .....	113
Considerações Finais.....	118



1 VERGÍLIO, P.C.B. **RELAÇÕES ENTRE ESTRUTURA, QUÍMICA E DENSIDADE DA**  
2 **CASCA COM SUA FUNÇÃO EM CAULES E RAÍZES DE ESPÉCIES DO CERRADO**  
3 **PAULISTA**. 2019. 118P. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS,  
4 UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, CÂMPUS DE BOTUCATU.

5  
6 **RESUMO** – A casca é um sistema biológico complexo que desempenha diversas funções na  
7 planta, incluindo condução de fotoassimilados, suporte mecânico, armazenamento de  
8 substâncias e proteção contra herbívoros, patógenos e intempéries como o fogo. A casca é  
9 composta, principalmente, pelo floema secundário e pela periderme, e reveste tanto caules  
10 quanto raízes. O caule está exposto à atmosfera e tem funções de elevação e suporte da planta,  
11 enquanto a raiz está exposta ao solo e tem funções de fixar a planta ao solo, armazenar  
12 substâncias e absorver e conduzir água e nutrientes. Contudo, pouco se sabe se as diferentes  
13 funções de caules e raízes indicam diferentes funções na casca de cada órgão. Neste trabalho,  
14 comparamos a casca de caules e raízes de 15 espécies representativas do cerrado paulista e  
15 testamos se a casca do caule apresentaria funções de suporte e proteção, enquanto a casca da  
16 raiz apresentaria função de armazenamento de substâncias. Também testamos se  
17 encontraríamos maior eficiência na condução de fotoassimilados na casca da raiz. Para tanto,  
18 selecionamos 15 espécies de árvores e arbustos do cerrado *sensu stricto* e amostramos a casca  
19 do caule e da raiz. Analisamos a estrutura (espessura e anatomia), a densidade e a química  
20 (água, açúcares solúveis, amido, nitrogênio, fósforo e carbono) e relacionamos com as  
21 funções da casca em cada órgão. Na casca do caule, encontramos maior espessura da  
22 periderme, devido ao felema mais largo com células maiores e mais espessas, e menor  
23 densidade da periderme, indicando que a casca do caule tem função de proteção contra  
24 herbívoros, patógenos e fogo. Na casca da raiz, encontramos maior espessura relativa do  
25 floema secundário e maior quantidade de açúcares solúveis, indicando que a casca da raiz  
26 possui função de armazenamento de carboidratos não-estruturais, uma estratégia importante  
27 para sobrevivência da planta no cerrado. Contudo, não encontramos evidências que apoiem  
28 nossas expectativas de função de suporte na casca do caule ou maior eficiência na condução  
29 de fotoassimilados na casca da raiz. Portanto, a casca das plantas do cerrado paulista não  
30 apresenta todas as funções desempenhadas pelo caule ou pela raiz, mas participa das funções  
31 mais importantes relacionadas à sobrevivência da planta no cerrado, como proteção contra o  
32 fogo na casca do caule e armazenamento de carboidratos não-estruturais na casca da raiz.

33  
34 **Palavras-chave:** Cerrado, casca, casca externa, casca interna, floema secundário, periderme,  
35 espessura da casca, densidade da casca, química da casca

---

1 VERGÍLIO, P.C.B. **RELATIONS AMONG STRUCTURE, CHEMISTRY AND**  
2 **DENSITY OF BARK WITH ITS FUNCTION IN TRUNKS AND ROOTS OF SPECIES**  
3 **IN THE CERRADO OF SÃO PAULO.** 2019. 118P. TESE (DOUTORADO) –  
4 INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA,  
5 CÂMPUS DE BOTUCATU.

6  
7 **ABSTRACT** – Bark is a complex biological system that performs multiple functions in plant,  
8 including photoassimilates conduction, mechanical support, storage and protection against  
9 herbivores, pathogens and fire. Bark comprises mainly the secondary phloem and the  
10 periderm, and covers both trunks and roots. The trunk is exposed to the atmosphere and has  
11 the main functions of plant elevation and plant support, whereas the root is exposed to the  
12 ground and has the main functions of fix the plant to the ground, store substances, provide  
13 water and nutrients to the plant. However, remain unclear whether the different functions of  
14 trunk s and roots indicate different functions in the bark of each organ. In this work, we  
15 compared the bark of trunk and roots of species in the cerrado of São Paulo, tested whether  
16 the trunk bark presents both support and protection functions, whereas the root bark presents  
17 storage function. We also tested whether we would find higher efficiency of photoassimilates  
18 conduction in the root bark. For this purpose, we selected 15 representative species of trees  
19 and shrubs in the cerrado *sensu stricto* and sample both trunk and root barks. We analyzed the  
20 structure (thickness and anatomy), density and chemistry (water, soluble sugars, starch,  
21 nitrogen, phosphorus and carbon) and associated to the bark functions in each organ. In the  
22 trunk bark, we found thicker periderm, due to thicker phellem with larger cell and thicker wall  
23 cells, and lower periderm density, suggesting a protection function against herbivores,  
24 pathogens and fire in trunk bark. In the root bark, we found a higher relative thickness of  
25 secondary phloem and a higher amount of soluble sugars, suggesting a nonstructural  
26 carbohydrate storage function in root bark, an important strategy for plant survival in the  
27 cerrado. However, we found no evidence to sustain our hypotheses of support function in  
28 trunk bark or higher efficiency of photoassimilates conduction in root bark. Therefore, the  
29 bark of plants in cerrado of São Paulo does not have all the functions performed by the trunk  
30 or the root, but it participates in the most important functions related to the plant survival in  
31 the cerrado, such as protection against fire in trunk bark and nonstructural carbohydrate  
32 storage in root bark.

33  
34 **Key-words:** Cerrado, bark, outer bark, inner bark, secondary phloem, periderm, bark  
35 thickness, bark density, bark chemistry

## 1 Introdução Geral

2 O organismo vegetal é formado por órgãos aéreos e subterrâneos, que estão expostos a  
3 diferentes ambientes. Órgãos aéreos estão expostos à atmosfera, que desempenha papel  
4 importante como fonte primária de energia (sol) e de CO<sub>2</sub> para a realização da fotossíntese  
5 (Chelle 2005). Dessa forma, os órgãos aéreos têm como funções principais a elevação e  
6 suporte da planta para a fonte de energia e a realização da fotossíntese (Evert & Eichhorn  
7 2013). Já os órgãos subterrâneos estão expostos ao solo, que oferece água e nutrientes para a  
8 planta (Evert & Eichhorn 2013; Chelle 2005) e é um bom isolante térmico em áreas onde há a  
9 ocorrência de queimadas (Oliveira & Marquis 2002). Portanto, órgãos subterrâneos têm como  
10 principais funções fixar a planta ao solo, armazenar substâncias e absorver e conduzir água e  
11 nutrientes (Evert & Eichhorn 2013), além de serem importantes órgãos de regeneração e  
12 reprodução vegetativa (Oliveira & Marquis 2002).

13 A função de cada órgão só é corretamente interpretada quando há o conhecimento  
14 completo da sua estrutura (Evert 2006). Os órgãos vegetativos aéreos são caules e folhas,  
15 enquanto o principal órgão subterrâneo é a raiz (Evert & Eichhorn 2013). Em crescimento  
16 secundário, a estrutura tanto dos caules quanto das raízes é composta por lenho, câmbio  
17 vascular (tecido meristemático) e casca (Evert 2006).

18 A casca é uma parte complexa da planta nos âmbitos estrutural, fisiológico e funcional,  
19 transportando e armazenando substâncias orgânicas e água, além de proteger a planta contra  
20 herbívoros e patógenos (Srivastava 1964; Roth 1981; Evert 2006; Lev-Yadun 2011; Rosell *et*  
21 *al.* 2014). O termo *casca* é empregado para designar todos os tecidos externos ao câmbio  
22 vascular (Srivastava 1964; Trockenbrodt 1990; Evert 2006; Lev-Yadun 2011; Angyalossy *et*  
23 *al.* 2016). No desenvolvimento primário do corpo da planta, a casca é constituída de floema  
24 primário, córtex e epiderme (Srivastava 1964; Evert 2006; Lev-Yadun 2011). Já no  
25 desenvolvimento secundário ela é constituída por floema secundário e periderme, podendo  
26 também estar presentes os tecidos primários e os tecidos mortos externos à periderme  
27 (Srivastava 1964; Evert 2006; Lev-Yadun 2011).

28 A periderme é um complexo de tecidos de origem secundária que ocupa a parte mais  
29 externa da casca, cuja principal função é a proteção da planta (Trockenbrodt 1990; Evert  
30 2006; Alonso & Machado 2008). Ela é constituída de felogênio (zona meristemática),  
31 feloderme (tecido interno ao felogênio) e felema ou súber (tecido externo ao felogênio)  
32 (Trockenbrodt 1990; Evert 2006; Lev-Yadun 2011; Angyalossy *et al.* 2016). A feloderme é  
33 formada por células com paredes geralmente finas, enquanto o felema possui células com  
34 paredes mais espessas constituídas de lignina e/ou suberina (Roth 1981; Evert 2006;  
35 Angyalossy *et al.* 2016). A planta pode apresentar uma única periderme ou várias peridermes

36 sequenciais, cujo conjunto recebe o nome de *ritidoma* (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016).  
37 O ritidoma pode ainda conter outros tecidos como o córtex e o floema isolados pela(s)  
38 periderme(s) (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016).

39 O floema ocupa a parte mais interna da casca e é o tecido condutor de fotoassimilados  
40 das plantas vasculares, transportando açúcares, aminoácidos, macronutrientes,  
41 micronutrientes, lipídios, hormônios, estímulos florais, proteínas, RNAs e água (Srivastava  
42 1964; Evert 2006). Nas angiospermas, o floema secundário é um tecido complexo em sua  
43 estrutura, formado por uma grande diversidade de células com diferentes funções (Srivastava  
44 1964; Trockenbrodt 1990; Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016). Os elementos de tubo crivado  
45 associados às suas células companheiras têm função de condução de fotoassimilados e outras  
46 substâncias supracitadas (Srivastava 1964; Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016). Já as células  
47 esclerenquimáticas (fibras e esclereides) possuem paredes celulares espessas e lignificadas e  
48 apresentam função de suporte (Srivastava 1964; Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016), que  
49 parecem se relacionar positivamente com a densidade da casca (Rosell *et al.* 2014). O floema  
50 secundário também possui células parenquimáticas com função de armazenamento de uma  
51 grande variedade de substâncias (Srivastava 1964; Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016).

52 A casca pode armazenar uma grande variedade de substâncias químicas. Cristais de  
53 diversas formas são armazenados na casca (Srivastava 1964; Angyalossy *et al.* 2016), assim  
54 como grandes quantidades de água (Srivastava 1964; Rosell *et al.* 2014). O fósforo e o  
55 nitrogênio, os dois nutrientes essenciais mais importantes para as plantas (Gurevitch 2009),  
56 podem ser armazenados na casca na forma inorgânica (Bloom *et al.* 1985; Dell *et al.* 1987) e  
57 de proteínas (Bloom *et al.* 1985; Martin *et al.* 2014), respectivamente. A forma estrutural do  
58 carbono é constituinte das células e pode ser utilizada para medir o gasto energético da planta  
59 para construção dos tecidos (Hölttä *et al.* 2009). Já o carbono não-estrutural pode ser  
60 armazenado na forma de metabólitos primários como o amido (Gurevitch 2009; Evert 2006).  
61 Grandes quantidades de amido são armazenadas nas raízes das plantas do Cerrado (Palhares *et*  
62 *al.* 2007; Gignoux *et al.* 2016).

63 O Cerrado é um domínio brasileiro composto por um mosaico de vegetações florestais,  
64 savânicas e campestres (Oliveira & Marquis 2002; Batalha 2011). De modo geral, os solos do  
65 Cerrado são profundos, predominantemente arenosos, ácidos devido ao alto teor de alumínio e  
66 com baixos teores de nutrientes e de matéria orgânica (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis  
67 2002). O clima é marcado por forte sazonalidade, sendo que durante os 4-5 meses de estação  
68 seca as plantas herbáceas morrem, secam e são o principal combustível do fogo natural  
69 (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis 2002). O fogo natural no domínio do Cerrado é rápido e  
70 superficial (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis 2002). A temperatura do ar na chama chega a

71 atingir 800°C ou mais, com as maiores temperaturas ocorrendo à 60 cm acima do solo. Já a  
72 temperatura do solo varia pouco, com aumento de 3°C à 5 cm abaixo do solo (Oliveira &  
73 Marquis 2002). Por ser um fator natural, a vegetação lenhosa apresenta adaptações de  
74 proteção contra o fogo, tais como: a proteção de gemas, a translocação de nutrientes para  
75 tecidos subterrâneos no início da estação seca e a periderme espessa (Miranda & Sato 2005).  
76 Salientamos que existe um uso inadequado do termo *casca* como sinônimo de periderme  
77 (Evert 2006), sendo que a propriedade de resistência ao fogo é dada especificamente pela  
78 periderme (Graves *et al.* 2014; Rosell 2016; Vergílio & Marcati 2017). A maior resistência  
79 contra o fogo está diretamente relacionada ao aumento da espessura da periderme e a  
80 diminuição da sua densidade (Bauer *et al.* 2010).

81 Estudos em espécies do Cerrado têm mostrado diferenças estruturais e químicas na  
82 casca de caules e raízes. Em *Styrax camporum* (Styracaceae), espécie representativa do  
83 Cerrado, foi descrito uma periderme mais espessa no caule e um floema secundário com os  
84 elementos de tubo crivado com maior diâmetro e menor comprimento, além de raios mais  
85 altos, na raiz (Machado *et al.* 2005). Segundo os autores, essas diferenças estão relacionadas  
86 com a função da casca em cada órgão, sendo a periderme relacionada à proteção do caule  
87 contra o fogo e o floema secundário relacionado com a eficiência na condução de  
88 fotoassimilados e com o armazenamento de substâncias químicas da raiz. Para *Brosimum*  
89 *gaudichaudii* (Moraceae), espécie medicinal do Cerrado, foi descrito um maior  
90 armazenamento de substâncias químicas como o amido na casca da raiz (Palhares *et al.* 2007).  
91 Contudo, pouco se sabe se essas variações estruturais e químicas indicam diferentes funções  
92 na casca de caules e raízes.

93 Considerando que mudanças estruturais indicam mudanças funcionais nos órgãos da  
94 planta e que foram relatadas variações estruturais e químicas na casca de caules e raízes de  
95 espécies do Cerrado, nossa expectativa é que a casca do caule e da raiz apresente diferentes  
96 funções: suporte e proteção no caule; e armazenamento de substâncias na raiz. Ademais,  
97 também esperamos encontrar elementos de tubo crivado com maior diâmetro e menor  
98 comprimento na raiz, caracterizando uma maior eficiência na condução de fotoassimilados  
99 neste órgão.

## 1 Revisão de Literatura

### 2 1. Casca

3 A casca tem grande importância social e econômica, já que possui propriedades que a  
4 transforma em matéria-prima para diversos fins (Apezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro  
5 2013). Por exemplo, a cortiça maciça utilizada comercialmente na fabricação de rolhas é  
6 extraída da casca externa do sobreiro (*Quercus suber*), árvore nativa do Mediterrâneo (Evert  
7 2006; Apezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Já o compensado de cortiça,  
8 produzido com a casca externa moída e prensada, tem como matéria prima a casca de espécies  
9 brasileiras como a congonha (*Symplocos lanceolata*), a favela-branca (*Enterolobium*  
10 *ellipticum*), a galinha-choca (*Connarus suberosus*), o mulungú (*Erythrina mulungu*), o pau-  
11 lepra (*Pisonia tomentosa*), o pau-marfim-do-cerrado (*Agonandra brasiliensis*) e a pereira-do-  
12 campo (*Aspidosperma dasycarpon*) (Apezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013). A  
13 casca também pode ser utilizada na indústria alimentícia, como é o caso da canela, uma  
14 especiaria retirada da casca interna da caneleira-verdadeira (*Cinnamomum zeylanicum*),  
15 árvore nativa da Índia e do Sri Lanka, e da canela-chinesa (*Cinnamomum cassia*), árvore  
16 nativa da China (Moore 2008; Apezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Vários  
17 outros produtos químicos produzidos pela casca são explorados economicamente, como o  
18 látex extraído das cascas da seringueira (*Hevea brasiliensis*) e do sapotizeiro (*Manilkara*  
19 *zapota*) que são utilizados como matéria prima para a produção da borracha natural e do  
20 chiclete natural, respectivamente (Ayensu 1972; Evert 2006; Moore 2008; Apezzato-da-  
21 Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Ademais, a casca tem intensa aplicação medicinal e é  
22 manejada por comunidades tradicionais para a produção de remédios caseiros, dietas  
23 alimentares, banhos e benzimentos, utilizados no tratamento de diversos males (Dias &  
24 Laureano 2009). Muito desse conhecimento tradicional é estudado por pesquisadores para o  
25 desenvolvimento de medicamentos (Dias & Laureano 2009). Por exemplo, a quinina, um  
26 composto usado no tratamento da malária, é isolada a partir da casca da quinquina (*Cinchona*  
27 *officinalis*), árvore nativa da América do Sul (Moore 2008). Diversos outros extrativos da  
28 casca como taninos, ceras, terpenos, óleos essenciais, entre outros, são tradicionalmente  
29 utilizados na indústria farmacêutica (Srivastava 1964). Ademais, a casca tem potencial  
30 energético e é utilizada para geração de calor e combustível no meio rural (Srivastava 1964;  
31 Vale *et al.* 2002). Mas, o que é casca, afinal?

32 *Casca* é um termo não-técnico usado livremente e, às vezes, de maneira inconsistente,  
33 mas que pode ser muito útil quando bem definido (Esau 1974; Evert 2006). O termo casca já  
34 teve várias definições e já foi utilizado como sinônimo tanto de floema secundário (veja  
35 revisão de Trockenbrodt 1990) quanto de ritidoma (veja a revisão de Junikka 1994). No

36 entanto, a definição mais aceita atualmente é que a casca reúne *todos os tecidos externos ao*  
37 *câmbio vascular* (Srivastava 1964; Esau 1974; Trockenbrodt 1990; Junikka 1994; Richter *et*  
38 *al.* 1996; Evert 2006; Lev-Yadun 2011; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013;  
39 Evert & Eichhorn 2013; Graves *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014; Pausas 2015; Angyalossy *et*  
40 *al.* 2016). Como o câmbio vascular é um meristema lateral que está presente apenas durante o  
41 crescimento secundário da planta (Evert 2006), alguns autores utilizam o termo casca apenas  
42 quando a planta está em crescimento secundário (Metcalf & Chalk 1979; Trockenbrodt  
43 1990; Richter *et al.* 1996). Contudo, é amplamente aceito que o termo casca pode ser utilizado  
44 tanto nas plantas em crescimento primário quanto nas plantas em crescimento secundário  
45 (Srivastava 1964; Esau 1974; Evert 2006; Lev-Yadun 2011; Evert & Eichhorn 2013), pois é  
46 conveniente tratar o floema (primário ou secundário) e todos os tecidos localizados ao seu  
47 exterior como uma unidade (Evert 2006). Dessa forma, a casca é formada por floema  
48 primário, córtex e epiderme nas plantas em crescimento primário e por floema secundário,  
49 tecidos primários, periderme e tecidos mortos externos à periderme nas plantas em  
50 crescimento secundário (Srivastava 1964; Esau 1974; Evert 2006; Evert & Eichhorn 2013).

51 Os diversos tecidos que compõe a casca conferem a ela múltiplas funções. Entre suas  
52 funções estão transporte de carboidratos, lipídios, proteínas, hormônios, estímulos florais,  
53 aminoácidos, ácidos orgânicos, ácidos nucléicos, macronutrientes, micronutrientes e água  
54 (Srivastava 1964; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013),  
55 armazenamento de compostos orgânicos, compostos inorgânicos, nutrientes e água  
56 (Srivastava 1964; Evert 2006; Mercadante-Simões *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014), suporte  
57 mecânico (Niklas 1999; Clair *et al.* 2018), fotossíntese (Pfanz & Aschan 2001), cicatrização  
58 após danos (Franceschi *et al.* 2005; Evert 2006; Romero & Bolker 2008) e proteção contra  
59 patogênicos, herbívoros e intempéries como o fogo (Gartner 1995; Franceschi *et al.* 2005;  
60 Evert 2006; Graves *et al.* 2014; Rosell *et al.* 2014). Contudo, para uma interpretação realística  
61 da função é necessário o conhecimento completo da estrutura (Evert 2006). Portanto,  
62 exploraremos mais a fundo a estrutura dos tecidos e células casca no próximo tópico desta  
63 revisão.

64

## 65 2. Anatomia da casca

66 A casca de plantas com crescimento secundário é composta principalmente pelo  
67 floema secundário e pela periderme, embora tecidos mortos externos à última periderme  
68 formada e tecidos primários remanescentes também possam estar presentes (Srivastava 1964;  
69 Esau 1974; Evert 2006). Os tecidos primários remanescentes na casca durante o crescimento  
70 secundário são o córtex e as fibras pericíclicas (Metcalf & Chalk 1979; Angyalossy *et al.*

71 2016). Embora o córtex possa realizar fotossíntese e armazenar e secretar substâncias em  
72 plantas com crescimento secundário (Kolarite *et al.* 2003; Angyalossy *et al.* 2016; Blagitz *et*  
73 *al.* 2019), pouco se sabe sobre a influência dos tecidos primários quando presentes na casca  
74 durante o crescimento secundário e poucos são os trabalhos que abordam esses tecidos na  
75 casca em crescimento secundário. Nesta revisão, abordaremos apenas os principais tecidos da  
76 casca, floema secundário e periderme, exclusivamente durante o crescimento secundário de  
77 angiospermas.

78 O termo *floema* é hoje amplamente aceito, sendo que o floema é considerado um único  
79 tecido composto por diversos tipos celulares, ou seja, um tecido complexo (Esau 1939; Zahur  
80 1959; Srivastava 1964; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013;  
81 Angyalossy *et al.* 2016). No entanto, muito antes de começarem os estudos estruturais em  
82 plantas, o floema era chamado de *Bast*. Com o tempo, a *Bast* foi dividida em duas regiões:  
83 *Hardbast*, composto por células com paredes celulares espessas, e *Weichbast* ou *Softbast*,  
84 composto por células com paredes celulares finas (Esau 1939; Esau 1969). Depois da  
85 descoberta dos elementos de tubo crivado por Hartig em 1837, o termo *Softbast* ficou  
86 obsoleto, pois reunia tanto elementos de tubos crivados quanto células de parênquima (Esau  
87 1939). Em 1858, Nägeli propôs a junção da *Hardbast* e da *Softbast* sob o termo *floema* e o  
88 reconheceu como um tecido complexo (Esau 1939; Esau 1969). Desde então, o conceito e a  
89 estrutura do floema foram gradualmente construídos (Zahur 1959), de modo que a estrutura  
90 dos tipos celulares do floema é relativamente bem conhecida (Srivastava 1964).

91 O floema secundário é derivado do câmbio vascular e composto, geralmente, por  
92 elementos de tubo crivado, células companheiras, células parenquimáticas e células  
93 esclerenquimáticas (Esau 1939; Zahur 1959; Srivastava 1964; Evert 2006; Appezzato-da-  
94 Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016). Os elementos de tubo crivado  
95 são células com áreas penetradas por poros pequenos (áreas crivadas) ou grandes (placas  
96 crivadas) na parede celular e têm função de realizar o transporte longitudinal de  
97 fotoassimilados e outras substâncias pelo corpo da planta (Srivastava 1964; Evert 2006;  
98 Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016). Quando se  
99 empilham, os elementos de tubo crivado formam séries verticais chamadas de tubos crivados  
100 (Esau 1974; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.*  
101 2016). As células companheiras são células parenquimáticas altamente especializadas e  
102 associadas ontogeneticamente ao elemento de tubo crivado, auxiliando-o na sua manutenção  
103 estrutural e fisiológica, bem como na sua função de transporte (Esau 1974; Esau 1969; Evert  
104 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016). Já as  
105 células parenquimáticas axiais e radiais têm função de armazenamento de substâncias como



106 amido, taninos e cristais (Esau 1974; Srivastava 1964; Esau 1969; Roth 1981; Evert 2006;  
107 Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013), podem participar do carregamento e do  
108 descarregamento de carboidratos nos elementos de tubo crivado (Taiz & Zeiger 2010) e dão  
109 origem ao felogênio (Evert 2006). Além disso, o parênquima radial tem função adicional de  
110 transporte radial de substâncias entre xilema e floema secundários (Evert 2006). As células do  
111 esclerênquima podem ser fibras, esclereides ou fibroesclereides que, geralmente, são mortas e  
112 lignificadas na maturidade e possuem função de suporte mecânico (Evert 2006; Angyalossy *et*  
113 *al.* 2016). Enquanto as fibras têm origem do câmbio vascular e são células longas e finas, as  
114 esclereides e fibroesclereides têm origem das células parenquimáticas e se distinguem por  
115 serem, respectivamente, curtas e longas, embora existam alguns relatos da diferenciação  
116 precoce de esclereides direto das derivadas do câmbio vascular (Esau 1969; Evert 2006;  
117 Angyalossy *et al.* 2016). Mesmo assim, usualmente, considera-se que as fibras se diferenciam  
118 logo no floema secundário condutor, mas as esclereides e fibroesclereides maturam no floema  
119 secundário não-condutor (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016).

120 O floema secundário se divide em condutor ou não-condutor, de acordo com o  
121 funcionamento dos elementos de tubo crivado. O floema secundário condutor é a região do  
122 floema secundário que em que os tubos crivados estão vivos e efetivamente transportando  
123 fotoassimilados (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016). Já o floema secundário não-condutor é  
124 a região do floema secundário onde os tubos crivados cessam sua condução e morrem, junto  
125 com as células companheiras (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016), podendo ambos  
126 colapsarem ou permanecerem abertos e cheios de gases (Esau 1974; Esau 1969; Evert 2006;  
127 Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Concomitante à perda de função dos tubos  
128 crivados, outras modificações começam a acontecer no floema secundário não-condutor,  
129 como a dilatação das células do parênquima para acompanhar o crescimento radial da madeira  
130 e a esclerificação das células do parênquima (Esau 1969; Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016).  
131 Ademais, partes mais velhas do floema secundário não-condutor, ou seja, as partes mais  
132 externas do floema secundário, são periodicamente eliminadas pela periderme (Srivastava  
133 1964; Esau 1974; Evert 2006).

134 A periderme é o sistema de revestimento secundário da planta, cuja principal função é  
135 a proteção da planta contra herbívoros, patógenos e intempéries (Evert 2006; Appezzato-da-  
136 Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Ela é composta pelo tecido meristemático chamado  
137 felogênio e seus tecidos derivados, o felema, derivado para o exterior, e a feloderme, derivada  
138 para o interior (Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013;  
139 Angyalossy *et al.* 2016). O felema, também conhecido como súber, é um tecido compacto e  
140 suas células se caracterizam por estarem mortas na maturidade, serem geralmente preenchidas

141 de ar ou taninos e possuem paredes suberizadas (Srivastava 1964; Esau 1974; Roth 1981;  
142 Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016), sendo  
143 o principal tecido que confere proteção à planta (Alonso & Machado 2008; Simon *et al.* 2009;  
144 Vergílio & Marcati 2017). Já a feloderme é um tecido formado tanto por células vivas, com  
145 funções de realizar fotossíntese, armazenar substâncias e retomar sua atividade meristemática  
146 dando origem a outro felogênio, quanto por células mortas e esclerificadas, que auxiliam no  
147 suporte mecânico da casca (Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-  
148 Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016). Ademais, em espécies nas quais o felema é pouco  
149 desenvolvido, a feloderme também pode participar da função de proteção (Roth 1981; Evert  
150 2006). A periderme ainda pode conter lenticelas, estruturas responsáveis pela aeração da  
151 planta, e acúleos, ambas estruturas derivadas de uma produção anormal de células pelo  
152 felogênio (Esau 1974; Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro  
153 2013; Angyalossy *et al.* 2016).

154 Periderme e ritidoma não são sinônimos, mas o ritidoma é uma consequência do  
155 desenvolvimento das peridermes. A primeira periderme formada, de origem epidérmica,  
156 subepidérmica, cortical, pericíclica ou do floema, é contínua por toda a circunferência da  
157 planta e pode ser a única periderme formada por toda a vida da planta (Srivastava 1964; Esau  
158 1969; Esau 1974; Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013).  
159 No entanto, a maioria das árvores formam diversas peridermes sequenciais, que aparecem  
160 internamente à primeira periderme e, geralmente, de maneira descontínua pela circunferência  
161 da planta (Srivastava 1964; Esau 1969; Esau 1974; Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-  
162 Glória & Carmello-Guerreiro 2013). Durante a formação das peridermes sucessivas pode  
163 ocorrer o isolamento de tecidos primários e secundários da planta entre estas peridermes,  
164 sendo que estes tecidos isolados morrem e se somam à função protetora do felema (Evert  
165 2006). O conjunto de todas as peridermes sucessivas e dos tecidos mortos entremeados nestas  
166 peridermes recebe o nome de ritidoma (Esau 1969; Esau 1974; Angyalossy *et al.* 2016).  
167 Consequentemente, cascas com uma única periderme não formam ritidoma (Roth 1981; Evert  
168 2006; Angyalossy *et al.* 2016). Historicamente, o ritidoma já foi chamado de *Borke*, sendo  
169 que o termo *ritidoma* foi introduzido por von Mohl em 1845 (Esau 1969).

170 A casca, portanto, é composta de diferentes tipos de células, sendo que algumas dessas  
171 células são derivadas do câmbio vascular e outras do felogênio (Srivastava 1964; Evert 2006;  
172 Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016). Devido à essa  
173 diversidade de células, bem como de funções atreladas à essas células, a casca é uma  
174 importante fonte de dados para vários tipos de estudos. A casca fornece dados para estudos  
175 taxonômicos (Roth 1981; Costa *et al.* 1997; Soffiatti & Angyalossy 1999; Junikka & Koek-

176 Noorman 2007; Kotina *et al.* 2012; Vergílio & Marcati 2017; Blagitz *et al.* 2019) e para  
177 estudos filogenéticos e evolutivos (Junikka & Koek-Noorman 2007; Kotina *et al.* 2012; Pace  
178 *et al.* 2015). Ademais, estudos comparativos da anatomia da casca oferecem dados  
179 importantes para traçar tendências ecológicas e entender a adaptação das espécies em  
180 diferentes ambientes (Schweingruber 2006; Blagitz 2017; Vergílio & Marcati 2017; Blagitz *et*  
181 *al.* 2019). Contudo, estudos de anatomia da casca com uma abordagem funcional ainda são  
182 raros e precisam ser melhor explorados, assim como estudos que comparam a anatomia da  
183 casca em caules e raízes, como será explorado mais à frente.

184

### 185 3. Estudos comparativos da anatomia da casca de caules e raízes

186 A casca está presente tanto em caules quanto em raízes (Srivastava 1964; Roth 1981;  
187 Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013; Angyalossy *et al.* 2016), mas  
188 são poucos os trabalhos que comparam as semelhanças e diferenças da anatomia da casca  
189 entre esses órgãos. Até hoje, em todo o mundo, menos de 50 espécies tiveram a anatomia da  
190 casca de caules e raízes comparada, provavelmente devido à dificuldade em obter amostras de  
191 raiz, principalmente em populações naturais (Vergílio *et al.* 2017; Jacobsen *et al.* 2018).  
192 Estudos em ambientes tropicais são tão raros quanto estudos em ambientes temperados e,  
193 como os resultados em ambos os ambientes são semelhantes, os abordaremos em conjunto.

194 No floema secundário foram estudadas variáveis qualitativas e quantitativas dos tubos  
195 crivados junto às células companheiras, das células do parênquima axial e radial e das células  
196 do esclerênquima. Quanto aos tubos crivados, ou seja, as células condutoras do floema  
197 secundário (Srivastava 1964; Evert 2006; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro 2013;  
198 Angyalossy *et al.* 2016), a quantidade de elementos de tubos crivados pode ser maior no caule  
199 (24 espécies em MacDaniels 1918), maior na raiz (*Viburnum lentago* em MacDaniels 1918)  
200 ou semelhante entre os órgãos (*Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017). Já o  
201 diâmetro dos tubos crivados pode ser maior no caule (*Goniothalamus* spp. em Blunden *et al.*  
202 1974; *Erythroxyllum campestre* e *E. tortuosum* em Alonso 2007; *Cytharexylum myrianthum*  
203 em Vergílio *et al.* 2017), maior na raiz (*Styrax camporum* em Machado *et al.* 2005;  
204 *Erythroxyllum nanum* em Alonso 2007; *Populus trichocarpa* em Jacobsen *et al.* 2018) ou  
205 semelhante entre os órgãos (*Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Brosimum gaudichaudii*  
206 em Palhares *et al.* 2007; *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.* 2018). O comprimento dos tubos  
207 crivados também pode diferir, sendo maior no caule (*Styrax camporum* em Machado *et al.*  
208 2005; *Erythroxyllum tortuosum* em Alonso 2007), maior na raiz (*Erythroxyllum campestre* e *E.*  
209 *nanum* em Alonso 2007; *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.* 2018) ou semelhantes entre os  
210 órgãos (*Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et al.*

211 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017). As características qualitativas dos  
212 tubos crivados são semelhantes quando comparados caules e raízes para a maioria das  
213 espécies (25 espécies em MacDaniels 1918; *Goniothalamus* spp. em Blunden *et al.* 1974;  
214 *Quercus robur* em Trockenbrodt; *Erythroxylum* spp. em Alonso 2007; *Brosimum*  
215 *gaudichaudii* em Palhares *et al.* 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017;  
216 *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.* 2018), exceto em *Styrax camporum* que apresenta placas  
217 crivadas compostas no caule e placas crivadas simples na raiz (Machado *et al.* 2005).  
218 Portanto, a maioria das espécies apresentam características qualitativas semelhantes entre os  
219 órgãos, mas as características quantitativas dos tubos crivados parecem depender mais da  
220 espécie que do órgão e a grande variedade de resultados evidencia que cada espécie possui a  
221 sua própria estratégia para condução de fotoassimilados.

222 Em relação às células de parênquima, que são responsáveis pelo armazenamento de  
223 substâncias (Srivastava 1964; Esau 1969; Roth 1981; Evert 2006; Appezzato-da-Glória &  
224 Carmello-Guerreiro 2013), o parênquima axial pode estar em maior quantidade no caule  
225 (*Viburnum lentago* em MacDaniels 1918; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017)  
226 ou na raiz (24 espécies em MacDaniels 1918). Já o parênquima radial (ou raio), que possui  
227 funções tanto de armazenamento quanto de condução radial de nutrientes (Evert 2006), pode  
228 ter altura maior no caule (*Erythroxylum campestre* e *E. tortuosum* em Alonso 2007;  
229 *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.* 2018), maior na raiz (*Styrax camporum* em Machado *et al.*  
230 2005; *Erythroxylum nanum* em Alonso 2007) ou semelhante entre os órgãos (*Cytharexylum*  
231 *myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017). O raio também pode ter frequência maior no caule  
232 (*Erythroxylum campestre* e *E. nanum* em Alonso 2007) ou semelhante entre os órgãos  
233 (*Erythroxylum tortuosum* em Alonso 2007; *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.* 2018). As  
234 características qualitativas das células de parênquima são semelhantes entre caules e raízes  
235 para a maioria das espécies (25 espécies em MacDaniels 1918; *Goniothalamus macrophyllus*  
236 e *G. malayanus* em Blunden *et al.* 1974; *Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Styrax*  
237 *camporum* em Machado *et al.* 2005; *Erythroxylum* spp. em Alonso 2007; *Brosimum*  
238 *gaudichaudii* em Palhares *et al.* 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017),  
239 com exceção de *Goniothalamus andersonii*, cuja esclerificação está presente no caule e  
240 ausente na raiz (Blunden *et al.*, 1974), e de *Jacaranda ulei*, cuja dilatação de raios está  
241 ausente no caule e presente na raiz (Miranda *et al.* 2018). Da mesma forma que os tubos  
242 crivados, a maioria das espécies apresentam características qualitativas semelhantes entre os  
243 órgãos, contudo, as características quantitativas das células de parênquima parecem variar  
244 mais quanto à espécie do que quanto ao órgão, evidenciando que cada espécie tem sua própria  
245 estratégia quanto ao armazenamento e transporte radial de substâncias.

246 Considerando as células do esclerênquima, ou seja, as células que conferem suporte  
247 mecânico (Evert 2006; Angyalossy *et al.* 2016), sua quantidade é maior no caule para a  
248 maioria das espécies estudadas (24 espécies em MacDaniels 1918; *Quercus robur* em  
249 Trockenbrodt 1995; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017), exceto *Viburnum*  
250 *lentago* que apresenta maior quantidade de esclerênquima na raiz (MacDaniels 1918).  
251 Contudo, as com paredes celulares são mais grossas na raiz (*Erythroxylum* spp. em Alonso  
252 2007) ou semelhante entre os órgãos (*Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.* 2017). As  
253 características qualitativas das células de esclerênquima são semelhantes entre caules e raízes  
254 na maioria das espécies (25 espécies em MacDaniels 1918; *Goniothalamus* spp. em Blunden  
255 *et al.* 1974; *Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Erythroxylum* spp. em Alonso 2007;  
256 *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et al.* 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.*  
257 2017), exceto *Styrax camporum* (Machado *et al.* 2005) e *Jacaranda ulei* (Miranda *et al.* 2018)  
258 que apresentam esclerênquima em grupos no caule e em faixas na raiz. Sendo assim, as  
259 células de esclerênquima, da mesma forma que os tubos crivados e as células de parênquima,  
260 apresentam características qualitativas semelhantes entre os órgãos, entretanto, as  
261 características quantitativas diferem mais quanto à espécie do que quanto ao órgão, sendo que  
262 cada espécie tem a sua própria estratégia de suporte na casca de cada órgão.

263 Na periderme, os poucos trabalhos encontrados estudaram características qualitativas e  
264 quantitativas tanto do felema e da feloderme quanto da periderme como um todo, além da  
265 presença ou ausência das lenticelas. O felema apresenta maior número de camadas de células  
266 no caule da maioria das espécies estudadas (*Goniothalamus* spp. em Blunden *et al.* 1974;  
267 *Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Styrax camporum* em Machado *et al.* 2005), mas para  
268 *Brosimum gaudichaudii* não houve diferença no número de camadas de células do felema do  
269 caule e da raiz (Palhares *et al.* 2007). Também são relatadas diferenças qualitativas nas  
270 células do felema, como em *Styrax camporum* (Machado *et al.* 2005), *Erythroxylum*  
271 *campestre* e *E. nanum* (Alonso 2007), nos quais o felema do caule apresenta todas as células  
272 com paredes espessadas em U, enquanto o felema da raiz apresenta células de paredes finas.  
273 Já em *Goniothalamus* spp., as células do felema apresentam diferentes espessamentos tanto  
274 no mesmo órgão, quanto entre os órgãos (Blunden *et al.* 1974), descritos a seguir. Em *G.*  
275 *malayanus*, o felema do caule apresenta células de paredes espessadas em U misturadas com  
276 células de paredes finas, sendo que o felema da raiz apresenta todas as células com paredes  
277 finas (Blunden *et al.* 1974). No entanto, em *G. macrophyllus* o felema do caule apresenta  
278 todas as células com paredes espessadas em U, mas o felema da raiz apresenta células com  
279 paredes espessadas em U misturadas com células de espessamento uniforme (Blunden *et al.*  
280 1974). As demais espécies relatadas na literatura não apresentam diferenças morfológicas no

281 felema (*Goniothalamus andersonii* em Blunden *et al.* 1974; *Brosimum gaudichaudii* em  
282 Palhares *et al.* 2007). Portanto, de um modo geral, a maioria das espécies apresenta maior  
283 número de camadas de células no felema do caule, sendo que essas células também têm  
284 espessamento em U, características que são interpretadas pelos autores dos trabalhos como  
285 maior proteção para o caule (Machado *et al.* 2005; Alonso 2007) e podem ser utilizadas para  
286 diferenciar os órgãos (Blunden *et al.* 1974; Trockenbrodt 1995).

287 Em relação à feloderme, embora tenham sido observadas mais camadas de células no  
288 caule em *Erythroxylum* spp. (Alonso 2007), não foram observadas ou relatadas diferenças na  
289 feloderme entre os órgãos para a maioria das espécies presentes na literatura (*Goniothalamus*  
290 spp. em Blunden *et al.* 1974; *Quercus robur* em Trockenbrodt 1995; *Styrax camporum* em  
291 Machado *et al.* 2005; *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et al.* 2007). Dessa forma, de um  
292 modo geral, a feloderme não apresenta estratégias relacionadas ao órgão.

293 Considerando a periderme como um todo, os poucos estudos publicados mostraram  
294 maior espessura na periderme do caule em *Erythroxylum* spp. (Alonso 2007) e maior número  
295 de peridermes no ritidoma do caule em *Styrax camporum* (Machado *et al.* 2005) e  
296 *Erythroxylum tortuosum* (Alonso 2007), quando comparados à periderme e ritidoma da raiz.  
297 Como estas espécies ocorrem no Cerrado, os autores interpretaram suas características como  
298 proteção do caule contra às altas temperaturas do fogo (Machado *et al.* 2005; Alonso 2007).

299 Lenticelas foram observadas tanto no caule quanto na raiz em *Erythroxylum nanum* e  
300 *E. campestre* (Alonso 2007). Contudo, em *Erythroxylum tortuosum* (Alonso 2007) e *Styrax*  
301 *camporum* (Machado *et al.* 2005) as lenticelas foram observadas apenas no caule. Segundo  
302 Machado *et al.* (2005), a ausência da lenticela na raiz pode ser compensada por outra  
303 estrutura, como os grandes espaços intercelulares encontrados no parênquima da raiz de  
304 *Styrax camporum*. Não foram relatadas lenticelas nas demais espécies encontradas na  
305 literatura (*Goniothalamus* spp. em Blunden *et al.* 1974; *Quercus robur* em Trockenbrodt  
306 1995; *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et al.* 2007).

307

#### 308 **4. Espessura, densidade e química da casca de caules e raízes**

309 A espessura é o principal traço funcional da casca (Pinard & Huffman 1997; Bauer *et*  
310 *al.* 2010; Lawes *et al.* 2011; Brando *et al.* 2012). Traços funcionais são quaisquer  
311 características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, estruturais, fenológicas ou  
312 comportamentais de um organismo que impactem seu crescimento, reprodução e  
313 sobrevivência (Violle *et al.* 2007; Díaz *et al.* 2013; Laureto *et al.* 2015), sendo utilizados para  
314 compreender as adaptações da planta ao ambiente. Em ambientes propensos ao fogo, como o  
315 nosso ambiente de estudo, é amplamente aceito que espessura da casca total é a característica

316 que melhor contribui para resistência da planta ao fogo (Pinard & Huffman 1997; Lawes *et al.*  
317 2011; Brando *et al.* 2012), sendo que cascas espessas fornecem isolamento térmico ao câmbio  
318 vascular (Spalt & Reifsnyder 1962; Bauer *et al.* 2010; Lawes *et al.* 2011; Brando *et al.* 2012)  
319 e garantem a sobrevivência da planta às queimadas. Contudo, trabalhos mais recentes que  
320 separaram a casca, sob perspectiva funcional, em casca interna (todos os tecidos internos ao  
321 último felogênio formado) e casca externa (todos os tecidos externos ao último felogênio  
322 formado) observaram que a proteção contra o fogo não é dada pela casca total, mas pela casca  
323 externa (Graves *et al.* 2014; Rosell 2016). Ao investigar as funções da casca interna e da  
324 casca externa, Rosell (2016) conclui que a casca interna reflete funções como transporte de  
325 fotoassimilados e armazenamento de substâncias, enquanto a casca externa reflete a função de  
326 proteção da planta.

327       Trabalhos que compararam espessura da casca em caules e raízes são raros e o único  
328 encontrado foi o de Graves *et al.* (2014), no qual os autores estudaram a casca de caules e  
329 raízes tanto de *Quercus hemisphaerica* quanto de *Q. nigra* em ambiente com baixa incidência  
330 de fogo. Os autores observaram que a espessura da casca interna foi semelhante entre os  
331 órgãos, mas a espessura da casca externa foi maior no caule do que na raiz. Frente a esses  
332 resultados, Graves *et al.* (2014) sugerem que a planta aloca mais recursos para a construção de  
333 uma casca externa mais espessa no caule, região da planta exposta ao fogo, do que na raiz,  
334 região protegida do fogo.

335       A densidade é o segundo traço funcional mais estudado da casca, depois da espessura.  
336 A densidade da casca é, geralmente, estudada em relação à resistência da planta ao fogo,  
337 sendo que a diminuição na densidade da casca indica o aumento na resistência ao fogo  
338 (Hengst & Dawson 1994; Bauer *et al.* 2010). Contudo, a densidade já foi relacionada com  
339 outras funções da casca, além da resistência ao fogo. Estudos mostraram que a densidade se  
340 relaciona positivamente com as características mecânicas da casca, como o módulo de flexão  
341 (Rosell *et al.* 2014), mas negativamente com a espessura da casca (Hengst & Dawson 1994;  
342 Rosell *et al.* 2014) e com a quantidade de água da casca (Poorter *et al.* 2014; Rosell *et al.*  
343 2014). Considerando estas três relações, Rosell *et al.* (2014) concluíram que mecânica,  
344 proteção e armazenamento de água são todas funções interligadas com densidade de casca.  
345 Não encontramos trabalhos que compararam a densidade da casca de caules e raízes.

346       A casca interna armazena grandes quantidades de substâncias químicas, uma das  
347 razões do uso medicinal da casca (Angyalossy *et al.* 2016). *Armazenamento* é definido como  
348 um acúmulo de recursos na planta que podem ser mobilizados no futuro para apoiar a  
349 biossíntese, para o crescimento, ou para outras funções da planta (Chapin *et al.* 1990).  
350 Diversas substâncias como cálcio, fósforo, nitrogênio, potássio, magnésio, ferro, alumínio,

351 sódio, manganês, fosfatos, sulfatos, cloretos, carboidratos, lipídeos, proteínas, ácidos graxos,  
352 óleos, resinas, mucilagens, látex, pectinas, taninos, alcaloides, flavonoides, terpenoides, entre  
353 outros, são armazenados na casca (Srivastava 1964; Palhares *et al.* 2007; Mercadante-Simões  
354 *et al.* 2014; Angyalossy *et al.* 2016; Vergílio & Marcati 2017; Blagitz *et al.* 2019). Uma das  
355 principais substâncias armazenadas são os cristais (Angyalossy *et al.* 2016) que, além de  
356 serem uma reserva do mineral cálcio (Srivastava 1964), têm funções importantes na defesa  
357 contra herbívoros, na rigidez e suporte dos tecidos, na desintoxicação de metais pesados e no  
358 balanço de íons celulares (Franceschi *et al.* 2005; Angyalossy *et al.* 2016). Ademais, grandes  
359 quantidades de água e de carboidratos, como o amido, são armazenadas na casca e estão  
360 sujeitas a flutuações sazonais (Srivastava 1964; Chapin *et al.* 1990; Angyalossy *et al.* 2016).  
361 Ao compararem a quantidade de carboidratos nas estações seca e chuvosa, Würth *et al.* (2005)  
362 encontraram que a quantidade de carboidratos é sempre menor na estação chuvosa, discutindo  
363 que a diminuição das reservas de carboidratos seria decorrente da sua utilização para o  
364 crescimento da planta que ocorre nesta estação. Além das flutuações sazonais, o  
365 armazenamento de substâncias pode variar entre os órgãos, dependendo do ambiente.  
366 Ambientes não-propensos ao fogo armazenam substâncias no caule, enquanto ambientes  
367 propensos ao fogo armazenam substâncias na raiz, região protegida do fogo (Chapin *et al.*  
368 1990; Gignoux *et al.* 2016). O armazenamento de carboidratos na raiz é uma adaptação das  
369 plantas em ambientes propensos ao fogo, como o Cerrado, e será abordado no próximo tópico.

370

## 371 5. Cerrado

372 O Cerrado é considerado o ambiente savânico com a maior biodiversidade de plantas  
373 do mundo (Forzza *et al.* 2012). Sua flora é estimada em mais de 12 mil espécies de plantas  
374 terrestres, das quais mais de 4 mil são endêmicas (Myers *et al.* 2000; Forzza *et al.* 2012). As  
375 plantas do Cerrado incluem os hábitos de árvores, arbustos, lianas e herbáceas e estão  
376 distribuídas em aproximadamente 90 famílias, sendo Leguminosae, Malpighiaceae,  
377 Myrtaceae, Melastomataceae, Rubiaceae e Vochysiaceae as mais representativas (Oliveira &  
378 Marquis 2002). Contudo, essa grande riqueza biológica está ameaçada pela ocupação humana  
379 (Oliveira & Marquis 2002; MMA 2015). Estima-se que seu território de 2.039.386 km<sup>2</sup>, isto  
380 é, quase 25% do território nacional, já perdeu 49% de sua vegetação original (MMA 2015).  
381 Somente 9% da área total do Cerrado é protegida por unidades de conservação, sendo 3% na  
382 forma de unidades de conservação de proteção integral, como parques nacionais (MMA  
383 2015). Devido a essa elevada biodiversidade e endemismo, mas excepcional perda de habitat,  
384 o Cerrado é considerado um dos 25 *hotspots* globais de biodiversidade, ou seja, um dos  
385 ambientes mais ricos e ameaçados do planeta (Myers *et al.* 2000; Oliveira & Marquis 2002;



386 Forzza *et al.* 2012).

387 Embora seja considerada uma savana, o Cerrado é um domínio fitogeográfico que  
388 inclui um mosaico de vegetações savânicas, campestres e florestais, dentre elas o cerrado  
389 *sensu stricto* (Oliveira & Marquis 2002; Batalha 2011). O cerrado *sensu stricto* é uma das  
390 formações savânicas do Cerrado, caracterizado por um estrato herbáceo quase contínuo que é  
391 interrompido por arbustos e árvores em diferentes densidades (Batalha 2011). As árvores são  
392 baixas (3-8 metros), inclinadas, tortuosas, com ramificações irregulares e retorcidas, além de  
393 folhas rígidas e coriáceas (Oliveira & Marquis 2002; Ribeiro & Walter 2008). Os solos são  
394 ácidos, com alto teor de alumínio, carência de fósforo, nitrogênio, potássio, cálcio e magnésio  
395 e de baixo a médio teor de matéria orgânica (Oliveira & Marquis 2002; Ribeiro & Walter  
396 2008). O clima é subtropical marcado por forte sazonalidade, com 4-5 meses de estação seca  
397 (Oliveira & Marquis 2002). Durante a estação seca, as plantas herbáceas morrem e secam,  
398 sendo o principal combustível para o fogo natural (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis 2002).  
399 O fogo natural do cerrado é rápido e superficial, com temperaturas que podem chegar até  
400 800°C acima do solo, mas que não incrementam mais de 3°C na temperatura abaixo do solo  
401 (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis 2002). O fogo do cerrado tem notável ação  
402 transformadora na fisionomia e na estrutura da vegetação (Coutinho 2002).

403 As plantas lenhosas sobrevivem ao fogo do cerrado por meio de diversas adaptações,  
404 como casca espessa e reserva de carboidratos (Miranda & Sato 2005; Gignoux *et al.* 2016). A  
405 casca [externa] espessa é um isolante térmico que impede que as altas temperaturas do fogo  
406 atinjam e danifiquem o câmbio vascular (Coutinho 2002; Oliveira & Marquis 2002). Estudos  
407 experimentais mostraram que cascas com mais de 17-18 mm indicam que a planta é resistente  
408 ao fogo e cascas com menos de 5 mm indicam que a planta é sensível ao fogo (Pinard &  
409 Huffman 1997; Brando *et al.* 2012). Quando a casca do caule não é espessa o suficiente para  
410 proteger o câmbio vascular das altas temperatura do fogo, os órgãos aéreos da planta morrem.  
411 No entanto, como o solo é eficiente isolante térmico que protege as raízes das plantas das altas  
412 temperaturas do fogo, as plantas que perderam seus órgãos aéreos utilizam os carboidratos  
413 armazenados em suas raízes para rebrotar vigorosamente (Chapin *et al.* 1990; Coutinho 2002;  
414 Oliveira & Marquis 2002). Portanto, as plantas do cerrado parecem ter adaptações diferentes  
415 em seus órgãos, a saber, casca espessa no caule e reserva de carboidratos na raiz, embora  
416 pouco se saiba se essa maior reserva de carboidratos também ocorre na casca da raiz.

1 **Objetivo e Expectativas**

2 Visando compreender a função da casca em caules e raízes em espécies do cerrado  
3 paulista, nosso objetivo foi comparar a casca do caule com a casca da raiz. Nesta tese,  
4 testamos as seguintes expectativas:

5 **(1)** o floema secundário do caule tem função de suporte, com (a) estruturalmente mais células  
6 esclerenquimáticas (fibras e esclereides) e (b) maior densidade, comparada ao floema  
7 secundário da raiz;

8 **(2)** o floema secundário da raiz tem função de armazenamento de substâncias, com (a)  
9 estruturalmente mais células parenquimáticas e (b) quimicamente maior quantidade de  
10 água e/ou nitrogênio e/ou fósforo e/ou carboidratos (amido e açúcares solúveis) e (c)  
11 menor densidade, comparada ao floema secundário do caule;

12 **(3)** o floema secundário da raiz apresenta maior eficiência na condução de fotoassimilados,  
13 com (a) estruturalmente maior espessura de floema secundário condutor e (b) elementos  
14 de tubo crivado com maior diâmetro e menor comprimento, comparado ao floema  
15 secundário do caule;

16 **(4)** a periderme do caule tem função de proteção, com (a) estruturalmente maior espessura e  
17 (b) menor densidade, comparada à periderme da raiz;

18 **(5)** devido às características supracitadas, a casca do caule apresenta maior alocação de  
19 recursos, ou seja, maior quantidade de carbono estrutural, que casca da raiz.

1 **Referências Bibliográficas**

- 2 Alonso AA. 2007. Estrutura do sistema subterrâneo e da casca da raiz e caule de três espécies  
3 de *Erythroxylum* P. Browne do cerrado. Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências  
4 de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.
- 5 Alonso AA & Machado SR. 2008. Stem protective tissue in *Erythroxylum tortuosum*  
6 (*Erythroxylaceae*), a fire tolerant species from cerrado. *IAWA J.* 29: 69--77. doi:  
7 10.1163/22941932-90000171
- 8 Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens F,  
9 Mazzoni-Viveiros SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L,  
10 Nicolaeva N & Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA J.* 37: 517--  
11 615. doi:10.1163/22941932-20160151
- 12 Appezzato-Da-Gloria B. & Carmello-Guerreiro SM. 2013. Anatomia Vegetal, 3rd edn.  
13 Editora UFV, Viçosa.
- 14 Ayensu ES. 1972. Morphology and anatomy of *Synsepalum dulcificum* (Sapotaceae). *Bot. J.*  
15 *Linn Soc*, 65: 179-187. doi: 10.1111/j.1095-8339.1972.tb00932.x
- 16 Batalha MA. 2011. O cerrado não é um bioma. *Biota Neotrop.* 11: 21--24. doi:  
17 10.1590/S1676-06032011000100001
- 18 Bauer G, Speck T, Blömer J, Bertling J & Speck O. 2010. Insulation capability of the bark of  
19 trees with different fire adaptation. *J. Mater. Sci.* 45: 5950--5959. doi: 10.1007/s10853-  
20 010-4680-4
- 21 Blagitz M. 2017. Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e  
22 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorrem em Cerrado e  
23 Mata Atlântica. Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências de Botucatu,  
24 Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.
- 25 Blagitz M, Machado SR & Marcati CR. 2019. Savanna trees do not have thicker outer bark  
26 than forest trees of two tropical species. *Flora* 251: 20--31. doi:  
27 10.1016/j.flora.2018.12.003
- 28 Bloom AJ, Chapin FS & Mooney HA. 1985. Resource limitation in plants - an economic  
29 analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363--392. doi: 10.1146/annurev.es.16.110185.002051
- 30 Blunden G, Kyi A & Jewers K. 1974. The comparative stem and root anatomy of  
31 *Goniothalamus andersonii*, *G. macrophyllus*, *G. malayanus* and *G. velutinus* (Annonaceae)  
32 from the peat swamps of Sarawak. *Bot. J. Linn. Soc.* 68: 209--225. doi: 10.1111/j.1095-  
33 8339.1974.tb01759.x
- 34 Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, Bolker B, Christman MC, Coe M & Putz FE. 2012 Fire-  
35 induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood

- 36 density and fire behavior. *Glob. Change Biol.* 18: 630--641. doi:10.1111/j.1365-  
37 2486.2011.02533.x
- 38 Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants.  
39 *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423--447. doi: 10.1146/annurev.es.21.110190.002231
- 40 Chelle M. 2005. Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it?  
41 How to model it? What for? *New Phytol.* 166: 781--790. doi: 10.1111/j.1469-  
42 8137.2005.01350.x
- 43 Clair B, Ghislain B, Prunier J, Lehnebach R, Beauchêne J & Alméras T. 2018. Mechanical  
44 contribution of secondary phloem to postural control in trees: the bark side of the force.  
45 *New Phytol.* 221: 209--217. doi: 10.1111/nph.15375
- 46 Costa CG, Coradin VTR, Czarneski CM & Pereira BAS. 1997. Bark anatomy of arborescet  
47 leguminosae of cerrado and gallery forest of central Brazil. *IAWA Journal* 18: 385--399.  
48 doi:10.1163/22941932-90001504
- 49 Coutinho LM. 2002. O bioma do cerrado. In: AL Klein (org.), Eugen Warming e o cerrado  
50 brasileiro: 77--92. UNESP, Imprensa Oficial do Estado, São Paulo.
- 51 Dell B, Jones S & Wilson SA. 1987. Phosphorus nutrition of jarrah (*Eucalyptus marginata*)  
52 seedlings - Use of bark for diagnosing phosphorus deficiency. *Plant Soil* 97: 369--379.
- 53 Dias JE & Laureano LC. 2009. Farmacopéia Popular do Cerrado. Articulação Pacari  
54 (Associação Pacari), Goiás.
- 55 Díaz S, Purvis A, Cornelissen JHC, Mace GM, Donoghue MJ, Ewers RM, Jordano P &  
56 Pearse WD. 2013 Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service  
57 vulnerability. *Ecol. Evol.* 3: 2958--2975. doi: 10.1002/ece3.601
- 58 Esau K. 1939. Development and structure of the phloem tissue. *Bot. Rev.* 5: 373--432. doi:  
59 10.1007/BF02878295
- 60 Esau K. 1974. Anatomia das plantas com sementes. Edgard Blucher, São Paulo.
- 61 Esau K. 1969. The phloem. Gebrüder Bornstraeger, Berlin.
- 62 Evert RF. 2006. Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body:  
63 Their Structure, Function and Development, 3rd edn. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken,  
64 New Jersey.
- 65 Evert RF & Eichhorn SE. 2013. Raven Biology of Plants, 8th edn. W.H. Freeman/Palgrave  
66 Macmillan.
- 67 Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos DAL, Carvalho Jr AA, Coelho MAN,  
68 Costa AF, Costa DP, Hopkins MG, Leitman PM, Lohmann LG, Lughadha EN, Maia LC,  
69 Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza  
70 S, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT & Zappi DC. 2012. New Brazilian

- 71 floristic list highlights conservation challenges. *BioScience* 62: 39--45. doi:  
72 10.1525/bio.2012.62.1.8
- 73 Franceschi VR, Krokene P, Christiansen E & Krekling T. 2005. Anatomical and chemical  
74 defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytol.* 167: 353--376.  
75 doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x
- 76 Gartner BL. 1995. *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press: San  
77 Diego
- 78 Gignoux J, Konaté S, Lahoreau G, Le Roux X & Simioni G. 2016. Allocation strategies of  
79 savanna and forest tree seedlings in response to fire and shading: outcomes of a field  
80 experiment. *Sci. Rep.* 6: 38838. doi: 10.1038/srep38838
- 81 Graves SJ, Rifai SW & Putz FE. 2014 Outer bark thickness decreases more with height on  
82 stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *Am. J.*  
83 *Bot.* 101: 2183-2188. doi: 10.3732/ajb.1400412
- 84 Gurevitch J, Scheiner SM & Fox GA. 2009. *Ecologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed.
- 85 Hengst GE & Dawson JO. 1994. Bark properties and fire resistance of selected tree species  
86 from the central hardwood region of North America. *Canadian Journal of Forest Research*,  
87 24: 688--696. doi: 10.1139/x94-092
- 88 Hölttä T, Mencuccini M & Nikinmaa E. 2009. Linking phloem function to structure: Analysis  
89 with a coupled xylem–phloem transport model. *J. Theor Biol* 259: 325--337. doi:  
90 10.1016/j.jtbi.2009.03.039
- 91 Jacobsen AL, Valdovinos-Ayala J, Rodriguez-Zaccaro FD, Hill-Crim MA, Percolla MI &  
92 Venturas MD. 2018. Intra-organismal variation in the structure of plant vascular transport  
93 tissues in poplar trees. *Trees*, 32: 1335--1346. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1714-z>
- 94 Junikka L. 1994. Survey of English macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* 15: 3--45.  
95 doi: 10.1163/22941932-90001338
- 96 Junikka L & Koek-Noorman J. 2007. Anatomical structure of barks in neotropical genera of  
97 Annonaceae. *Annales Botanici Fennici* 44: 79--132.
- 98 Kolalite MR, Schmitt U, Richter HG & Oskolski AA. 2003. Bark anatomy and intercellular  
99 canals in the stem of *Delarbreia paradoxa* (Araliaceae). *IAWA Journal* 24: 139--154. doi:  
100 10.1163/22941932-90000327
- 101 Kotina EL, van Wyk B-E, Tilney PM & Oskolski AA. 2012. The systematic significance of  
102 bark structure in southern African genera of tribe Heteromorphae (Apiaceae). *Bot. J.*  
103 *Linn. Soc.* 169: 677--691. doi: 10.1016/j.sajb.2018.02.003
- 104 Laureto LMO, Cianciaruso MV & Samia DSM. 2015. Functional diversity: an overview of its  
105 history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13: 112--116. doi:

- 106 10.1016/j.ncon.2015.11.001
- 107 Lawes MJ, Richards A, Dathe J & Midgley JJ. 2011. Bark thickness determines fire resistance  
108 of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*  
109 212: 2057—2069. doi: 10.1007/s11258-011-9954-7
- 110 Lev-Yadun S. 2011. Bark. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd,  
111 Chichester. doi: 10.1002/9780470015902.a0002078.pub2
- 112 MacDaniels LH. 1918. The histology of the phloem in certain woody angiosperms. *Am. J.*  
113 *Bot.* 5: 347--378. doi:10.2307/2435141
- 114 Machado SR, Marcati CR, Morretes BL & Angyalossy V. 2005. Comparative bark anatomy  
115 of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA J.* 26: 477--487. doi:  
116 10.1163/22941932-90000129
- 117 Martin AR, Erickson DL, Kress WJ & Thomas SC. 2014. Wood nitrogen concentrations in  
118 tropical trees: Phylogenetic patterns and ecological correlates. *New Phytol.* 204: 1--11. doi:  
119 10.1111/nph.12943
- 120 Mercadante-Simões MO, Mazzottini-dos-Santos HC, Nery LA, Ferreira PRB, Ribeiro LM,  
121 Royo VA & Oliveira DA. 2014. Structure, histochemistry and phytochemical profile of the  
122 bark of the sobol and aerial stem of *Tontelea micrantha* (Celastraceae - Hippocrateoideae).  
123 *An. Acad. Bras. Ciênc.* 86: 1167--1179. doi: 10.1590/0001-3765201420130105
- 124 Metcalfe CR & Chalk L. 1979 *Anatomy of Dicotyledonous*, Vol. 1 Systematic Anatomy of  
125 the Leaf and Stem, 2nd edn, Oxford University Press, New York.
- 126 Miranda HD & Sato MN. 2005. Efeitos do fogo na vegetação lenhosa do Cerrado. In: A  
127 Scariot, JC Sousa-Silva, JM Felfili (org.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e*  
128 *Conservação*: 95--105. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- 129 Miranda TD, Palhares D, Cury NF, Pereira LAR & Silveira CES. 2018. Comparative wood  
130 and bark anatomy of stem, root and xylopodium of *Jacaranda ulei* (Bignoniaceae).  
131 *Balduinia* 64: 01--18. doi: 10.5902/23581980321
- 132 MMA - Ministério do Meio Ambiente. 2015. Monitoramento do desmatamento nos biomas  
133 brasileiros por satélite, Cerrado 2010-2011. MMA, Brasília.
- 134 Moore PD. 2008. *Tropical forests*. Facts On File, New York.
- 135 Myers N, Mittermeyer RA, Mittermeyer CG, Fonseca GAB & Kent J. 2000. Biodiversity  
136 hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853--858. doi:10.1038/35002501
- 137 Niklas KJ. 1999. The mechanical role of bark. *Am. J. Bot.* 86: 465--469. doi:  
138 10.2307/2656806
- 139 Oliveira OS & Marquis RJ. 2002. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a*  
140 *neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.

- 141 Pace MR, Alcantara S, Lohmann LG & Angyalossy V. 2015 Secondary phloem diversity and  
142 evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Annals of Botany* 116: 333--358. doi:  
143 10.1093/aob/mcv106.
- 144 Palhares D, de Paula JE, Pereira LAR & Silveira CES. 2007. Comparative anatomy of the  
145 bark of stems, roots and xylopodia of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA J.* 28:  
146 315--324. doi:10.1163/22941932-90001643
- 147 Pausas JG & Keeley JE. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone  
148 ecosystems. *New Phytol.* 204: 55--65. doi: 10.1111/nph.12921
- 149 Pfanz H & Aschan G. 2001. The existence of bark and stem photosynthesis in woody plants  
150 and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological  
151 approach. *Progress in Botany* 62: 477--510. doi: 10.1007/978-3-642-56849-7\_19
- 152 Pinard MA & Huffman J. 1997. Fire resistance and bark properties of trees in a seasonally dry  
153 forest in eastern Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 13: 727--740. doi: 10.1017/S0266467400010890
- 154 Poorter L, Mcneil A, Hurtado VH, Prins HHT & Putz FE. 2014. Bark traits and life-history  
155 strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology*, 28: 232--242. doi:  
156 10.1111/1365-2435.12158
- 157 Ribeiro JF & Walter BMT. 2008. As Principais Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SM  
158 Sano, SP Almeida & JF Ribeiro (eds), *Cerrado: ecologia e flora*: 151--212. Embrapa  
159 Informação Tecnológica, Brasília.
- 160 Richter HG, Mazzoni-Viveiros SC, Alves ES, Luchi AE & Costa CG. 1996. Padronização de  
161 critérios para a descrição anatômica da casca: lista de características e glossário de termos,  
162 16. Série Registros, São Paulo.
- 163 Romero C, Bolker BM. 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to  
164 stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Can. J. For. Res.* 38: 611--  
165 618. doi: 10.1139/X07-205
- 166 Rosell JA, Gleason S, Méndez-Alonzo R, Chang Y & Westoby M. 2014. Bark functional  
167 ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination and environment producing bark  
168 diversity. *New Phytol.* 201: 486--497. doi: 10.1111/nph.12541
- 169 Rosell JA. 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New Phytol.* 211:  
170 90--102. doi: 10.1111/nph.13889
- 171 Roth I. 1981. *Structural patterns of tropical barks*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- 172 Schweingruber FH. 2006. Anatomical characteristics and ecological trends in the xylem and  
173 795 phloem of Brassicaceae and Resedaceae. *IAWA Journal* 27: 419--442. doi:  
174 10.1163/22941932-90000164
- 175 Simon MF, Grether R, Queiroz LP, Skema C, Pennington RT & Hughes CE. 2009. Recent

- 176 assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of  
177 adaptations to fire. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 106: 20359--20364. doi:  
178 10.1073/pnas.0903410106
- 179 Soffiatti P & Angyalossy V. 1999. Estudo anatômico comparativo do lenho e da casca de  
180 duas espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). Braz. J. Bot. 22: 175-184. doi:10.1590/S0100-  
181 84041999000200008
- 182 Spalt KF & Reifsnnyder WE. 1962. Bark characteristics and fire resistance: a literature survey.  
183 USDA Forest Service Southern Forest Experiment Station, New Orleans, Louisiana.
- 184 Srivastava LM. 1964. Anatomy, chemistry and physiology of bark. International Review of  
185 Forestry Research 1: 203--277. doi: 10.1016/B978-1-4831-9975-7.50010-7
- 186 Taiz L & Zeiger E. 2010. Plant physiology, 5th edn. Sinauer Associates, Sunderland.
- 187 Trockenbrodt, M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy.  
188 IAWA Bull. 11: 141--166. doi: 10.1163/22941932-90000511
- 189 Trockenbrodt M. 1995. Structure and identification of root bark of *Quercus robur* L. Trees  
190 Struct. Funct. 9: 341--347. doi:10. 1007/BF00202498
- 191 Vale AT, Brasil MAM & Leão AL. 2002. VALE, A. T.; BRASIL, M. A. M.; LEAO, A. L.  
192 Quantificação energética e caracterização de madeira e casca de espécies do cerrado.  
193 Ciência Florestal 12: 71--80.
- 194 Vergílio PCB & Marcati CR. 2017. Adaptive and diagnostic significance of the bark of  
195 *Stryphnodendron polyphyllum* (Leguminosae) from the Cerrado. Aust. J. Bot. 65: 157--  
196 171. doi: 10.1071/BT16212
- 197 Vergílio PCB, Silva JR, Blagitz M, Longo LR & Marcati CR. 2017. Structural differences in  
198 the secondary phloem suggest higher support and storage potential in stems than roots of  
199 *Cytherexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae). Botany 95: 953--960. doi: 10.1139/cjb-  
200 2017-0034
- 201 Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E. 2007. Let the  
202 concept of trait be functional! Oikos 116: 882--892. doi: 10.1111/j.0030-  
203 1299.2007.15559.x
- 204 Würth MKR, Peláez-Riedl S, Wright SJ & Körner C. 2005. Non-structural carbohydrate pools  
205 in a tropical forest. Oecologia 143: 11--24. doi: 10.1007/s00442-004-1773-2
- 206 Zahur MS. 1959. Comparative Study of Secondary Phloem of 423 Species of Woody  
207 Dicotyledons Belonging to 85 Families. Cornell University, Agricultural Experiment  
208 Station, New York State College of Agriculture, Ithaca, New York.



De acordo com a Instrução Normativa nº 01/2017 do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), os resultados obtidos estão apresentados na forma de manuscritos, segundo as normas da revista selecionada para publicação. Pelo menos um dos manuscritos deverá ser defendido com prévia submissão ao periódico científico em revista classificada no estrato B1 ou superior, segundo a área de Biodiversidade da Capes.

**Capítulo 1:** As estratégias adaptativas do floema secundário em uma comunidade de plantas na savana neotropical brasileira

\* Redigido nas normas da revista *Annals of Botany* – Qualis A1

**Capítulo 2:** Is the periderm plastic? A study of trunk and root periderm in the Brazilian savannah species

\* Submetido para a revista *Plant, Cell and Environment* – Qualis A1

**Capítulo 3:** Funções da casca em caules e raízes de espécies na savana brasileira: o que indicam as características macroscópicas e microscópicas da casca?

\* Redigido nas normas da revista *Functional Ecology* – Qualis A1

# **CAPÍTULO 1**

---

---

## 1 As estratégias adaptativas do floema secundário em uma comunidade de plantas na 2 savana neotropical brasileira

3  
4 Paula Cristina Benetton Vergílio<sup>1,\*</sup>, Julieta Alejandra Rosell<sup>2</sup>, Carmen Regina Marcati<sup>3</sup>

5  
6 <sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências de Botucatu, Câmpus de  
7 Botucatu, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Rua Prof. Dr.  
8 Antônio Celso Wagner Zanin, 250, 18618-970, Distrito de Rubião Junior, Botucatu, São  
9 Paulo, Brasil.

10 <sup>2</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Laboratorio Nacional de  
11 Ciencias de la Sostenibilidad, CP 04510, Ciudad de México, México.

12 <sup>3</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agronômicas, Câmpus de  
13 Botucatu, Laboratório de Anatomia da Madeira, Avenida Universitária, 3780, 18610-034,  
14 Botucatu, São Paulo, Brasil.

15 \*Autor de correspondência. Email: paulavergilio@yahoo.com.br

### 16 17 **Resumo**

18 *Introdução e Objetivos:* O floema secundário desempenha várias funções essenciais na planta,  
19 como transportar fotoassimilados através dos tubos crivados, armazenar substâncias nas  
20 células parenquimáticas e auxiliar no suporte mecânico da planta pelas células  
21 esclerenquimáticas. Caules e raízes podem priorizar alguma das diversas funções do floema  
22 secundário, evidenciando estratégias adaptativas em cada órgão. Contudo, as estratégias  
23 adaptativas do floema secundário de caules e raízes na comunidade de plantas de espécies  
24 tropicais são desconhecidas e foram investigadas neste trabalho inédito.

25 *Métodos:* Nós selecionamos 15 espécies de uma comunidade de plantas da savana neotropical  
26 brasileira (cerrado *sensu stricto*), coletamos amostras do floema secundário do caule e da raiz  
27 e comparamos sua estrutura e química. Para as análises estruturais qualitativas e quantitativas  
28 de anatomia e espessura, nós confeccionamos lâminas histológicas e para as análises químicas  
29 nós quantificamos água, açúcares solúveis e amido.

30 *Principais resultados:* Embora as características estruturais qualitativas do floema tenham  
31 sido semelhantes em ambos os órgãos, as características quantitativas estruturais e químicas  
32 diferiram. O caule apresentou maior espessura absoluta do floema secundário (floema  
33 condutor + floema não-condutor), maior número de raios, maior proporção de esclerênquima  
34 (floema condutor), maior quantidade de tubos crivados (floema condutor), maior quantidade  
35 de parênquima (floema não-condutor) e maior quantidade de esclerênquima (floema

36 condutor). Já a raiz apresentou maior espessura relativa do floema secundário (floema  
37 condutor + floema não-condutor) e maiores concentrações de carboidratos não-estruturais  
38 (açúcares solúveis + amido).

39 *Conclusões:* A maior proporção de esclerênquima no floema secundário condutor do caule  
40 fornece segurança mecânica para os tubos crivados. Já o floema secundário da raiz tem maior  
41 investimento proporcional em tecido e em armazenamento de carboidratos não-estruturais,  
42 características importantes na sobrevivência das plantas em ambientes savânicos.

43

44 **Palavras-chave:** Floema secundário, caule, raiz, Cerrado, savana neotropical brasileira, tubos  
45 crivados, parênquima, esclerênquima, água, carboidratos não-estruturais, açúcares solúveis,  
46 amido.

47

## 48 **Introdução**

49 O floema é um tecido vascular que desempenha várias funções essenciais na planta,  
50 sendo a principal delas o transporte de carboidratos desde os órgãos fotossintetizantes até os  
51 órgãos não-fotossintetizantes (Esau, 1969; Evert, 2006; Taiz e Zeiger, 2010). Além de  
52 carboidratos, o floema secundário das angiospermas também transporta, proteínas, lipídios,  
53 hormônios, RNAs e água por toda a planta, através de células condutoras denominadas tubos  
54 crivados e suas células companheiras associadas (Evert, 2006; Taiz e Zeiger, 2010). Outras  
55 funções também podem ser realizadas pelo floema secundário, como armazenar água e amido  
56 em células parenquimáticas (Esau, 1969; Roth, 1981; Evert, 2006; Palhares *et al.*, 2007) e  
57 auxiliar no suporte mecânico da planta devido às células esclerenquimáticas de paredes  
58 celulares espessas e lignificadas (Esau, 1969; Roth, 1981; Evert, 2006; Nakagawa *et al.*,  
59 2012). Tubos crivados e suas células companheiras, células parenquimáticas (axial e radial) e  
60 células esclerenquimáticas (fibras e esclereides) compõem a estrutura floema secundário e  
61 formam um contínuo por toda a planta, incluindo caules e raízes (Esau, 1969; Roth, 1981;  
62 Evert, 2006).

63 O floema secundário de caules e raízes tem sido comparado em poucos estudos, os  
64 quais evidenciam que a estrutura e química deste tecido varia em cada órgão de acordo com a  
65 espécie estudada. Por exemplo, o diâmetro dos tubos crivados pode ser maior no caule  
66 (*Goniothalamus* spp. em Blunden *et al.*, 1974; *Erythroxylum campestre* e *E. tortuosum* em  
67 Alonso, 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.*, 2017), maior na raiz (*Styrax*  
68 *camporum* em Machado *et al.*, 2005; *E. nanum* em Alonso, 2007; *Populus trichocarpa* em  
69 Jacobsen *et al.*, 2018) ou semelhante entre os órgãos (*Quercus robur* em Trockenbrodt, 1995;  
70 *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et al.*, 2007; *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.*, 2018).

71 Quanto às células de armazenamento, o parênquima axial pode estar em maior quantidade no  
72 caule (*Viburnum lentago* em MacDaniels, 1918; *C. myrianthum* em Vergílio *et al.*, 2017), mas  
73 *B. gaudichaudii* apresenta armazenamento de amido apenas na raiz (Palhares *et al.*, 2007). O  
74 parênquima radial, que possui funções tanto de armazenamento quanto de condução radial de  
75 nutrientes (Evert, 2006), pode ter altura maior no caule (*E. campestre* e *E. tortuosum* em  
76 Alonso, 2007; *Jacaranda ulei* em Miranda *et al.*, 2018), maior na raiz (*S. camporum* em  
77 Machado *et al.*, 2005; *E. nanum* em Alonso, 2007) ou semelhante entre os órgãos (*C.*  
78 *myrianthum* em Vergílio *et al.*, 2017). Em relação às células de suporte, a maioria das  
79 espécies estudadas apresenta maior quantidade esclerênquima no caule (*Q. robur* em  
80 Trockenbrodt, 1995; *C. myrianthum* em Vergílio *et al.*, 2017), exceto *V. lentago* que apresenta  
81 maior quantidade de esclerênquima na raiz que no caule (MacDaniels, 1918). Dessa forma,  
82 cada espécie apresenta diferentes estratégias em relação à condução de fotoassimilados,  
83 armazenamento de substâncias e suporte do floema secundário quando comparados o caule e  
84 a raiz, ou seja, existem diferentes estratégias adaptativas nesse tecido em cada órgão de  
85 acordo com a espécie. Contudo, as estratégias do floema secundário de caules e raízes para  
86 uma comunidade de plantas são pouco conhecidas.

87 Estudos comparativos em comunidade de plantas podem identificar as estratégias  
88 adaptativas para aquele ambiente. Quando espécies com diferentes ancestrais são submetidas  
89 às mesmas pressões seletivas de um ambiente, as características semelhantes que essas  
90 espécies apresentam podem ser interpretadas como adaptações àquele ambiente (Olson e  
91 Arroyo-Santos, 2015). No entanto, raros são os estudos que comparam a estrutura e a química  
92 do floema secundário em caules e raízes em uma comunidade de plantas, sendo o de  
93 MacDaniels (1918) o único que nós encontramos. O autor analisou uma comunidade de  
94 espécies em clima temperado e encontrou que todas as características qualitativas (como, por  
95 exemplo, tipos de placas crivadas ou formato das células que compõem o raio) e também a  
96 característica quantitativa de tamanho das células foram semelhantes. Contudo, o autor  
97 observou diferenças evidentes, mesmo sem mensurações, nas características quantitativas de  
98 quantidade de células e de substâncias armazenadas, que lhe permitiram traçar algumas  
99 tendências para os órgãos. Segundo o autor, no caule houve uma tendência de maior  
100 quantidade de tubos crivados e de células esclerenquimáticas, enquanto na raiz houve uma  
101 tendência de maior quantidade de células parenquimáticas, sendo que algumas espécies  
102 apresentaram grandes quantidades de amido nestas células da raiz. O autor ainda supõe que os  
103 achados e as tendências encontradas em seu trabalho podem ser aplicados para as espécies de  
104 clima tropical, conjectura que testamos neste trabalho.

105 Neste trabalho inédito, nós selecionamos 15 espécies de árvores e arbustos de uma

106 comunidade de plantas representativas da savana neotropical brasileira e comparamos a  
107 estrutura (espessura e anatomia) e química (água, açúcares solúveis e amido) do floema  
108 secundário de caules e raízes. Nosso objetivo foi testar as assertivas a seguir. (1) As  
109 características estruturais qualitativas do floema secundário são semelhantes no caule e na  
110 raiz. (2) Os tubos crivados possuem tamanhos semelhantes no caule e na raiz, mas estão em  
111 maior quantidade no caule. (3) O parênquima possui tamanhos semelhantes no caule e na raiz,  
112 está em maior quantidade e armazena mais substâncias na raiz. (4) O esclerênquima está em  
113 maior quantidade no caule que na raiz. Considerando que os tubos crivados, células  
114 parenquimáticas e células esclerenquimáticas compõem o floema secundário, nós também  
115 comparamos a espessura do floema secundário do caule e da raiz. Este é, provavelmente, o  
116 primeiro trabalho que compara o floema secundário de caules e raízes de uma comunidade de  
117 plantas em clima tropical.

118

## 119 **Material e Métodos**

### 120 *Área de estudo*

121 O ambiente de estudo foi a savana neotropical brasileira, que abriga a maior flora  
122 savânica do mundo (Forzza *et al.*, 2012). A comunidade de plantas estudada pertence ao  
123 cerrado *sensu stricto*, caracterizado por estrato herbáceo interrompido por árvores e arbustos  
124 em diferentes densidades (Oliveira e Marquis, 2002).

125 A área de estudo é uma reserva particular da Estância Santa Catarina, Distrito de  
126 Rubião Junior, Botucatu, São Paulo, Brasil (22°54'51"S, 48°30'13"W). O clima da área é Cfa  
127 (Alvares *et al.*, 2013), ou seja, subtropical úmido de verão quente, com temperatura média  
128 anual de 21 °C. A precipitação média anual é de 1507 mm e se concentra na estação chuvosa,  
129 sendo que na estação seca (maio-agosto) a média de precipitação é de 50 mm. Embora o  
130 histórico de fogo da área não esteja documentado, vimos evidências de fogo na área, como  
131 cascas queimadas. O solo da área é arenoso, de caráter ácido (pH 4,0) devido à alta  
132 quantidade de alumínio ( $Al = 23 \text{ mmolc/dm}^3$ ) e com pouca matéria orgânica ( $MO = 16$   
133  $\text{g/dm}^3$ ). Os dados climáticos, que são do período de 10 anos anteriores às coletas (2005–  
134 2015), foram obtidos na Estação Meteorológica à 15 km da área de estudo e as análises de  
135 solo foram realizadas no Departamento de Ciência do Solo, ambos pertencentes à Faculdade  
136 de Ciências Agrônômicas da UNESP, Botucatu, São Paulo, Brasil.

137

### 138 *Seleção das espécies e coletas*

139 Nós selecionamos 15 espécies dentre as mais representativas e abundantes da  
140 comunidade de plantas da área de estudo, abrangendo grande diversidade filogenética e

141 diferentes hábitos das plantas lenhosas (Tabela 1). Vouchers foram depositados no Herbário  
142 “Irina Delanova de Gemtchujnicov” (BOTU) do Instituto de Biociências da UNESP de  
143 Botucatu. Amostras de madeira e casca do caule e da raiz foram depositadas na Xiloteca  
144 “Profª. Dra. Maria Aparecida Mourão Brasil” (BOTUw) da Faculdade de Ciências  
145 Agronômicas da UNESP de Botucatu.

146 De cada espécie, nós selecionamos três indivíduos e coletamos uma amostra do floema  
147 secundário do caule (principal ou ramo) entre 50 e 60 cm acima do solo e uma amostra do  
148 floema secundário da raiz (principal ou secundária) entre 15 e 30 cm escavadas abaixo do  
149 solo. O tamanho da amostra variou de acordo com o diâmetro do caule ou raiz, sendo que nós  
150 coletamos o disco inteiro nos diâmetros menores que 5 cm (Tabela 1) e porções de  
151 aproximadamente 7 x 10 cm<sup>2</sup> e profundidade variável de modo a conter todo o floema  
152 secundário nos diâmetros maiores que 5 cm (Tabela 1). As coletas foram feitas pelo método  
153 não-destrutivo, com auxílio de serrote, martelo e formão. As coletas ocorreram na estação  
154 seca (junho-julho/2015), época em que o câmbio vascular está dormente (Marcati *et al.*, 2016)  
155 e no início da estação chuvosa (outubro/2014).

156

#### 157 *Análises estruturais*

158 As amostras de floema secundário foram subdivididas em vários corpos de prova de  
159 aproximadamente 1 cm<sup>3</sup>, fixadas em Karnovsky (1965, modificado) por aproximadamente 2  
160 dias e armazenadas em etanol 70% (Johansen, 1940). Nós utilizamos quatro destes corpos de  
161 prova para a técnica de Polietilenoglicol (PEG) e três para a técnica de Historesina<sup>®</sup>. Estas  
162 técnicas são complementares e permitem a análise completa do floema secundário.

163 Para a técnica de Polietilenoglicol, nós incluimos os corpos de prova em PEG 1500  
164 (Barbosa *et al.*, 2010). Cortamos os corpos de prova incluídos nos planos transversal,  
165 longitudinal tangencial e longitudinal radial com 13-16 µm de espessura, utilizando um  
166 micrótomo de deslize Reichert 335755. Coramos os cortes com dupla coloração de azul de  
167 astra aquoso 1% (cora celulose em ausência de lignina) e fucsina etanólica 1% ou  
168 acridinorange aquoso 2% (cora lignina) (1:5, Bukatsch, 1972) e montados em lâminas  
169 permanentes com resina sintética.

170 Para a técnica de Historesina<sup>®</sup>, nós reduzimos os corpos de prova em porções de 0,3  
171 cm<sup>3</sup>, os quais desidratamos em série etanólica crescente e incluimos em Historesina<sup>®</sup> (Bennet  
172 *et al.*, 1976). Obtivemos cortes nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal  
173 radial com 5-7 µm de espessura, utilizando um micrótomo rotativo Leica RM2245. Coramos  
174 estes cortes com azul de toluidina 0,05% em tampão fosfato pH 4,7 (O’Brien *et al.*, 1964) e  
175 montamos em lâminas permanentes com resina sintética.

176 Utilizamos todas as lâminas confeccionadas nas duas técnicas para as análises  
177 qualitativas (descrições) e quantitativas do floema secundário. Para as análises, tanto  
178 qualitativas quanto quantitativas, separamos o floema secundário em condutor e não-  
179 condutor, seguindo as orientações do IAWA Bark List (Angyalossy *et al.*, 2016).

180 Para as análises qualitativas também seguimos as orientações do IAWA Bark List  
181 (Angyalossy *et al.*, 2016) e utilizamos um microscópio Zeiss PrimoStar. Para as análises  
182 quantitativas, tiramos fotos dos cortes anatômicos ao microscópio Zeiss Axioskop com  
183 câmera digital Zeiss AxioCam MRc e software Zeiss Zen e realizamos as quantificações  
184 utilizando o software ImageJ 1.52a. Quantificamos a área dos tubos crivados (em  $\mu\text{m}^2$ , 50  
185 medições por amostra), o comprimento dos elementos de tubo crivado (em  $\mu\text{m}$ , 50 medições  
186 por amostra), a altura de raio (em  $\mu\text{m}$ , 50 medições por amostra) e o número de raios por  
187 milímetro linear (15 medições por amostra), exclusivamente no floema condutor (Angyalossy  
188 *et al.*, 2016). A área dos tubos crivados foi transformada em diâmetro dos tubos crivados,  
189 seguindo as orientações de IAWA Bark List (Angyalossy *et al.*, 2016). Medimos, em seção  
190 transversal, a espessura absoluta do floema secundário, do floema condutor e do floema não-  
191 condutor (em  $\mu\text{m}$ , 2 medições por amostra). Como a espessura absoluta é dependente do  
192 diâmetro do órgão amostrado (caule/raiz), nós estimamos a espessura relativa ao dividir a  
193 espessura absoluta pelo diâmetro do disco de madeira, como sugerido por Midgley e Lawes  
194 (2016).

195 Para calcular a quantidade de células (tubos crivados e células companheiras,  
196 parênquima e esclerênquima) do floema secundário, nós primeiro realizamos a proporção de  
197 células. Quantificamos a proporção das células utilizando uma imagem no plano transversal,  
198 por amostra, que continha 1 milímetro de largura (perpendicular ao raio) e todo o floema  
199 secundário de comprimento (paralelo ao raio). Fizemos as proporções de células com auxílio  
200 da mesa digitalizadora WACOM Cintiq 22HDT e softwares Photoshop e ImageJ 1.52a,  
201 seguindo as recomendações de Zieminska *et al.* (2013). Os tubos crivados e células  
202 companheiras foram quantificados juntos, mas como as células companheiras são  
203 inconspícuas quando comparadas aos tubos crivados, nós as consideramos desprezíveis para  
204 as análises de proporção de tubos crivados. Calculamos a quantidade de células multiplicando  
205 a espessura absoluta do floema secundário pela proporção de cada tipo celular.

206

### 207 *Análises químicas*

208 As amostras do floema secundário foram separadas macroscopicamente da periderme,  
209 portanto, os tecidos primários, se presentes, foram quantificados junto com o floema  
210 secundário. Contudo, como os tecidos primários são inconspícuos quando comparados ao



211 floema secundário, nós os consideramos desprezíveis para as análises químicas. Separamos as  
212 amostras de floema secundário em duas partes, sendo uma para a quantificação de água e  
213 outra para a quantificação de carboidratos não-estruturais.

214 Para a quantificação de água, medimos a massa úmida em balança analítica, secamos o  
215 floema secundário em estufa à 105°C durante quatro dias e medimos a massa seca em balança  
216 analítica. Calculamos a quantidade de água dividindo a massa de água perdida (massa úmida  
217 – massa seca) pela massa úmida (Walker, 2006).

218 Para a quantificação dos carboidratos não-estruturais (açúcares solúveis e amido),  
219 secamos o floema secundário em estufa entre 60 e 65°C, moemos em um moinho minimill  
220 Thomas Scientific e peneiramos utilizando a malha #60. Devido à impossibilidade de separar  
221 os tecidos primários do floema secundário, os tecidos primários, quando presentes, foram  
222 medidos juntos com o floema secundário e considerados desprezíveis para as quantificações  
223 de carboidratos não-estruturais por serem de tamanho inconspícuo. Extraímos os açúcares  
224 solúveis em etanol 80% (Chow e Landhäusser, 2004, modificado para floema secundário) e o  
225 amido em ácido clorídrico 1,1% (Chapotin *et al.*, 2006, modificado para floema secundário).  
226 Quantificamos os açúcares solúveis (2 medições por amostra) e o amido (2 medições por  
227 amostra) utilizando a reação de antrona em ácido sulfúrico 80% (Yemm e Willis, 1954), cujas  
228 absorbâncias foram lidas em espectrofotômetro a 630 nm. Os resultados são apresentados em  
229 mg/g (mg de glicose / g de floema secundário seco).

230

### 231 *Estatística*

232 Para realizar os testes estatísticos, nós estimamos a média das variáveis para cada  
233 amostra (n=45 no caule e n=45 na raiz). Utilizamos o teste de Shapiro-Wilk e histogramas  
234 para conferir a normalidade dos dados. Como todos os dados, exceto o número de raios por  
235 milímetro linear, não atendiam à normalidade, comparamos o floema secundário do caule  
236 com o floema secundário da raiz utilizando o teste de Mann-Whitney-Wilcoxon pareado. Para  
237 realizar todos os testes estatísticos utilizamos o software R version 3.4.3 (R Core Team 2017).

238

## 239 **Resultados**

### 240 *Características qualitativas do floema secundário em caule e raiz*

241 Todas as características qualitativas dos tubos crivados, células companheiras,  
242 parênquima radial, parênquima axial e esclerênquima são semelhantes quando comparados o  
243 caule e a raiz. Como esta é a primeira descrição do floema secundário para a maioria das  
244 espécies, exceto *Acosmium dasycarpum* (Costa *et al.*, 1997) e *Erythroxylum suberosum*  
245 (Beiguelman, 1962), resumimos as características qualitativas de cada espécie na Tabela 2.

246 Entretanto, as principais características do floema secundário (floema condutor + floema não-  
247 condutor) na comunidade de plantas são dissertadas a seguir.

248 No floema condutor, os tubos crivados estão em grandes grupos de mais de 3 células  
249 (Fig. 1A-C) em 67% das espécies e solitários ou em pequenos grupos de até 3 células (Fig.  
250 1D) em 33% das espécies. Quanto às placas crivadas, 60% das espécies apresentam elementos  
251 de tubo crivado de placas simples misturados com elementos de tubo crivado de placas  
252 compostas, 27% das espécies apresentam elementos de tubo crivado de placas crivadas  
253 exclusivamente simples (Fig. 1A) e 20% das espécies apresentam elementos de tubo crivado  
254 de placas crivadas exclusivamente compostas (Fig. 2A). As placas crivadas estão transversais  
255 ou pouco inclinadas (Fig. 1A, 2B-C) em 80% das espécies e muito inclinadas (Fig. 2A) em  
256 20% das espécies. As paredes dos elementos de tubo crivado são nacaradas em 33% das  
257 espécies (Fig. 1B). Elementos de tubo crivado estratificados (Fig. 2B) e presença de Proteína-  
258 P não-dispersa (*slime-plug*, Fig. 2B) estão presentes somente em *Acosmium dasycarpum*.  
259 Ademais, os elementos tubo crivado apresentam dois tamanhos distintos em 20% das espécies  
260 estudadas, com elementos de tubo crivado de maior diâmetro caracterizando o floema inicial e  
261 elementos de tubo crivado de menor diâmetro caracterizando o floema tardio, em visão  
262 transversal, que permitem a observação de camadas de crescimento no floema destas espécies  
263 (Fig. 1B, 1D).

264 Em relação às células companheiras no floema condutor em plano transversal, 27%  
265 das espécies apresentam apenas uma célula companheira por elemento de tubo crivado, 60%  
266 das espécies até duas células companheiras e em 13% das espécies até três células  
267 companheiras (Fig. 1A-D). Ao longo do elemento de tubo crivado, ou seja, em plano  
268 longitudinal tangencial, 33% das espécies possuem apenas células companheiras fusiformes,  
269 47% das espécies apresentam células fusiformes ou subdivididas em séries de até quatro  
270 células (Fig. 2C) e 20% das espécies possuem células companheiras sempre subdivididas em  
271 séries de duas até sete células.

272 Os raios no floema condutor apresentam composição heterogênea de células em 74%  
273 das espécies, sendo que 27% apresentam somente corpo procumbente e margem quadrada ou  
274 ereta (Fig. 3A), outros 27% apresentam somente células procumbentes, quadradas e eretas  
275 misturadas (Fig. 3B) e 20% apresentam ambas as composições. *Annona crassiflora* apresenta  
276 raios homogêneos com células exclusivamente procumbentes (Fig. 3C). Raios homogêneos e  
277 heterogêneos concomitantemente estão presentes em 20% das espécies. Quando vistas em  
278 plano longitudinal tangencial, 80% das espécies apresentam raios de uma até sete células de  
279 largura (Fig. 2B-C) e 20% apresentam raios com até mais de 10 células (Fig. 2A). Das  
280 espécies estudadas, 40% apresentam células envolventes (Fig. 2A), 73% apresentam raios

281 fusionados (Fig. 2C), 60% apresentam células crivadas de raio (Fig. 3D) e apenas *Acosmium*  
282 *dasycarpum* possui raios estratificados (Fig. 2B).

283 O parênquima axial do floema condutor compõe a maior parte do floema (Fig. 1D) em  
284 53% das espécies, ocorre como difuso ou difuso em agregados (Fig. 1C) em 27% das espécies  
285 e está distribuído em linhas (Fig. 1B) ou faixas tangenciais (Fig. 1A) em 20% das espécies. As  
286 células parenquimáticas, em plano longitudinal tangencial, estão subdivididas em séries de  
287 duas até dez células (Fig. 2B) em 80% das espécies e de fusiformes a subdivididas em séries  
288 de até oito células (Fig. 2A) em 20% das espécies. Observamos estratificação do parênquima  
289 axial apenas em *Acosmium dasycarpum* (Fig. 2B).

290 Observamos células esclerenquimáticas no floema condutor (Fig. 1A-D) de quase  
291 todas as espécies, sendo *Roupala montana* a única exceção. O esclerênquima é composto por  
292 fibras ou fibras gelatinosas misturadas à fibroesclereides ou esclereides em 40% das espécies,  
293 apenas fibras ou fibras gelatinosas em 27% das espécies, apenas fibroesclereides ou  
294 esclereides em outros 27% das espécies. Essas células, no floema condutor, se distribuem em  
295 grupos (Fig. 1A) em 53% das espécies, em grupos com tendências à faixas tangenciais (Fig.  
296 3E, 4A) em 20% das espécies, em faixas tangenciais (Fig. 1B) em 13% das espécies, em  
297 difuso ou difuso em agregados em *Caryocar brasiliense* (Fig. 1C) e estão ausentes em  
298 *Roupala montana* (Fig. 4B).

299 No floema não-condutor, os tubos crivados cessaram a condução e podem ou não estar  
300 colapsados. Tanto os tubos crivados quanto as células companheiras colapsam (Fig. 4B-C) em  
301 60% das espécies e não-colapsam (Fig. 4A, 4D) em 40% das espécies. Quase que  
302 concomitante à parada na condução dos tubos crivados, ocorre dilatação das células  
303 parenquimáticas no floema secundário acompanhando o crescimento do xilema secundário.  
304 Os raios dilatam (Fig. 4A-C) em 93% das espécies, exceto em *Caryocar brasiliense* (Fig. 4D).  
305 O percurso do raio ondula (Fig. 4D) em 80% das espécies ou permanece reto (Fig. 4B-C) em  
306 20% das espécies. Meristema de dilatação (Fig. 4A, 4C) ocorre em 20% das espécies. As  
307 células do parênquima axial expandem e se dividem (Fig. 4B-D) em 40% das espécies. Essa  
308 dilatação vista no floema pode ser acompanhada pela esclerificação das células  
309 parenquimáticas. A esclerificação das células do raio (Fig. 1D, 2A, 3A-B, 4B-C) ocorre em  
310 87% das espécies e a esclerificação de células do parênquima axial (Fig. 4B-D) em 67% das  
311 espécies. *Annona crassiflora*, *Eriotheca gracilipes* e *Myrcia bella*, que tinham como células  
312 esclerenquimáticas fibras ou fibras gelatinosas no floema condutor, passam a ter também  
313 esclereides no floema não-condutor. *Roupala montana*, que não apresentava células  
314 esclerenquimáticas no floema condutor, passa a ter esclereides e fibroesclereides no floema  
315 não-condutor (Fig. 4B). *Erythroxylum buxus* não apresenta nenhuma esclerificação adicional

316 das células parenquimáticas no floema não-condutor (Fig. 4A).

317 Todas as espécies apresentaram cristais (Fig. 1A, 1C, 2B-C, 3A-B, 3E) nas células  
318 parenquimáticas ou esclerenquimáticas do floema condutor e do floema não-condutor, tanto  
319 no caule quanto na raiz. *Casearia sylvestris* apresentou canais axiais (Fig. 3B, 3E) no floema  
320 condutor e no floema não-condutor em caules e raízes.

321

322 *Tamanho, proporção e quantidade dos tubos crivados em caule e raiz*

323 Elementos de tubo crivado foram quantificados apenas no floema condutor. As  
324 características celulares de diâmetro e comprimento são semelhantes quando comparados o  
325 caule e a raiz (Tabela 3). A proporção também é semelhante no caule e na raiz (Tabela 3).  
326 Contudo, o caule apresenta maior quantidade de tubos crivados que a raiz (Tabela 3).

327

328 *Tamanho, proporção, quantidade e armazenamento de substâncias no parênquima em caule e*  
329 *raiz*

330 O número de raios por milímetro linear tem maior amplitude no caule do que na raiz,  
331 mas a altura do raio é semelhante entre caule e raiz (Tabela 3). A proporção de parênquima  
332 (axial + radial) é semelhante entre caule e raiz, tanto no floema condutor quanto no floema  
333 não-condutor (Tabela 3). A quantidade de parênquima no floema condutor é semelhante entre  
334 os órgãos, mas no floema não-condutor é maior no caule que na raiz (Tabela 3).

335 As concentrações de carboidratos não-estruturais (açúcares solúveis + amido) e de  
336 açúcares solúveis são maiores na raiz que no caule (Tabela 3). Contudo, as quantidades de  
337 água e amido são semelhantes no caule e na raiz (Tabela 3).

338

339 *Proporção e quantidade do esclerênquima em caule e raiz*

340 No floema condutor, tanto a proporção de esclerênquima quanto a quantidade de  
341 esclerênquima são maiores no caule que na raiz (Tabela 3). Já no floema não-condutor a  
342 proporção e quantidade de esclerênquima são semelhantes entre os órgãos (Tabela 3).

343

344 *Espessuras do floema secundário em caule e raiz*

345 As espessuras absolutas dos floema e floema condutor são maiores no caule que na  
346 raiz, enquanto a espessura absoluta do floema não-condutor é semelhante entre os órgãos  
347 (Tabela 3). As espessuras relativas de floema, floema condutor e floema não-condutor são  
348 maiores na raiz que no caule (Tabela 3).

349

350 **Discussão**351 *Características qualitativas do floema secundário em caule e raiz*

352 As características qualitativas do floema secundário das 15 espécies foram  
353 semelhantes quando comparados o caule com a raiz, conforme nossa expectativa inicial.  
354 Características qualitativas semelhantes quando comparados o floema do caule e da raiz  
355 também foram descritas para a maioria das espécies publicadas (*Goniothalamus*  
356 *macrophyllus*, *G. malayanus* em Blunden *et al.*, 1974; *Brosimum gaudichaudii* em Palhares *et*  
357 *al.*, 2007; *Cytharexylum myrianthum* em Vergílio *et al.*, 2017; *Erythroxylum* spp. em Alonso,  
358 2007; MacDaniels, 1918). Como cada espécie possui sua própria característica qualitativa no  
359 floema, a semelhança dessa característica quando comparados caule e raiz reforça o uso  
360 diagnóstico do floema (veja também Roth, 1981; Costa *et al.*, 1997; Soffiatti e Angyalossy,  
361 1999; Junikka e Koek-Noorman, 2007; Kotina *et al.*, 2012; Vergílio e Marcati, 2017).  
362 Entretanto, embora todas as espécies aqui estudadas e a maioria das espécies descritas na  
363 literatura apresentem características qualitativas semelhantes, algumas espécies descritas na  
364 literatura apresentam diferenças qualitativas no floema de caule e raiz. Os tubos crivados de  
365 *Styrax camporum* apresentam placas crivadas compostas no caule e placas crivadas simples  
366 na raiz (Machado *et al.*, 2005). Os raios em *Goniothalamus andersonii* esclerificam apenas no  
367 caule (Blunden *et al.*, 1974) e em *Jacaranda ulei* são dilatados apenas na raiz (Miranda *et al.*,  
368 2018). O esclerênquima de *Styrax camporum* (Machado *et al.*, 2005) e *Jacaranda ulei*  
369 (Miranda *et al.*, 2018) está em grupos no caule e em faixas tangenciais na raiz. Essas  
370 mudanças podem ter acontecido devido a estratégias de sobrevivência do floema em cada  
371 órgão (Machado *et al.*, 2005; Miranda *et al.*, 2018), indicando que algumas espécies possuem  
372 modificações adaptativas desde a morfologia de suas células, embora o mais comum sejam  
373 modificações no tamanho de suas células. Ademais, essas diferenças qualitativas encontradas  
374 não invalidam o uso diagnóstico do floema, mas alertam para que seu uso seja feito com  
375 cautela (Trockenbrodt, 1995) e reforçam a necessidade de mais estudos comparativos do  
376 floema em caules e raízes.

377

378 *Tamanho, proporção e quantidade dos tubos crivados em caule e raiz*

379 Nós supusemos que o tamanho dos tubos crivados seria semelhante no caule e na raiz  
380 e, de fato, encontramos tanto o diâmetro quanto o comprimento dos elementos de tubo  
381 crivado semelhantes entre os órgãos. Segundo a equação de Hagen-Poiseuille, o volume de  
382 substâncias transportadas nos tubos crivados depende tanto do diâmetro quanto do  
383 comprimento do tubo crivado (Taiz e Zeiger, 2010; Mullendore *et al.*, 2010). Portanto, a  
384 semelhança no diâmetro e comprimento dos elementos tubos crivados que nós encontramos

385 sugere que o volume de substâncias transportadas no tubo crivado é semelhante no caule e na  
386 raiz. Contudo, como a quantidade de tubos crivados é maior no caule, o volume total de  
387 substâncias transportadas é maior no caule que na raiz, uma provável consequência do  
388 aumento da espessura do floema no caule. Estudos de condutividade do floema são  
389 necessários para confirmar essas assertivas.

390 A quantidade de tubos crivados foi maior no caule que na raiz, confirmando nossa  
391 expectativa inicial. Contudo, a quantidade de tubos é dependente da espessura do floema. A  
392 proporção de tubos crivados, no entanto, é uma medida independente da espessura do floema  
393 e foi semelhante no caule e na raiz. Dessa forma, o câmbio vascular, meristema que produz o  
394 floema secundário (Esau, 1969; Evert, 2006), produz a mesma proporção de tubos crivados no  
395 caule e na raiz. Como a espessura absoluta do floema é maior no caule, houve um aumento  
396 proporcional de tubos crivados que culminou no aumento da quantidade de tubos crivados.  
397 Portanto, corroboramos a expectativa inicial de que haveria maior quantidade de tubos  
398 crivados no caule, mas decorrente da maior espessura absoluta do floema do caule e não de  
399 uma estratégia adaptativa de construção de tubos crivados no caule.

400

401 *Tamanho, proporção, quantidade e armazenamento de substâncias no parênquima em caule e*  
402 *raiz*

403 Nós esperávamos encontrar os mesmos tamanhos de raios nos dois órgãos, mas  
404 enquanto a altura de raios foi semelhante entre os órgãos, o número de raios por milímetro  
405 linear foi maior no caule que na raiz. Além do armazenamento de substâncias, os raios têm  
406 função de condução radial de substâncias entre o floema e o xilema (Tromp, 1983; Evert,  
407 2006; Lev-Yadun e Aloni, 1995). Como o diâmetro do caule é maior, com consequente  
408 aumento proporcional na quantidade de células deste órgão, o aumento no número de raios  
409 oferece condução radial mais eficiente. Essa condução radial mais eficiente (Tromp, 1983;  
410 Hartmann e Trumbore, 2016) poderia transportar água e carboidratos para a recarga de vasos  
411 embolizados no xilema secundário (Nardini *et al.*, 2011), bem como suprir o câmbio vascular  
412 de carboidratos (Lev-Yadun e Aloni, 1995). Por sua vez, o maior suprimento de carboidratos  
413 para o câmbio vascular do caule é importante para a maior produção proporcional de células  
414 neste órgão, influenciando em seu maior diâmetro. Dessa forma, o maior número de raios por  
415 milímetro linear no caule pode ter relação com o maior diâmetro deste órgão, com provável  
416 influência na condutividade radial do floema, que ainda carece de estudos.

417 A quantidade de parênquima foi maior no floema não-condutor do caule, mas  
418 semelhante no floema condutor de caule e raiz. Contudo, a proporção de células foi  
419 semelhante para caules e raízes, tanto no floema condutor quanto no floema não-condutor.

420 Dessa forma, o câmbio vascular produz a mesma proporção de células no caule e na raiz, mas  
421 como o caule tem diâmetro maior, a espessura absoluta do floema foi maior no caule e há  
422 maior quantidade de parênquima no floema não-condutor do caule. Embora a maior  
423 quantidade de parênquima indique maior potencial de armazenamento no caule, observamos  
424 maior armazenamento de carboidratos não-estruturais na raiz. Provavelmente, as células  
425 parenquimáticas do caule armazenam outras substâncias não exploradas em nosso trabalho,  
426 por exemplo, substâncias de defesa como compostos fenólicos ou nutrientes (Tromp, 1983;  
427 Chapin *et al.*, 1990). Portanto, ao contrário da nossa expectativa inicial, o parênquima está em  
428 maior quantidade no floema não-condutor do caule devido ao aumento da espessura absoluta  
429 do floema do caule e não a uma estratégia adaptativa de construção de parênquima no caule.

430       Encontramos maior concentração de carboidratos não-estruturais na raiz, sendo que os  
431 açúcares solúveis estão em maior concentração na raiz e o amido em concentração semelhante  
432 em raiz e caule. De modo geral, os açúcares solúveis são sintetizados na fonte (por exemplo,  
433 folhas) e transportados pelo floema até o dreno (por exemplo, raízes) onde podem ser  
434 armazenados na forma de amido (Esau, 1969; Taiz e Zeiger, 2010; Knoblauch *et al.*, 2016). O  
435 amido armazenado é posteriormente utilizado para crescimento (Esau, 1969; Chapin *et al.*,  
436 1990) ou para outras funções como o rebrote da planta após o fogo natural de ambientes  
437 savânicos (Hoffmann, 2000, Pausas e Keeley, 2014). Em ambientes sazonais, como é o caso  
438 da savana neotropical brasileira (Oliveira e Marquis, 2002), o armazenamento de amido  
439 diminui durante a estação de crescimento (Chapin *et al.*, 1990; Würth *et al.*, 2005). Como as  
440 quantificações de carboidratos não-estruturais foram realizadas com as amostras coletadas no  
441 início da estação chuvosa, quando o câmbio vascular está em início de atividade (Marcati *et*  
442 *al.*, 2016), o amido provavelmente estava sendo convertido em açúcares solúveis para ser  
443 transportado para outras partes da planta (Richardson *et al.*, 2013), auxiliando na demanda  
444 energética provocada pelo início do crescimento e da atividade cambial. Portanto,  
445 confirmamos nossa expectativa inicial de maior concentração de carboidratos não-estruturais  
446 no parênquima do floema na raiz.

447       Por outro lado, ao contrário da nossa expectativa inicial de maior armazenamento de  
448 substâncias na raiz, a quantidade de água foi semelhante entre os órgãos. As raízes das plantas  
449 lenhosas da savana neotropical brasileira são profundas e atingem o lençol freático, o que  
450 garante o acesso da planta à água mesmo durante a estação seca (Rawitscher, 1948; Canadell  
451 *et al.*, 1996; Oliveira *et al.*, 2005). Como várias espécies estudadas têm raízes profundas que  
452 atingem o lençol freático (Rawitscher, 1948), isso justificaria a semelhança no teor de água  
453 entre o floema do caule e da raiz. Portanto, o floema das espécies estudadas parece não  
454 armazenar água, pois têm acesso a ela durante todo ano.

455 *Proporção e quantidade do esclerênquima em caule e raiz*

456 A quantidade e proporção de esclerênquima foram maiores no floema condutor do  
457 caule, mas semelhante no floema não-condutor do caule e da raiz. Como o floema condutor  
458 do caule tem maior quantidade de tubos, o aumento na quantidade de esclerênquima pode  
459 estar relacionado ao aumento da quantidade de tubos crivados. O esclerênquima confere  
460 suporte e rigidez ao tecido (Roth, 1981; Evert, 2006) e no floema parece oferecer segurança  
461 mecânica aos tubos crivados, evitando seu colapso (Esau, 1969; Pace *et al.*, 2015). Como os  
462 tubos crivados possuem paredes geralmente finas (Evert, 2006) e a pressão de turgor nos  
463 tubos crivados é maior no caule (Knoblauch *et al.*, 2016), o risco de colapso dos tubos  
464 crivados é maior no caule que na raiz. Dessa forma, o aumento de esclerênquima tanto em  
465 proporção quanto em quantidade parece ser uma estratégia de maior segurança mecânica no  
466 transporte de fotoassimilados no floema condutor do caule, onde os tubos são mais  
467 vulneráveis. No entanto, no floema não-condutor, onde os tubos crivados não estão mais  
468 funcionais, a quantidade e proporção do esclerênquima foi semelhante no caule e na raiz.  
469 Nossos dados qualitativos mostraram que a maioria das espécies apresentam aumento na  
470 esclerificação do floema devido à esclerificação do parênquima radial ou axial, tanto no caule  
471 quanto na raiz. Esse aumento na esclerificação parece igualar a proporção e quantidade de  
472 células de esclerênquima nos dois órgãos. Portanto, nossa expectativa inicial de que o  
473 esclerênquima estaria em maior quantidade no caule foi confirmada apenas no floema  
474 condutor e parece ser uma estratégia adaptativa que confere maior segurança mecânica na  
475 condução de fotoassimilados no caule.

476

477 *Espessuras do floema secundário em caule e raiz*

478 A espessura absoluta do floema e floema condutor foram maiores no caule, mas a  
479 espessura absoluta do floema não-condutor foi semelhante entre caule e raiz. Contudo, ao  
480 retirarmos a dependência do diâmetro do órgão amostrado (Midgley e Lawes, 2016),  
481 observamos que as espessuras relativas do floema, floema condutor e floema não-condutor  
482 são menores no caule. Dessa forma, as maiores espessuras absolutas do floema e floema  
483 condutor no caule ocorreram por causa do maior diâmetro do caule e não de uma estratégia de  
484 construção de mais tecido neste órgão.

485 Na raiz, encontramos as maiores espessuras relativas de floema, floema condutor e  
486 floema não-condutor, ou seja, o câmbio vascular da raiz produz relativamente mais floema  
487 que o caule. Contudo, como as proporções de tubos crivados e parênquima são semelhantes  
488 entre os órgãos e a de esclerênquima (no floema condutor) é menor na raiz, a maior produção  
489 de floema na raiz não prioriza nenhum tipo celular. Mesmo assim, a raiz é um importante



490 órgão armazenamento de carboidratos não-estruturais (Tromp, 1983; Hartmann e Trumbore,  
491 2016), sendo que nós encontramos maiores concentrações de carboidratos não-estruturais  
492 neste órgão. Em ambientes savânicos, como o ambiente de estudo, as reservas de carboidratos  
493 na raiz permitem o rebrote da planta após a passagem do fogo (Hoffmann 2000, Pausas e  
494 Keeley 2014). Portanto, a maior espessura proporcional da raiz pode estar relacionada ao  
495 maior armazenamento e de carboidratos não-estruturais, indicando uma estratégia de  
496 sobrevivência da planta.

497

## 498 **Conclusão**

499 O floema secundário de caules e raízes apresenta diferentes estratégias adaptativas. No  
500 caule, a maior espessura absoluta do floema influenciou a maior quantidade de tubos crivados  
501 e de parênquima, mas a maior quantidade e proporção de esclerênquima indica uma estratégia  
502 de maior segurança mecânica para os tubos crivados no floema condutor do caule. Já na raiz,  
503 a maior espessura relativa do floema e maiores concentrações de carboidratos não-estruturais  
504 indicam estratégia de armazenamento na raiz, que influencia na sobrevivência da planta.  
505 Portanto, floema secundário da comunidade de plantas da savana neotropical brasileira  
506 apresenta estratégias adaptativas de segurança mecânica da condução no caule e  
507 armazenamento de carboidratos não-estruturais na raiz.

508

## 509 **Agradecimentos**

510 Os autores agradecem à Olavo Pupo por permitir a entrada na reserva particular, Mark Olson,  
511 Fabio Bósio, Marcela Blagitz, Liliane Pereira, Jane da Silva, Thais Oya e José Matheus  
512 Santos pela ajuda nas coletas e Liliane Pereira, Cipatli Jiménez, Sandra Garcia, Karen  
513 Vazquez pelo auxílio no processamento das amostras. Este trabalho faz parte da tese de  
514 doutorado da primeira autora. Este estudo foi financiado pela Coordenação de  
515 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo Programa de Doutorado  
516 Sanduíche no Exterior - Brasil (CAPES-PDSE 88881.135858/2016-01), pela Fundação de  
517 Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. - Brasil (FAPESP 2015/14954-1) e pelo  
518 Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia - México (CONACYT 237061).

519

## 520 **Referências Bibliográficas**

521 Alonso AA. 2007. Estrutura do sistema subterrâneo e da casca da raiz e caule de três espécies  
522 de *Erythroxylum* P. Browne do cerrado. Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências  
523 de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

- 524 Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G. 2013. Köppen's climate  
525 classification map for Brazil. Meteorol. Z. 22: 711-728. doi: 10.1127/0941-  
526 2948/2013/0507
- 527 Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens F,  
528 Mazzoni-Viveiros SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L,  
529 Nicolaeva N, Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. IAWA J. 37: 517-615.  
530 doi:10.1163/22941932-20160151
- 531 Barbosa ACF, Pace MR, Witovisk L, Angyalossy V. 2010. A new method to obtain good  
532 anatomical slides of heterogeneous plant parts. IAWA J. 31: 373-383. doi:  
533 10.1163/22941932-90000030
- 534 Beiguelman, B. 1962. Contribuição para o estudo anatômico de plantas do Cerrado. I.  
535 Anatomia da folha e do caule de *Erythroxylum suberosum* A. St.Hil. Rev. Biol. 3: 97–110.
- 536 Bennett HS, Wyrick AD, Lee SW, Mcneil JH. 1976. Science and art in preparing tissues  
537 embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate,  
538 glass knives and simple stains. Stain Technol. 51: 71-97.
- 539 Blunden G, Kyi A, Jewers K. 1974. The comparative stem and root anatomy of  
540 *Goniothalamus andersonii*, *G. macrophyllus*, *G. malayanus* and *G. velutinus* (Annonaceae)  
541 from the peat swamps of Sarawak. Bot. J. Linn. Soc. 68: 209–225. doi: 10.1111/j.1095-  
542 8339.1974.tb01759.x
- 543 Bukatsch F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau–safranin. Mikrokosmos 61: 33-  
544 36.
- 545 Canadell J, Jackson RB, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED. 1996. Maximum  
546 rooting depth of vegetation types at the global scale. Oecologia 108: 583-595. doi:  
547 10.1007/BF00329030
- 548 Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA. 1990. The ecology and economics of storage in plants.  
549 Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 423-447. doi: 10.1146/annurev.es.21.110190.002231
- 550 Chapotin SM, Razanameharizaka JH, Holbrook NM. 2006. A biomechanical perspective on  
551 the role of large stem volume and high water content in baobab trees (*Adansonia* spp.,  
552 Bombacaceae). Am. J. Bot. 93: 1251-1264. . doi: 10.3732/ajb.93.9.1251
- 553 Chow PS, Landhüsser SM. 2004. A method for routine measurements of total sugar and  
554 starch content in woody plant tissues. Tree Physiol. 24: 1129-1136. doi:  
555 10.1093/treephys/24.10.1129
- 556 Costa CG, Coradin VTR, Czarneski CM, Pereira BAS. 1997. Bark anatomy of arborecet  
557 leguminosae of cerrado and gallery forest of central Brazil. IAWA Journal 18, 385–399.  
558 doi:10.1163/22941932-90001504

- 559 Esau K. 1969. The phloem. Berlin: Bornstraeger.
- 560 Evert RF. 2006. Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body:  
561 Their Structure, Function and Development, 3rd edn. New Jersey: John Wiley.
- 562 Forzza RC, Baumgratz JFA, Bicudo CEM, Canhos DAL, Carvalho Jr AA, Coelho MAN,  
563 Costa AF, Costa DP, Hopkins MG, Leitman PM, Lohmann LG, Lughadha EN, Maia LC,  
564 Martinelli G, Menezes M, Morim MP, Peixoto AL, Pirani JR, Prado J, Queiroz LP, Souza  
565 S, Souza VC, Stehmann JR, Sylvestre LS, Walter BMT, Zappi DC. 2012. New Brazilian  
566 floristic list highlights conservation challenges. *BioScience* 62: 39-45. doi:  
567 10.1525/bio.2012.62.1.8
- 568 Hartmann H, Trumbore S. 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in  
569 forest trees - from what we can measure to what we want to know. *New Phytol.* 211: 386-  
570 403. doi: 10.1111/nph.13955.
- 571 Hoffmann WA. 2000. Post-establishment seedling success in the Brazilian cerrado: a  
572 comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32: 62-69. doi: 10.1111/j.1744-  
573 7429.2000.tb00448.x
- 574 Jacobsen AL, Valdovinos-Ayala J, Rodriguez-Zaccaro FD, Hill-Crim MA, Percolla MI,  
575 Venturas MD. 2018. Intra-organismal variation in the structure of plant vascular transport  
576 tissues in poplar trees. *Trees*, 32: 1335-1346. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1714-z>
- 577 Johansen DA. 1940. *Plant Microtechnique*. New York: McGraw Hill.
- 578 Junikka L, Koek-Noorman J. 2007. Anatomical structure of barks in neotropical genera of  
579 Annonaceae. *Annales Botanici Fennici* 44: 79-132.
- 580 Karnovsky MJ. 1965. A Formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use  
581 electron microscopy. *J. Cell Biol.* 27: 137-138.
- 582 Knoblauch M, Knoblauch J, Mullendore DL, Savage JA, Babst BA, Beecher SD, Dodgen  
583 AC, Jensen KH, Holbrook NM. 2016. Testing the Münch hypothesis of long distance  
584 phloem transport in plants. *Elife* 5: e15341. doi: 10.7554/eLife.15341.
- 585 Kotina EL, van Wyk B-E, Tilney PM, Oskolski AA. 2012. The systematic significance of  
586 bark structure in southern African genera of tribe Heteromorphae (Apiaceae). *Bot. J.*  
587 *Linn. Soc.* 169: 677-691. doi: 10.1111/j.1095-8339.2012.01214.x
- 588 Lev-Yadun S, Aloni R. 1995. Differentiation of the Ray System in Woody Plants. *Botanical*  
589 *Review* 61: 45-84. Doi: 10.1007/BF02897151
- 590 MacDaniels LH. 1918. The histology of the phloem in certain woody angiosperms. *Am. J.*  
591 *Bot.* 5: 347-378. doi:10.2307/2435141
- 592 Machado SR, Marcatti CR, Morretes BL, Angyalossy V. 2005. Comparative bark anatomy of  
593 root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA J.* 26: 477-487. doi:

- 594 10.1163/22941932-90000129
- 595 Marcati CR, Machado SR, Podadera DS, Lara NOT, Bosio F, Wiedenhoef AC. 2016.
- 596 Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing in
- 597 Brazilian Cerrado. *Flora* 223: 1-10. doi: 10.1016/j.flora.2016.04.008
- 598 Midgley JJ, Lawes MJ. 2016. Relative bark thickness: towards standardized measurement and
- 599 analysis. *Plant Ecology* 217: 677-681. doi:10.1007/s11258-016-0587-8
- 600 Miranda TD, Palhares D, Cury NF, Pereira LAR, Silveira CES. 2018. Comparative wood and
- 601 bark anatomy of stem, root and xylopodium of *Jacaranda ulei* (Bignoniaceae). *Balduinia*
- 602 64: 01-18. doi: 10.5902/23581980321
- 603 Mullendore DL, Windt CW, Van As H, Knoblauch M. 2010. Sieve tube geometry in relation
- 604 to phloem flow. *The Plant Cell* 22: 579-593. doi: 10.1105/tpc.109.070094
- 605 Nakagawa K, Yoshinaga A, Takabe K. 2012. Anatomy and lignin distribution in reaction
- 606 phloem fibres of several Japanese hardwoods. *Annals of Botany* 110: 897-904. doi:
- 607 10.1093/aob/mcs144
- 608 Nardini A, Lo Gullo MA, Salleo S. 2011. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter
- 609 of phloem unloading? *Plant Science* 180: 604–611. doi: 10.1016/j.plantsci.2010.12.011
- 610 O'Brien TP, Feder N, Mccully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by
- 611 toluidine blue. *Protoplasma* 59: 368-373. doi: <https://doi.org/10.1007/BF01248568>
- 612 Oliveira OS, Marquis RJ. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a
- 613 neotropical savanna. New York: Columbia University Press.
- 614 Oliveira RS, Bezerra L, Davidson EA, Pinto F, Klink CA, Nepstad DC, Moreira A. 2005.
- 615 Deep root function in soil water dynamics in cerrado savannas of central Brazil. *Funct.*
- 616 *Ecol.* 19: 574-581. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01003.x
- 617 Olson ME, Arroyo-Santos A. 2015. How to study adaptation (and why to do it that way). *Q*
- 618 *Rev Biol.* Jun 90: 167-91. doi: <https://doi.org/10.1086/681438>
- 619 Pace MR, Alcantara S, Lohmann LG, Angyalossy V. 2015 Secondary phloem diversity and
- 620 evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Annals of Botany* 116: 333-358. doi:
- 621 10.1093/aob/mcv106.
- 622 Palhares D, de Paula JE, Pereira LAR, Silveira CES. 2007. Comparative anatomy of the bark
- 623 of stems, roots and xylopodia of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA J.* 28: 315-
- 624 324. doi:10.1163/22941932-90001643
- 625 Pausas JG, Keeley JE. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone
- 626 ecosystems. *New Phytol.* 204: 55-65. doi: 10.1111/nph.12921
- 627 R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- 628 <https://www.R-project.org/>

- 629 Rawitscher F. 1948. The water economy of the vegetation of the Campos cerrados in southern  
630 Brazil. *J Ecol* 36: 237-268.
- 631 Richardson AD, Carbone MS, Keenan TF, Czimczik CI, Hollinger DY, Murakami P,  
632 Schaberg PG, Xu X. 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural  
633 carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol.* 197: 850-861. doi:  
634 10.1111/nph.12042.
- 635 Roth I. 1981. Structural patterns of tropical barks. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- 636 Soffiatti P, Angyalossy V. 1999. Estudo anatômico comparativo do lenho e da casca de duas  
637 espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Braz. J. Bot.* 22: 175-184. doi:10.1590/S0100-  
638 84041999000200008
- 639 Taiz L, Zeiger E. 2010. Plant physiology, 5th edn. Sunderland: Sinauer Associates.
- 640 Trockenbrodt M. 1995. Structure and identification of root bark of *Quercus robur* L. *Trees*  
641 *Struct. Funct.* 9: 341-347. doi:10. 1007/BF00202498
- 642 Tromp J. 1983. Nutrient reserves in roots of fruit trees, in particular carbohydrates and  
643 nitrogen. *Plant and Soil* 71: 401-413. doi: 10.1007/BF02182682
- 644 Vergílio PCB, Marcati CR. 2017. Adaptive and diagnostic significance of the bark of  
645 *Stryphnodendron polyphyllum* (Leguminosae) from the Cerrado. *Aust. J. Bot.* 65: 157-171.  
646 doi: 10.1071/BT16212
- 647 Vergílio PCB, Silva JR, Blagitz M, Longo LR, Marcati CR. 2017. Structural differences in  
648 the secondary phloem suggest higher support and storage potential in stems than roots of  
649 *Cytharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae). *Botany* 95: 953-960. doi: 10.1139/cjb-  
650 2017-0034
- 651 Walker JCF. 2006. Primary wood processing: principles and practice, 2nd ed. The  
652 Netherlands: Springer.
- 653 Würth MKR, Peláez-Riedl S, Wright SJ, Körner C. 2005. Non-structural carbohydrate pools  
654 in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11-24. doi: 10.1007/s00442-004-1773-2
- 655 Yemm EW, Willis AJ. 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone,  
656 *Biochem. J.* 57: 508-514.
- 657 Zieminska K, Butler DW, Gleason SM, Wright IJ, Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen  
658 fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB Plants* 5: 1-  
659 14. doi: 10.1093/aobpla/plt046

**Tabela 1.** Características (altura e diâmetro) e hábito das espécies amostradas na savana neotropical brasileira.

Espécie	Família	Altura (m)†	Diâmetro do caule (cm) †	Diâmetro da raiz (cm) †	Hábito
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Benth.) Yakovlev	Leguminosae	4,5 ± 1,8 (3 – 6,5)	13,3 ± 3,1 (11,1 - 16,9)	2,8 ± 1,1 (1,6 - 3,8)	Árvore
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	Lamiaceae	4,3 ± 1,2 (3 – 5)	14,7 ± 6,8 (9,2 - 22,3)	3,6 ± 2,2 (1,3 - 5,7)	Árvore
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	3,8 ± 1,0 (3 – 5)	15,7 ± 4,0 (11,8 - 19,7)	8,8 ± 1,3 (7,3 - 9,5)	Árvore
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	1,8 ± 0,3 (1,5 – 2)	5,7 ± 4,0 (2,5 - 10,2)	12,4 ± 3,5 (8,9 - 15,9)	Arbusto
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	2,3 ± 0,2 (2,1 – 2,5)	4,7 ± 3,4 (2,5 - 8,6)	1,5 ± 0,4 (1,3 - 1,9)	Arbusto
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f.	Chrysobalanaceae	3,1 ± 0,8 (2,5 – 4)	12,5 ± 1,8 (10,8 - 14,3)	11,9 ± 0,7 (11,5 - 12,7)	Árvore
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	Ebenaceae	2,7 ± 0,3 (2,5 – 3)	9,2 ± 0,8 (8,6 - 10,2)	7,5 ± 0,8 (6,7 - 8,3)	Árvore
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae	4,6 ± 1,4 (3 – 5,8)	19,3 ± 4,1 (14,6 - 22,3)	13,6 ± 1,6 (12,1 - 15,3)	Árvore
<i>Erythroxylum buxus</i> Peyr.	Erythroxylaceae	2,2 ± 0,7 (1,8 – 3)	2,7 ± 0,5 (2,2 - 3,2)	2,2 ± 0,3 (1,9 - 2,5)	Arbusto
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St.-Hil.		2,7 ± 0,8 (2 – 3,5)	9,7 ± 2,7 (8,0 - 12,7)	2,7 ± 1,6 (1,6 - 4,5)	Árvore
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	Myrtaceae	4,5 ± 0,9 (4 – 5,5)	11,9 ± 0,9 (10,8 - 12,4)	5,7 ± 4,4 (1,9 - 10,5)	Árvore
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.		2,1 ± 0,1 (2 – 2,2)	2,9 ± 0,3 (2,5 - 3,2)	1,8 ± 0,5 (1,3 - 2,2)	Arbusto
<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	3,0 ± 0,5 (2,5 – 3,5)	14,6 ± 6,1 (7,6 - 18,8)	7,5 ± 5,6 (2,2 - 13,4)	Árvore
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	5,8 ± 1,3 (4,5 – 7)	26,7 ± 8,1 (17,8 - 33,7)	13,5 ± 16,0 (2,5 - 31,8)	Árvore
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	3,0 ± 0,9 (2,5 – 4)	6,3 ± 2,6 (3,5 - 8,6)	6,6 ± 4,5 (1,9 - 10,8)	Árvore

† Média ± Desvio padrão (menor valor – maior valor)

**Tabela 2.** Características anatômicas presentes (+) e ausentes (-) do floema secundário condutor (FC) e não-condutor (FNC) de caules e raízes em espécies da savana neotropical brasileira.

Espécies	Tubos crivados (no FC)						Células companheiras (no FC)		Camadas de crescimento		
	Agrupamento		Placas crivadas			Inclinação da placa crivada		Número de células por tubo crivado			
	Solitários ou em grupos pequenos	Grupos grandes	Simplex	Composta		Transversal ou pouco inclinada	Muito inclinada			Parede nacarada	
			Escalariforme	Reticulada			No plano transversal	No plano longitudinal			
<i>Acosmium dasycarpum</i>	-	+(até 13)	+	-	-	+	-	+	1-3	2-4	-
<i>Aegiphila verticillata</i>	-	+(até 7)	+	+(até 5 áreas)	+	+	-	-	1-2	1	-
<i>Annona crassiflora</i>	-	+(mais de 10)	+	-	-	+	-	+	1-2	1-2	+
<i>Caryocar brasiliense</i>	-	+(até 14)	+	-	-	+	-	+	1-2	1	-
<i>Casearia sylvestris</i>	+	-	+	+(até 5 áreas)	-	+	-	-	1	1-3	-
<i>Couepia grandiflora</i>	+	-	-	+(mais de 10 áreas)	+	-	+	-	1-2	3-7	+
<i>Diospyros hispida</i>	-	+(até 14)	+	-	-	+	-	+	1-2	1	-
<i>Eriotheca gracilipes</i>	-	+(até 15)	+	+(até 8 áreas)	+	+	-	+	1-3	1-2	-
<i>Erythroxylum buxus</i>	-	+(até 7)	+	+(até 6 áreas)	+	+	-	-	1	1-2	-
<i>Erythroxylum suberosum</i>	-	+(até 13)	+	+(até 6 áreas)	+	+	-	-	1-2	1	-
<i>Myrcia bella</i>	+	-	-	+(até 15 áreas)	+	-	+	-	1	1-3	-
<i>Myrcia guianensis</i>	+	-	+	+(até 6 áreas)	+	+	-	-	1-2	1-2	-
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	+	-	+	+(até 15 áreas)	+	+	-	-	1-2	1-4	+
<i>Qualea grandiflora</i>	-	+(até 12)	+	+(até 6 áreas)	+	+	-	-	1-2	1	-
<i>Roupala montana</i>	-	+(mais de 10)	-	+(mais de 10 áreas)	+	-	+	-	1	2-4	-

Tabela 2. Continuação...

Espécies	Raios (no FC)							Parênquima Axial (no FC)					Cristais
	Composição			Largura (número de células)	Células envolvidas	Raios fusionados	Células crivadas de raio	Distribuição				Número de células nas séries axiais	
	Todas as células procumbentes	Corpo com células procumbentes e margem com células quadradas	Células procumbentes, quadradas e eretas misturadas					Difuso ou difuso-em-agregados	Linhas tangenciais	Faixas tangenciais	Composto a maior parte do tecido		
<i>Acosmium dasycarpum</i>	-	+ (1-2 margem de células)	-	1-3	-	+	+	-	-	+	-	2-4	Prismático
<i>Aegiphila verticillata</i>	+	+ (1-2 margem de células)	+	1-4	+	+	+	-	-	-	+	2-4	Prismático
<i>Annona crassiflora</i>	+	-	-	5-13	+	-	-	-	+	-	-	2-4	Alongado
<i>Caryocar brasiliense</i>	-	+ (ao menos 2 margens de células)	-	1-3	-	+	+	+	-	-	-	2-8	Prismático
<i>Casearia sylvestris</i>	-	-	+	1-3	+	+	+	-	-	-	+	2-8	Prismático e drusa
<i>Couepia grandiflora</i>	+	-	+	1-3	+	+	-	-	-	+	-	2-6	Prismático
<i>Diospyros hispida</i>	-	+ (1-2 margem de células)	+	1-2	-	-	-	+	-	-	-	2-8	Prismático
<i>Eriotheca gracilipes</i>	-	-	+	1-7	-	+	+	+	-	-	-	2-8	Drusa
<i>Erythroxylum buxus</i>	-	+ (1-3 margem de células)	+	1-3	-	+	+	-	-	-	+	2-10	Prismático
<i>Erythroxylum suberosum</i>	-	+ (1-3 margem de células)	+	1-3	-	+	+	-	-	-	+	2-8	Prismático
<i>Myrcia bella</i>	-	+ (ao menos 1 margem de células)	-	1-5	-	+	-	-	-	-	+	2-8	Prismático
<i>Myrcia guianensis</i>	-	+ (ao menos 1 margem de células)	-	1-4	-	+	-	-	-	-	+	2-8	Prismático
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	-	-	+	1-20	+	+	+	-	-	-	+	1-4	Drusa
<i>Qualea grandiflora</i>	+	+ (1-2 margem de células)	-	1-4	-	-	+	-	-	-	+	1-8	Prismático
<i>Roupala montana</i>	-	-	+	1 – mais de 20	+	-	-	+	-	-	-	1-3	Prismático



Tabela 2. Continuação...

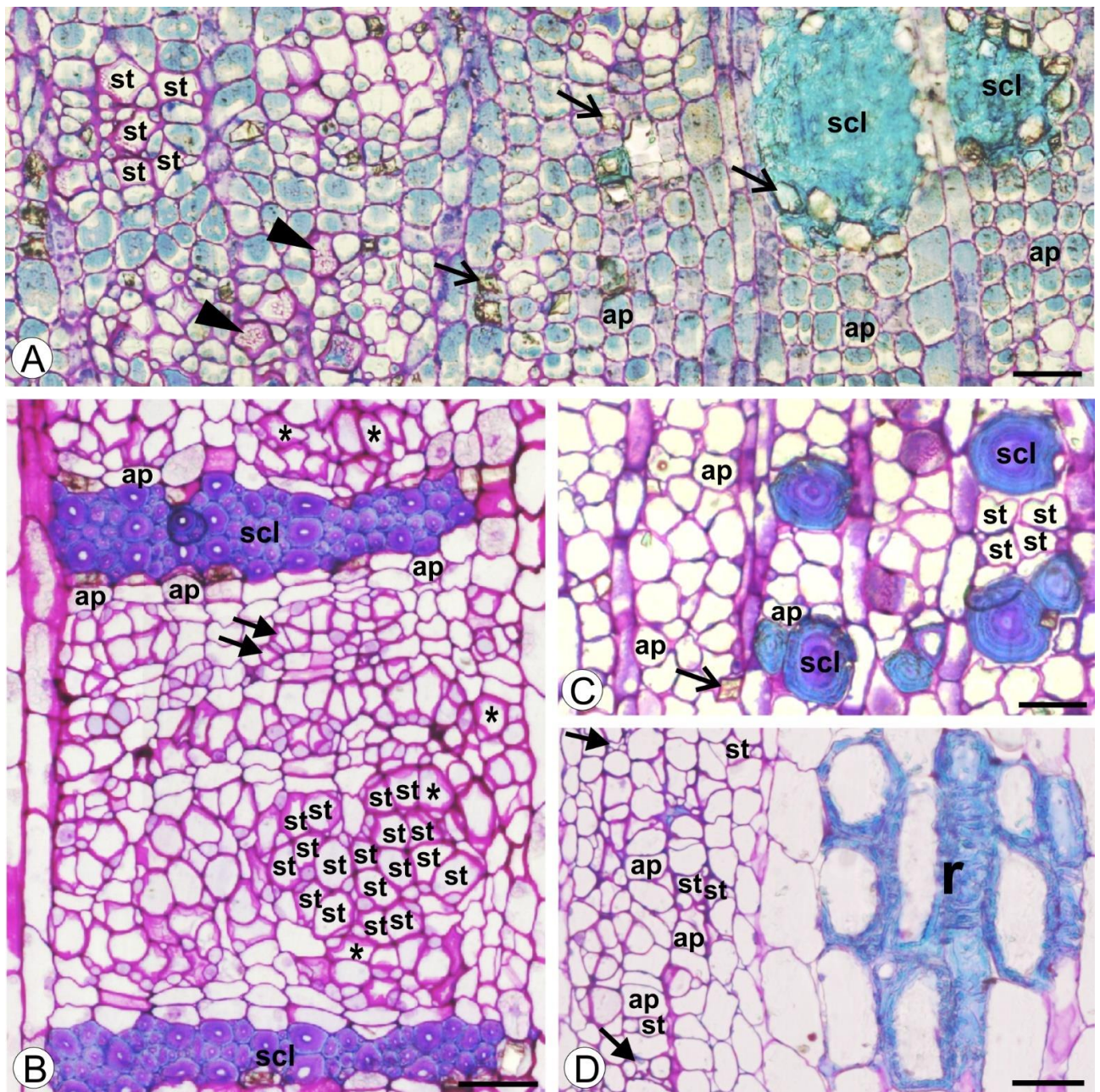
Espécies	Esclerênquima (no FC)								Dilatação do floema secundário					
	Composição				Distribuição				Raios (no FNC)			Parênquima axial (no FNC)		Colapso dos tubos crivados (no FNC)
	Fibras	Fibras gelatinosas	Fibro-esclereides	Esclereides	Ausente	Difuso ou difuso-agregados	Grupos	Faixas tangenciais	Dilatação	Esclerificação	Percurso	Expansão e divisão das células	Esclerificação	
<i>Acosmium dasycarpum</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	+ †	+	Ondulado	-	-	+
<i>Aegiphila verticillata</i>	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	+	+	+
<i>Annona crassiflora</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	+ †	+	Reto	+	+	+
<i>Caryocar brasiliense</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	Ondulado	+	+	-
<i>Casearia sylvestris</i>	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	Ondulado	-	-	+
<i>Couepia grandiflora</i>	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	+	+	+
<i>Diospyros hispida</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	-	+	+
<i>Eriotheca gracilipes</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	Ondulado	-	+	-
<i>Erythroxylum buxus</i>	+	-	-	-	-	-	+	+	+ †	-	Ondulado	-	-	-
<i>Erythroxylum suberosum</i>	+	-	+	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	-	-	+
<i>Myrcia bella</i>	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	Ondulado	-	-	-
<i>Myrcia guianensis</i>	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	+	+	-
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	Reto	-	+	-
<i>Qualea grandiflora</i>	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	Ondulado	-	+	+
<i>Roupala montana</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	Reto	+	+	+

†com meristema de dilatação

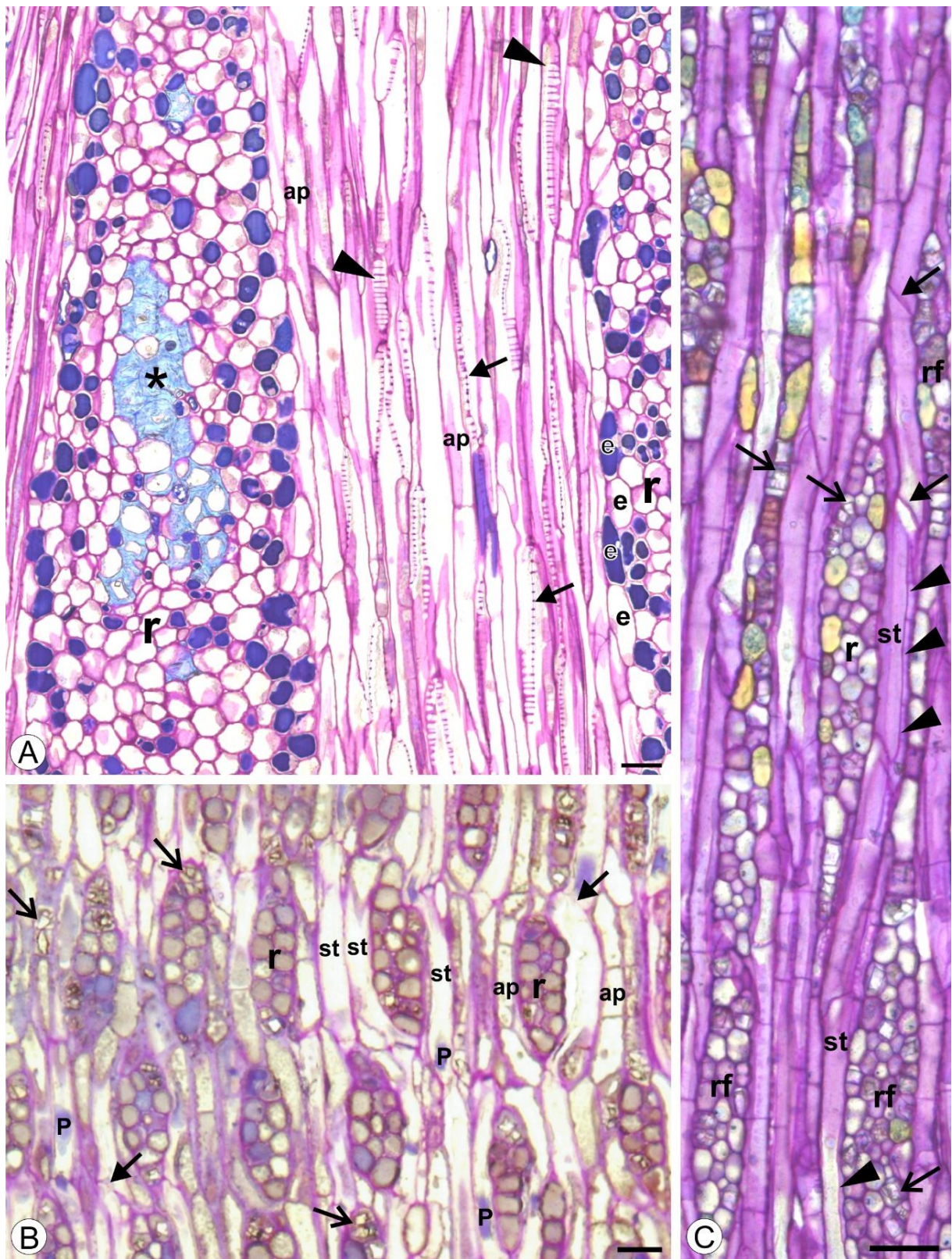
**Tabela 3.** Dados quantitativos do floema secundário de espécies da savana neotropical brasileira. Valores apresentados em mediana (mínimo - máximo). F=floema (floema condutor + floema não-condutor). FC=floema condutor. FNC=floema não-condutor.

	Caule	Raiz	U-value	P-value
<b>Tubos crivados</b>				
Diâmetro ( $\mu\text{m}$ )	16,3 (9,5 - 34,1)	15,5 (7,7 - 37,4)	572	0,546
Comprimento ( $\mu\text{m}$ )	280,6 (149,1 - 601,7)	277,8 (128,5 - 622,4)	644	0,156
Proporção no FC (%)	2,9 (0,9 - 10,0)	2,9 (0,8 - 12,5)	444	0,930
Quantidade no FC ( $\mu\text{m}$ )	129,7 (29,6 - 371,6)	98,6 (17,7 - 497,8)	767	0,004*
<b>Parênquima</b>				
Nº de raios/mm linear	8,0 (1,5 - 18,1)	8,1 (1,5 - 15,5)	595,5	0,033*
Altura do raio ( $\mu\text{m}$ )	480,2 (183,9 - 1907,3)	527,3 (252,0 - 2479,7)	424	0,297
Proporção no FC (%)	8,2 (1,9 - 30,2)	9,5 (3,5 - 26,6)	351	0,142
Proporção no FNC (%)	59,7 (23,8 - 83,5)	62,1 (0,0 - 90,4)	646	0,150
Quantidade no FC ( $\mu\text{m}$ )	451,1 (62,4 - 1121,4)	283,5 (49,5 - 1389,6)	665	0,097
Quantidade no FNC ( $\mu\text{m}$ )	3136,5 (153,6 - 23339,1)	1994,0 (0,0 - 9981,6)	739	0,012*
<b>Substâncias armazenadas</b>				
Carboidratos não-estruturais (açúcares solúveis + amido, mg/g)	137,9 (74,0 - 377,5)	183,2 (80,7 - 422,2)	266	0,004*
Açúcares solúveis (mg/g)	56,8 (22,3 - 131,5)	62,8 (27,5 - 166,3)	317	0,023*
Amido (mg/g)	85,8 (26,5 - 342,2)	88,7 (32,2 - 368,0)	363	0,082
Água (%)	56,0 (0,0 - 94,1)	60,0 (0,0 - 80,0)	440,5	0,388
<b>Esclerênquima</b>				
Proporção no FC (%)	2,8 (0,0 - 23,1)	2,0 (0,0 - 18,4)	642	0,018*
Proporção no FNC (%)	24,7 (3,7 - 51,8)	19,6 (2,2 - 70,1)	436,5	0,364
Quantidade no FC ( $\mu\text{m}$ )	149,1 (0,0 - 697,7)	81,1 (0,0 - 612,4)	728	0,001*
Quantidade no FNC ( $\mu\text{m}$ )	1220,4 (46,4 - 5653,2)	587,0 (26,0 - 6029,4)	626	0,225
<b>Espessura absoluta (<math>\mu\text{m}</math>)</b>				
F	5049,4 (646,6 - 27938,9)	3492,4 (327,5 - 13654,5)	704	0,035*
FC	739,9 (111,8 - 2071,2)	528,8 (96,6 - 2314,8)	749	0,008*
FNC	4295,3 (345,3 - 26989,9)	2816,1 (227,8 - 11878,7)	684	0,061
<b>Espessura relativa (%)</b>				
F	6,7 (2,3 - 21,6)	9,5 (0,7 - 35,0)	272	0,005*
FC	1,0 (0,2 - 5,1)	1,1 (0,2 - 5,5)	332	0,036*
FNC	6,0 (1,4 - 20,9)	7,9 (0,6 - 29,5)	273	0,005*

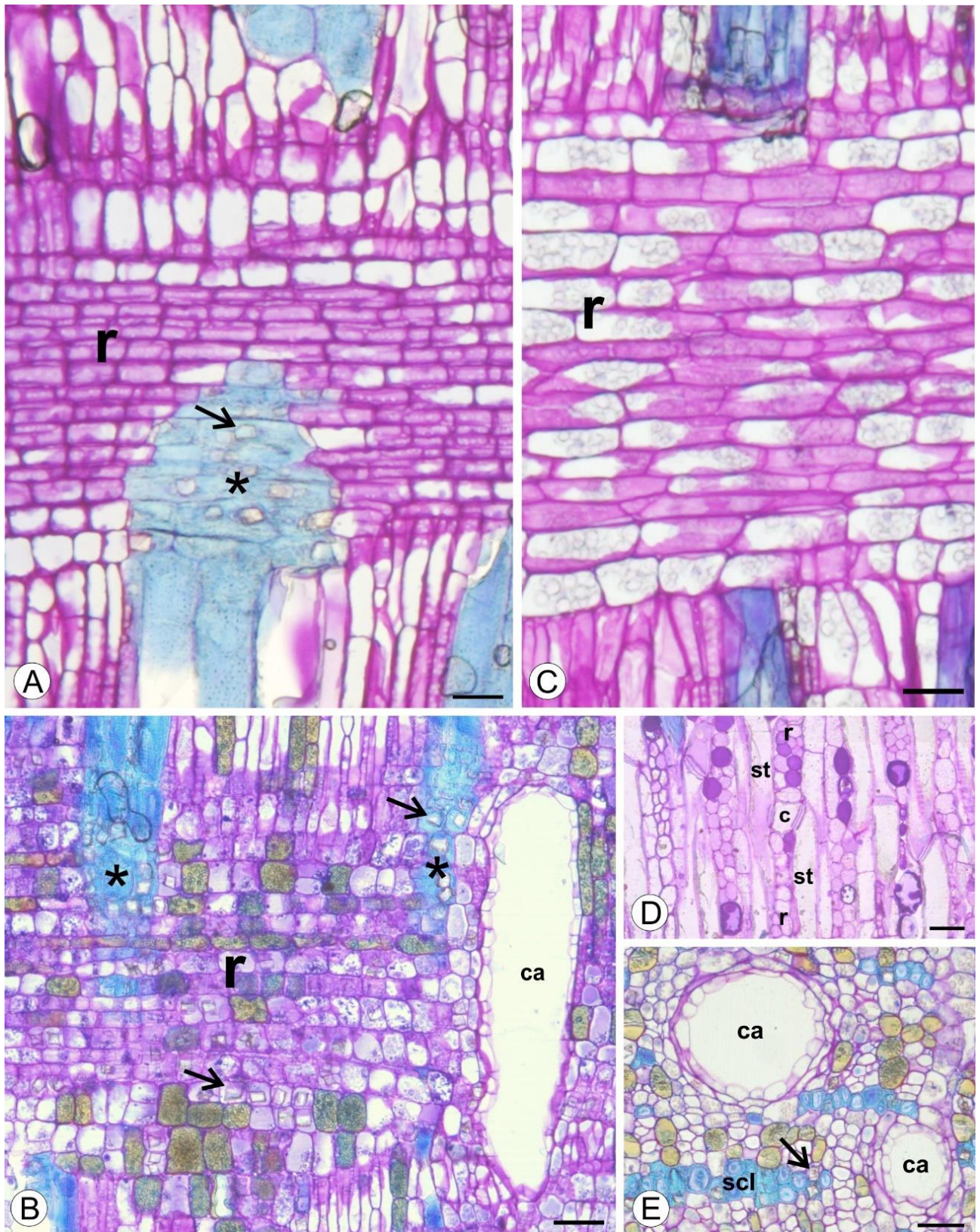
\*Estatisticamente significativo pelo teste de Mann-Whitney-Wilcoxon.



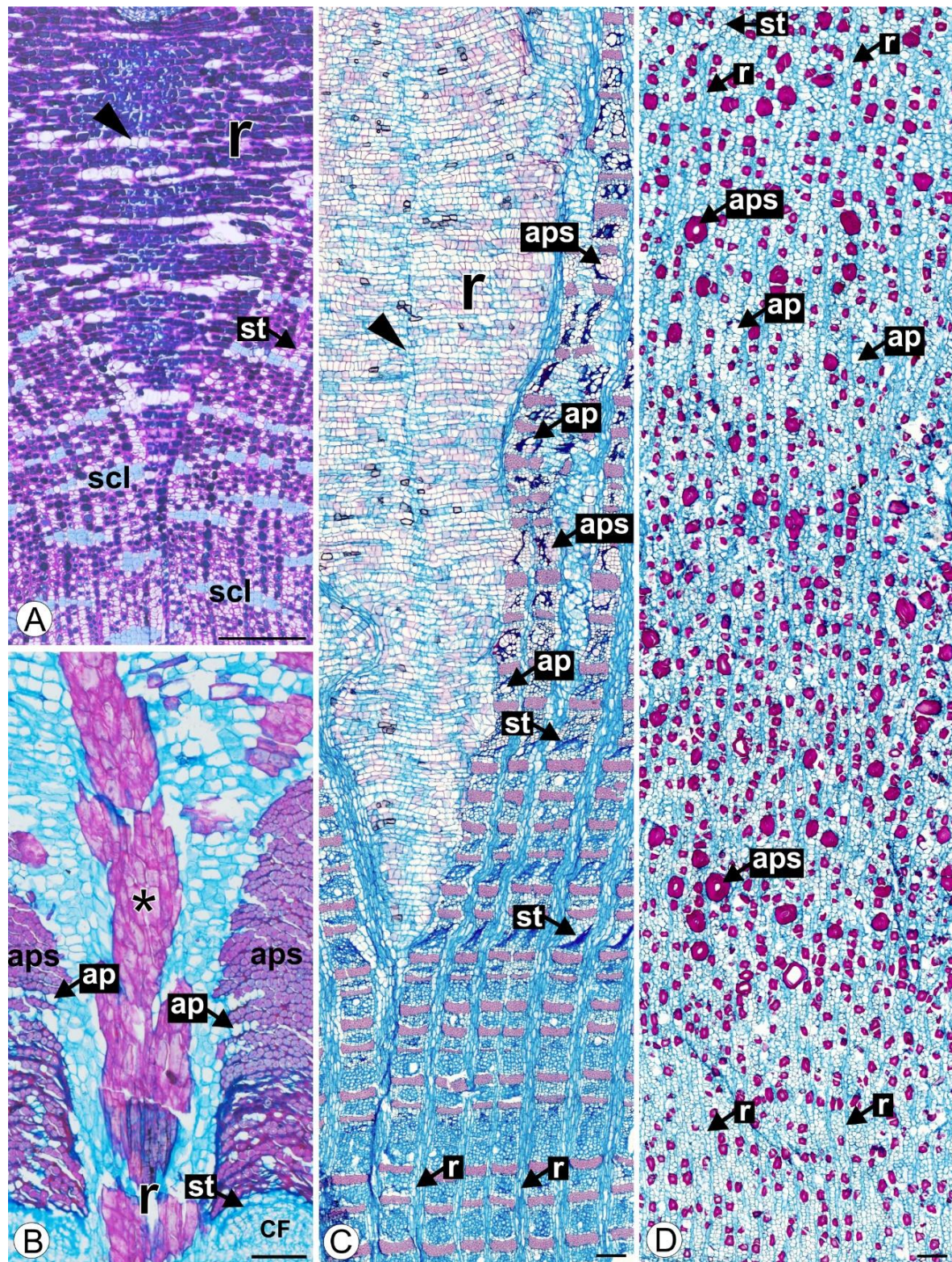
**Fig. 1.** Cortes transversais do floema secundário de espécies da savana neotropical brasileira. (A) Tubos crivados (st) em grandes grupos com placas crivadas simples e transversais (cabeças de seta), parênquima axial (ap) em faixas tangenciais, esclerênquima (scl) em grupos e cristais (seta aberta) em caule de *Acosmium dasycarpum*. (B) Tubos crivados (st) em grandes grupos e com parede nacarada (\*), parênquima axial (ap) em linhas e esclerênquima (scl) em faixas tangenciais em caule de *Annona crassiflora*. Note que existem dois tamanhos de tubos crivados, pequenos (setas fechadas) do floema tardio e grandes (st) do floema inicial, demarcando camadas de crescimento. (C) Tubos crivados (st) em grandes grupos, parênquima axial (ap), esclerênquima (scl) difuso ou difuso em agregados e cristal (seta aberta) em raiz de *Caryocar brasiliense*. (D) Tubos crivados (st) em pequenos grupos, parênquima axial (ap) compondo a maior parte do floema e esclerificação das células do raio (r) em caule de *Piptocarpha rotundifolia*. Note que existem dois tamanhos de tubos crivados, pequenos (setas fechadas) do floema tardio e grandes (st) do floema inicial, demarcando camadas de crescimento. Seta aberta=cristais. Barras: A-F=50µm.



**Fig. 2.** Cortes longitudinais tangenciais do floema secundário de espécies da savana neotropical brasileira. (A) Placas crivadas compostas escalariformes (cabeças da seta) e muito inclinadas (setas fechadas), raios (r) com células envolventes (e) e esclerificação (\*), parênquima axial (ap) fusiforme ou subdividido em série de duas células em caule de *Roupala montana*. (B) Placas crivadas pouco inclinadas (setas fechadas), proteína-P não-dispersa (P), parênquima axial (ap) subdividido em série de duas ou três células e estratificação dos tubos crivados (st), raios (r) e parênquima axial (ap) em caule de *Acosmium dasycarpum*. (C) Placa crivada pouco inclinada (seta fechada), célula companheira (cabeças de seta) fusiforme ou subdivididas em série de três células e raios fusionados (rf) em caule de *Casearia sylvestris*. Seta aberta= cristais. Barras: A-C=50µm.



**Fig. 3.** Floema secundário de espécies da savana neotropical brasileira. (A) Raio (r) de corpo procumbente e margem quadrada ou ereta e esclerificação do raio (\*) em corte longitudinal radial do caule de *Aegiphila verticillata*. (B) Raio (r) de células procumbentes, quadradas e eretas misturadas e esclerificação do raio (\*) em corte longitudinal radial do caule de *Casearia sylvestris*. (C) Raio (r) de células procumbentes em corte longitudinal radial do caule de *Annona crassiflora*. (D). Célula crivada de raio (c) em corte longitudinal tangencial do caule de *Caryocar brasiliense*. (E) Grupos de fibras (scl) com tendência a faixas tangenciais em corte transversal da raiz de *Casearia sylvestris*. r=raio, ca=canais axiais, seta aberta=cristais, st=tubo crivado, r=raio. Barras: A-E=50µm.



**Fig. 4.** Cortes transversais do floema secundário de espécies da savana neotropical brasileira. (A) Grupos de fibras (scl) com tendência a faixas tangenciais, tubos crivados não-colapsados (st), raio (r) dilatado pelo meristema de dilatação (cabeça da seta) e ausência de esclerificação nas células do raio (r) em caule de *Erythroxylum buxus*. (B) Esclerênquima ausente no floema condutor (CF), tubos crivados colapsados (st), raio (r) dilatado e esclerificado (\*) e células do parênquima axial expandidas (ap) e esclerificadas (aps) em caule de *Roupala montana*. (C) Tubos crivados colapsados (st), raio (r) dilatado pelo meristema de dilatação (cabeça de seta) e esclerificado (células coradas em rosa), células do parênquima axial expandidas (ap) e esclerificadas (aps) em caule de *Annona crassiflora*. (D) Tubos crivados não-colapsados (st), raios (r) que não dilatam e células do parênquima axial expandidas (ap) e esclerificadas (aps) em raiz de *Caryocar brasiliense*. Barras: A-D=200µm.

## **CAPÍTULO 2**

---

---

1                   **Is the periderm plastic? A study of trunk and root periderm in the**  
2   **Brazilian savannah species**

3  
4           Paula Cristina Benetton Vergílio<sup>1\*</sup>, Julieta Alejandra Rosell<sup>2</sup>, Carmen Regina Marcati<sup>3</sup>

5  
6           <sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu,  
7 Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Rua Prof. Dr. Antônio Celso  
8 Wagner Zanin, 250, 18618-970, Distrito de Rubião Junior, Botucatu, São Paulo, Brasil.

9           <sup>2</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Laboratorio Nacional de  
10 Ciencias de la Sostenibilidad, CP 04510, Ciudad de México, México.

11           <sup>3</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Câmpus de  
12 Botucatu, Laboratório de Anatomia da Madeira, Avenida Universitária, 3780, 18610-034,  
13 Botucatu, São Paulo, Brasil.

14           \*Autor de correspondência. Email: paulavergilio@yahoo.com.br

15  
16           **Abstract:** The periderm comprises phellem, phellogen, and phelloderm, the outermost plant  
17 tissues that provide the first physical barrier in plant protection. Although its structure is well  
18 known, few studies have investigated the periderm phenotypic plasticity. We compared  
19 periderm thickness and anatomy between the trunk, a region exposed to solar radiation,  
20 windstorms, storms, fire, among others, and the root, a region protected from these factors, of  
21 15 common species in the Brazilian savannah. The phellem is plastic and has more protective  
22 traits against the weather, herbivores and pathogens in the trunk, as thicker tissue with wider  
23 cells of thicker walls. The higher phellem protection in the trunk is observed since the young  
24 periderm, that already presents thicker cell walls. The phelloderm is not plastic but, because  
25 the increasing in sclerenchyma proportion according to the increasing in number of trunk  
26 periderms, it seems to provide rigidity and support to the very developed trunk periderm. The  
27 very developed trunk periderm decreases the occurrence of lenticels, which we suggest being  
28 compensated by fissures in trunk periderm. Our data provide empirical evidences about the  
29 periderm and environment interactions, that can help to understand the periderm variations in  
30 a climate change perspective.

31  
32           **Keywords:** phenotypic plasticity, rhytidome, periderm, phellem, phellogen, phelloderm,  
33 lenticels, ontogeny of the first periderm, Cerrado



---

## 35 1. Introduction

36 Despite the bark being one of the most conspicuous parts of plants, little is known  
37 about the causes of bark diversity and how bark tissues change across environments (Rosell,  
38 Gleason, Méndez-Alonzo, Chang & Westoby, 2014). Bark comprises all the tissues outside of  
39 the vascular cambium, i.e., mainly, secondary phloem, and either single or multiple  
40 periderms, in which the multiple periderms are also called rhytidome (Figure 1; Evert, 2006;  
41 Angyalossy *et al.*, 2016). One of bark's main functions is protecting the plant from  
42 desiccation, fire, pathogens, and herbivores, a function carried out mainly by the periderm  
43 (Roth, 1981; Evert, 2006; Graves, Rifai & Putz, 2014; Angyalossy *et al.*, 2016; Rosell, 2016).  
44 Periderm studies are very scarce in comparison with studies focused in secondary phloem. As  
45 a result, it is unclear how periderm structure and function could change under different  
46 environmental conditions. For example, even though it is formally agreed that a thicker  
47 periderm is found in fire-prone environments, providing thermal insulation for inner tissues  
48 in the stem (Graves *et al.*, 2014; Rosell, 2016; Vergílio & Marcati, 2017), a recent study  
49 found that *Zanthoxylum rhoifolium* had thinner periderm in a fire-prone environments than in  
50 a non-fire-prone ones, probably as a result of photosynthetic activity of the periderm in the  
51 fire-prone site (Blagitz, Machado & Marcati, 2019). These studies suggest the ways in which  
52 tradeoffs between functions play out defining the structure of the periderm are poorly known,  
53 hindering our understanding about causes of bark morphological and functional diversity.  
54 Here, we carry out a detailed study on the anatomical structure of the periderm (following  
55 Angyalossy *et al.*, 2016).

56 The most famous periderm study was carried out by Robert Hooke in 1665, when he  
57 introduced the word *cell* into a biological context by observing a piece of cork under his  
58 microscope (Hooke, 1665). Cork or phellem is the outermost tissue of both periderm and  
59 plant, comprised by dead and suberized cells that are derived from the phellogen (Roth, 1981;  
60 Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). The phellogen is a lateral meristem of secondary origin  
61 that produces phellem to the outside of and phelloderm to the inside, in woody plants (Roth,  
62 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). Phelloderm, unlike the phellem, is often  
63 composed by living cells, but dead and sclerified cells or both living and dead cells may also  
64 be present (Roth, 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). Together, phellem, phellogen,  
65 and phelloderm constitute the periderm (Figure 1). The periderm may also contain lenticels,  
66 structures that play a role in plant gas exchange (Roth, 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*,  
67 2016). In addition, some plants form a rhytidome, i.e., they develop several successive  
68 periderms that isolate older bark tissues, which die and accumulate, being add to the  
69 protective function of the innermost periderm (Figure 1; Evert, 2006). Thus, the periderm

70 tissues and the tissues isolated by them, although carrying out several additional functions  
71 such as photosynthesis, storage of substances such as starch or crystals, and mechanical  
72 support (Roth, 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016), are structures heavily involved in  
73 plant protection. This protection is mainly given by phellem, although the phelloderm may  
74 also provide protection in those plants in which phellem is reduced (Roth, 1981; Evert, 2006).

75         Although periderm structure has been well investigated due of its crucial protective  
76 function, its plasticity has been little studied. Phenotypic plasticity is the ability of a single  
77 genotype to express different phenotypes when exposed to different environments (Sultan,  
78 2003; Nicotra *et al.*, 2010). Periderm is the outermost plant tissue and its plasticity could help  
79 understand how the plant protect itself in a climate change perspective. However, because it is  
80 a secondary system, the periderm presents limitations for plasticity studies. Even though the  
81 first periderm usually appears in the first year of plant growth, the periderm may take more  
82 than 5 years until its cells show mature traits (e.g. *Quercus suber* in Graça & Pereira, 2004)  
83 and several years until producing the sequential periderms that make up the rhytidome (Evert,  
84 2006). This would be translated into very long comparative studies of periderm in a  
85 greenhouse. An alternative would be to approach the study of phenotypic plasticity in the  
86 periderm using adult plants with the same genotype but subjected to very different  
87 environments, such as trunks and roots. Environmental induce changes in organs structure  
88 that could be seen in anatomical traits (Sultan, 2003).

89         Trunks and roots of woody plants are covered by periderm (Evert, 2006; Angyalossy  
90 *et al.*, 2016) and are exposed to different environments. The trunk is exposed to  
91 environmental factors, such as solar radiation, windstorms, storms, and even fire, whereas the  
92 root is protected from these factors. In this way, we expect that periderms exposed to weather  
93 factors (i.e., trunk periderm, TP) will have structural traits reflecting higher protection from  
94 these factors than root periderm (RP). Altogether, we found nine species in which TP and RP  
95 are compared, in tropical savannas (*Styrax camporum* in Machado, Marcati, Morretes &  
96 Angyalossy, 2005; *Erythroxylum nanum*, *E. campestre* and *E. tortuosum* in Alonso, 2007;  
97 *Brosimum gaudichaudii* in Palhares, Paula, Pereira & Silveira, 2007), in tropical rainforests  
98 (*Goniothalamus malayanus*, *G. andersonii*, *G. macrophyllus* in Blunden, Kyi & Jewers,  
99 1974), and in temperate environmentals (*Quercus robur* in Trockenbrodt, 1995). Even though  
100 these studies highlight that periderm structure is extremely diverse when TP and RP are  
101 compared, they permitted some predictions. Phellem are the most studied tissue, and presents  
102 more protective structural traits in TP, such as, a higher number of cell layers (Blunden *et al.*,  
103 1974; Trockenbrodt, 1995; Machado *et al.*, 2005) and thicker-walled cells (Blunden *et al.*,  
104 1974; Machado *et al.*, 2005; Alonso, 2007), trends we would expect to find here. Regarding

105 the phelloderm, due to its number of cell layers is higher in TP (Alonso, 2007) or in RP  
106 (Troockenbrodt, 1995) or does not present any variation between TP and RP (Machado *et al.*,  
107 2005), still unclear if there is any trend. About the periderm, a higher thickness (Alonso,  
108 2007) with a higher number of periderms are found in TP than in RP (Machado *et al.*, 2005;  
109 Alonso, 2007), however, any information was found about the rhytidome structure. Lenticels  
110 were observed in TP and RP (Alonso, 2007) or only in TP (Machado *et al.*, 2005; Alonso,  
111 2007), therefore, we would expect its occurrence mainly in TP. Furthermore, the few species  
112 found in the literature were studied independently and in different environmental (savannas,  
113 rainforests and temperate environmentals), leaving the question whether the trends made up  
114 here would be found in a plant community, an important data to understand the periderm  
115 structural changes in a climate change perspective.

116 Here, we study 15 species of woody angiosperms from the Brazilian savanna,  
117 including trees and shrubs with high phylogenetic diversity, and compared thickness and  
118 anatomy of TP and RP. Our objective was to examine periderm plasticity answering the  
119 following questions: (1) Does the phellem in TP develop more protective structural traits than  
120 in RP? (2) Is the phelloderm plastic when TP and RP are compared? (3) Does the structure of  
121 periderm and rhytidome vary when TP and RP are compared? (4) Do the lenticels occur  
122 mainly in TP than in RP? In addition, we also follow the ontogeny of the first TP to answer  
123 whether the plastic changes occur since the young TP.

124

## 125 **2. Materials and methods**

### 126 *2.1. Study area*

127 The study environment was the Brazilian savanna, or Cerrado, which has a great plant  
128 biodiversity (Forzza *et al.*, 2012). We studied species of cerrado *sensu stricto*, which is  
129 characterized by a well-defined herbaceous stratum interrupted by trees and shrubs at  
130 different densities (Oliveira & Marquis, 2002). The study was conducted in a private reserve  
131 of cerrado *sensu stricto* in Estância Santa Catarina, Rubião Junior, Botucatu, São Paulo,  
132 Brazil (22°54'51"S, 48°30'13"W).

133 The climate of the area is Cfa (Alvares *et al.*, 2013), i.e., humid subtropical climate.  
134 The average annual temperature is 21°C, and the mean annual precipitation is 1507 mm.  
135 Rainfall is concentrated in the wet season (September-April), while in the dry season (May-  
136 August) the mean precipitation is only 50 mm. The fire history of the area has not been  
137 documented, but we have seen evidences of fire in the area, as burned soil and burned bark.  
138 The soil of the area is sandy, acid (pH 4.0), with low organic matter (MO=16g/dm<sup>3</sup>) and  
139 highly saturated with aluminum (Al=23mmolc/dm<sup>3</sup>). Climatic data of the 10-year period prior

140 to collection (2005-2015) were obtained from the FCA Meteorological Station, located 15 km  
141 from the study area, and soil characteristics have been studied by the FCA Department of Soil  
142 Science, both at UNESP, Botucatu, São Paulo, Brazil.

143

## 144 2.2. *Species selection*

145 We selected 15 species (Table 1) among the most representative and abundant species  
146 in the study area. This selection contains a high phylogenetic diversity, as well as trees and  
147 shrubs habits. As the 15 species evolved independently under the same selective pressures,  
148 morphological similarity suggests adaptation (Olson & Arroyo-Santos, 2015).

149 Vegetative and reproductive material were deposited in the herbarium “Irina Delanova  
150 de Gemtchujinico” (BOTU) of the IB, UNESP, Botucatu. Samples of wood and bark of the  
151 trunk and root were deposited in the xylotheque “Prof. Dra. Maria Aparecida Mourão Brasil”  
152 (BOTUw) of the FCA, UNESP, Botucatu.

153

## 154 2.3. *Comparing of TP and RP*

### 155 2.3.1. *Sampling*

156 For the comparison of TP and RP, we collected samples in the dry season (June-  
157 July/2015). From each species we selected three individuals, from which we collected a trunk  
158 sample (main stem or stem) at 50-60 cm above ground level and a root sample (main root or  
159 lateral root) 15-30 cm excavated belowground. The size of the sample varied according to the  
160 plant habit, for shrubs (Table 1) we sampled an entire disk, and for trees (Table 1) we took  
161 samples 50-100cm<sup>2</sup> using a saw, hammer, and chisel.

162

### 163 2.3.2. *Processing*

164 The sampled periderms were divided into two parts. One part was dried and polished  
165 for macroscopic analysis, and the other was processed for anatomical analyses. For  
166 anatomical processing, we subdivided the periderm in cubes of approximately 1cm<sup>3</sup>, fixed  
167 them in Karnovsky (1965, modified) for approximately 2 days, and stored them in 70%  
168 ethanol (Johansen, 1940). From these cubes, we randomly selected three for inclusion in  
169 polyethylene glycol, one for inclusion in Historesin (Leica), and one for histochemical tests.  
170 These techniques are complementary allowing a quantitative and qualitative analysis of the  
171 periderm.

172 For inclusion in polyethylene glycol (PEG 1500), we followed Barbosa, Pace,  
173 Witovisk & Angyalossy (2010). After inclusion in PEG 1500, we made transverse and  
174 longitudinal radial sections of 13-16 µm, using a sliding microtome Reichert 335755. We

175 double stained sections with 1% aqueous astra blue (stains cellulose in the absence of lignin)  
176 and 1% ethanolic fuchsin or 2% aqueous acridinorange (stains lignin) (1:5, Bukatsch, 1972)  
177 and mounted slides in a synthetic resin.

178 For inclusion in Histoiresin, we cut smaller cubes of 0.3 cm<sup>3</sup>, dehydrated them in  
179 increasing ethanolic series and embedded them in Histoiresin following Bennett, Wyrick, Lee  
180 & Mcneil (1976). We obtained cross-sections of 5-7 µm thickness using a rotatory microtome  
181 Leica RM2245. We stained sections with 0.05% toluidine blue in phosphate buffer 4.7  
182 (O'Brien TP, Feder N & Mccully, 1964) and mounted slides in a synthetic resin.

183 For histochemical tests, we used the cubes stored in alcohol. We made transverse  
184 sections using a sliding microtome and tested them with Sudan IV and Sudan Black for  
185 suberin (Gerlach, 1984).

186

### 187 2.3.3. Analysis

188 We performed anatomical analysis using a Zeiss PrimoStar microscope and obtained  
189 photos on a Zeiss Axioskop 40 microscope with Zeiss AxioCam MRc digital camera and  
190 Ziess Zen software. Besause it is an anatomical study, we follow the concepts of IAWA Bark  
191 List (Angyalossy *et al.*, 2016) for anatomical descriptions (qualitative analyses). For  
192 quantitative analyses, we used the photos to measure the number of cell layers of phelloderm  
193 and phellem of the last periderm formed, the phelloderm thickness (µm, 2 measurements each  
194 sample), the proportion of parenchyma and sclerenchyma cells of phelloderm (% , 1  
195 measurements each sample) and the cell wall thickness and the cell area of the phellem (µm  
196 and µm<sup>2</sup>, respectively, 10 measurements each sample) using ImageJ 1.52a software.

197 Because during anatomical processing the most external phellem layers can be lost, we  
198 calculated phellem or rhytidome thickness upon sample collection using a caliper (1  
199 measurement each sample). We refer to this thickness as *phellem thickness*, even when more  
200 than one periderm (rhytidome) was present. As the periderm thickness is dependent on the  
201 organ diameter, we estimated relative thickness dividing the thickness by the diameter of the  
202 wood disc, as suggested by Midgley & Lawes (2016). To quantify the number of periderms in  
203 a rhytidome we used the dry and polished periderms using the Olympus SZX7  
204 stereomicroscope with Olympus SC100 digital camera and Olympus cellSens Standard  
205 software.

206 We estimated mean traits per sample to perform statistical analyses (n=45 in TP and  
207 n=45 in RP). We used the Shapiro-Wilk test and histograms to check data normality. As  
208 practically all data did not have a normal distribution, we used non-parametric tests. To  
209 compare TP and RP variables we used a Paired Mann-Whitney test and applied the

210 Bonferroni correction. We calculated Spearman correlations between in TP and RP variables.  
211 All analyzes were performed using R version 3.4.3 (R Core Team, 2017).

212

## 213 2.4. *Periderm ontogeny*

### 214 2.4.1. Sampling

215 To follow the ontogeny of the first periderm, we collected terminal twigs during the  
216 wet season (February/2017), when the plant was forming new tissues (Marcati *et al.*, 2016).  
217 Because the deep-roots of Cerrado species (Canadell *et al.*, 1996) and the impossibility of  
218 opening trenches in the reserve area, we only examined the ontogeny of the first periderm in  
219 aerial twigs.

220

### 221 2.4.2. Processing

222 Immediately after collection, we fixed the twigs with FAA 70% (formaldehyde 37%,  
223 acetic acid, ethanol 70% - 1:1:18). We cut transversal sections of twigs from the apex to the  
224 region where the first periderm started, using a sliding microtome. We double stained slides  
225 with 1% aqueous astra blue and 1% aqueous safranin (1:9, Bukatsch, 1972), and mounted  
226 semi-permanent slides with glycerin and water (1:1)

227

### 228 2.4.3. Analysis

229 We followed the IAWA Bark List (Angyalossy *et al.*, 2016) to describe the origin of  
230 the first phellogen. We described the first periderm with emphasis in the cell wall thickening  
231 of phellem and phelloderm. We compared the first periderm (young periderm) with TP  
232 (mature periderm), to investigate whether the traits of the mature periderm are present since  
233 the young periderm.

234

## 235 3. Results

### 236 3.1. *Phellem plasticity and protective traits*

237 The phellem cells in TP are larger ( $U=934$ ,  $P<0.001$ ; Figure 2a) and have thicker cell  
238 walls ( $U=887$ ,  $P<0.001$ ; Figure 2b) than the phellem cells in RP. The phellem is also thicker  
239 in TP than in the RP, both thickness ( $U=1014$ ,  $P<0.001$ , Figure 2c) and relative thickness  
240 ( $U=995$ ,  $P<0.001$ , Figure 2d). However, the number of cell layers in TP and RP was similar  
241 ( $U=761$ ,  $P=0.079$ , Figure 2e). We observed a positive correlation between phellem thickness  
242 and phellem cell area in both TP and RP (Figure 3). In TP, we also observed a positive  
243 correlation between phellem thickness and the number of phellem cell layers (Figure 3).

244 When we compared qualitative traits of TP and RP phellem, we observed that species

245 can be divided into two groups. In the first group (53% of species) TP phellem is different  
246 from RP phellem. TP phellem has some or all the cells with U-shaped wall thickenings  
247 (Figure 4a), whereas RP phellem has predominantly evenly thin-walled cells (Figure 4b,  
248 Table 2). The U-thickened walls in TP phellem cells are evident in individuals with a single  
249 periderm (Figure 4a), but those with a rhytidome have U-thickened wall cells mixed with  
250 thin-walled cells in trunk phellem (Figure 4c). In the second group (47% of the species),  
251 phellem cells have evenly thin-walled cells in both TP (Figure 4d) and RP (Figures 4e, Table  
252 2). Regardless of the group, in 20% of the species, all belonging to Myrtales, phellem  
253 presented some evenly thick-walled cells (Figure 4f), phelloid cells (Figure 4g) and  
254 stratification (Figure 4g), both in TP and RP (Table 2). Growth increments in phellem (Figure  
255 4h) are present in 53% of the species in both TP and RP (Table 2).

256

### 257 3.2. *Phelloderm plasticity*

258 The TP phelloderm showed a greater number of cell layers ( $U=769$ ,  $P<0.001$ ; Figure  
259 5a) and higher thickness ( $U=860$ ,  $P=0.001$ ; Figure 5b) than RP phelloderm. However, relative  
260 phelloderm thickness was similar in TP and RP ( $U=451$ ,  $P=1.000$ , Figure 5c). The proportion  
261 of parenchyma ( $U=95$ ,  $P=0.063$ , Figure 5d) and sclerenchyma ( $U=370$ ,  $P=0.063$ , Figure 5e)  
262 was similar in the phelloderm of TP and RP. Phelloderm thickness in TP and RP was positive  
263 correlation with both the number of phelloderm cell layers and the sclerenchyma proportion,  
264 and negative correlation with the parenchyma proportion (Figure 3).

265 The qualitative phelloderm traits were similar between TP and RP. However,  
266 phelloderm cell composition varied among species. In 67% of the species we observed mixed  
267 parenchyma and sclerenchyma cells (Figure 6a), in 27% of the species the phelloderm was  
268 composed of only by parenchyma cells (Figure 6b), and in 7% only by sclerenchyma cells  
269 (Figure 6c; Table 2). In addition, we observed crystals in the phelloderm cells of 27% of the  
270 species, in both TP and RP (Figures 5a-b, Table 2).

271

### 272 3.3. *Structure of periderm and rhytidome in trunk and root*

273 The quantitative periderm traits varied between the organs, with thicker TP in both  
274 thickness ( $U=1014$ ,  $P<0.001$ , Figure 7a) and relative thickness ( $U=992$ ,  $P<0.001$ , Figure 7b).  
275 In addition, the number of periderms was higher in TP than in RP ( $U=494$ ,  $P<0.001$ , Figure  
276 7c).

277 Considering periderm structure, we observed a positive correlation between periderm  
278 thickness and the thickness of phellem and phelloderm, in both TP and RP (Figure 3).  
279 However, in TP, periderm thickness had a stronger correlation with phellem thickness (Figure

280 3), and a positive correlation with the number of phellem cell layers (Figure 3). In the RP, the  
281 periderm thickness is equally correlated to the thickness of phellem and phelloderm (Figure  
282 3), and it has a positive correlation with the number of phelloderm cell layers (Figure 3).

283 Considering rhytidome structure, we observed a positive correlation between the  
284 number of periderms and the periderm thickness in both TP and RP (Figure 3). In addition, in  
285 TP, the higher the number of periderms, the higher the sclerenchyma proportion and the lower  
286 the parenchyma proportion in the last phelloderm (Figure 3).

287 The structure and traits of the rhytidome varied between the organs. In most species  
288 (67%) TP forms a rhytidome and RP is composed by a single periderm or a poorly developed  
289 rhytidome of up to 3 periderms. In 27% of the species we observed a single periderm or  
290 poorly developed rhytidome of up to 3 periderms, in both TP and RP. Only *Eriotheca*  
291 *gracilipes* forms a well-developed rhytidome with more than 3 periderms in both TP and RP  
292 (Table 2).

293

#### 294 3.4. Occurrence of lenticels in trunk and root

295 We observed lenticels in 47% of the species, only in samples with one or two  
296 periderms. Thus, the lenticels occurred mainly in RP than in TP, since the occurrence of one  
297 or two periderms was more common in RP than in TP. Most species had lenticels with filling  
298 tissue nonstratified (Figure 8a, Table 2). *Acosmium dasycarpum* presented lenticels with  
299 filling tissue stratified, in which there is alternating layers of loose filling tissues and compact  
300 tissue (Figure 8b), in both TP and RP, which are so developed that they can be seen  
301 macroscopically (Figure 8c). *Caryocar brasiliense* was the only species whose lenticels  
302 varied with both the number of periderms and the organ, presenting lenticels with filling  
303 tissue nonstratified in TP and lenticels with filling tissue stratified in RP.

304

#### 305 3.5. Comparing young and mature periderms

306 We observed that in 60% of the species, the qualitative traits of phellem and  
307 phelloderm cells in the young periderm were equal to the traits in the mature periderm. The  
308 remaining 40% of the species showed differences in phelloderm and phellem cells, in which  
309 27% had sclerification of phelloderm only in the mature periderm, *Piptocarpha rotundifolia*  
310 had thickening of phellem cells only in young periderm and *Erythroxylum suberosum* had  
311 both sclerification of phelloderm cells only in the mature periderm and thickening of phellem  
312 cells only in young periderm (Table 2).

313 The origin of the first phellogen and the traits of the first periderm in TP varied  
314 according to the species. In 80% of the species, the origin of the first phellogen was



315 superficial, in the subepidermal layer (Figure 9a). In 20% of the species was deep-seated  
316 origin (Figure 9b, Table 2). Regardless of origin, the first periderm cells had thickened walls  
317 in the phellem in 67% of the species and in the phelloderm in 40% of the species (Table 2).

318

## 319 **4. Discussion**

### 320 *4.1. Phellem plasticity and protective traits*

321 Our main prediction was that TP protective traits would be more fully developed in TP  
322 and, indeed, we observed that TP phellem had higher thickness and relative thickness, and  
323 thicker-wall cells when compared to RP. Phellem thickness is generally related to the thermal  
324 insulation of the plant, protecting it from climatic factors as well as fire (Alonso & Machado,  
325 2008; Vergílio & Marcati, 2017). Thick-walled phellem cells, which are produced by lignin  
326 deposition in the innermost cell wall layer (Evert, 2006), could also provide additional  
327 mechanical protection in tissue resistance to penetration, degradation, and ingestion by small  
328 organisms, such as herbivores and pathogens (Franceschi, Krokene, Christiansen & Kreckling,  
329 2005). Thus, thicker phellem with thicker-walled cells in TP seems to reflect that this tissue  
330 has more traits of protection against weather, herbivores and pathogens compared to RP. In  
331 addition, the fact that phellem varies between trunk and root reinforces its plasticity.

332 Phellem thickness was positively associated with phellem cell area in both TP and RP,  
333 and to the number of phellem cell layers in TP, indicating that, whereas the structure of  
334 phellem is driven by cell area independently to the organ, it is driven by the number of  
335 phellem cell layers in TP. Although the number of phellem cell layers of each periderm was  
336 similar between TP and RP, since the TP rhytidome had a higher number of periderms, the  
337 total number of phellem cell layers was greater in TP rhytidome. The higher total number of  
338 phellem cell layers in TP increases the amount of suberin, a fatty substance in the cell wall of  
339 phellem (Roth, 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016; Blagitz *et al.*, 2019). The higher  
340 the content of suberin in TP, the higher the level of protection against desiccation and  
341 microorganism invasion (Evert, 2006). Therefore, the increasing on total number of phellem  
342 cell layers in TP also indicate higher protection in TP.

343

### 344 *4.2. Phelloderm plasticity*

345 The phelloderm had higher number of cell layers and was thicker in TP. As those two  
346 traits are positively related in both organs, the increase in the number of phelloderm cell  
347 layers resulted in a higher thickness in TP, when compared to RP. However, when we  
348 removed the effect of stem size (Midgley & Lawes, 2016), we did not observe differences in  
349 phelloderm thickness of TP with RP. Therefore, the higher number of cell layers and higher

350 thickness of phelloderm in TP occurred because of stem size and not because of more  
351 resource allocation for the formation of phelloderm in TP. These data indicate that, unlike  
352 phellem, the structure of phelloderm was not influenced by the organ, that is, phelloderm is a  
353 non-plastic tissue.

354 Phelloderm is composed by parenchyma and sclerenchyma cells (Roth, 1981; Evert,  
355 2006; Angyalossy *et al.*, 2016) which have different correlation between them, even though  
356 they had similar proportions in TP and RP. The sclerenchyma is composed by lignified cells  
357 that provide support and stiffness to the tissue (Roth, 1981; Evert, 2006), whereas the  
358 parenchyma is composed of living cells with the main function of storage substances (Roth,  
359 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). The higher the phelloderm thickness, the higher  
360 sclerenchyma proportion and the lower parenchyma proportion. As the phelloderm thickness  
361 increases, the sclerification of its cells can give it rigidity and support to the tissue (see also  
362 Vergílio & Marcatti, 2017). Phelloderm function could change according to the increasing in  
363 its thickness, with the increase of the support function and the decrease of the storage  
364 function, i.e., there is a functional *trade-off* in phelloderm dependent on its thickness.

365

#### 366 4.3. Structure of periderm and rhytidome in trunk and root

367 We questioned whether the periderm structure would vary according to the organ. In  
368 fact, we observed that the periderm thickness in TP has a strong positive correlation with the  
369 phellem thickness, whereas in RP presents a positive correlation with phellem and phelloderm  
370 thickness, with a greater participation of phelloderm. The phelloderm, however, has the same  
371 relative thickness in TP and RP, that is, its participation in the structure of TP and RP is  
372 similar. Thus, the main driver in periderm structure is the phellem thickness, so that the  
373 thicker phellem in TP increases its participation in TP structure, while the thin phellem in RP  
374 decreases its participation in RP structure. The decrease of the phellem participation in RP  
375 results in a greater participation of phelloderm in RP structure. These data highlight that the  
376 phellem plasticity has major contribution in the protection function of the periderm (Roth,  
377 1981; Evert, 2006) when compared to the phelloderm.

378 Like the periderm, we also asked whether the structure of the rhytidome would vary  
379 between the organs. As expected, our data show that TP rhytidome is more developed and  
380 with higher number of periderms, compared to RP rhytidome. We also observed a positive  
381 correlation between the periderm (or rhytidome) thickness and the number of periderms in TP  
382 and RP, indicating that the number of periderms is the main driver of rhytidome structure,  
383 independent of the organ. Thus, the higher TP rhytidome thickness happened because of the  
384 higher number of periderms in TP, suggesting that the plant allocate more resources for the

385 formation of a higher number of periderms in TP rhytidome than RP rhytidome (see also  
386 Vergílio & Marcati, 2017), besides indicating rhytidome plasticity. Considering that this study  
387 was carried out in the Brazilian savanna, our data support the idea that plants in fire-prone  
388 environments develop thicker rhytidomes as a mechanism of fire protection (Graves *et al.*,  
389 2014, Rosell, 2016). Therefore, the rhytidome structure is plastic and is probably related to  
390 fire protection.

391 We observed that the number of TP periderms was positively related to the  
392 sclerenchyma proportion and negatively related to the parenchyma proportion, both in TP  
393 phelloderm. As phelloderm keep both parenchyma and sclerenchyma proportions in TP and  
394 RP, the thicker phelloderm in TP increases proportionally the amount of parenchyma and  
395 sclerenchyma in TP phelloderm. The increase in the amount of sclerenchyma provides greater  
396 rigidity and support to the tissue (Roth, 1981; Evert, 2006; Vergílio & Marcati, 2017).  
397 Therefore, the phelloderm sclerenchyma may provide an additional support function to the  
398 rhytidome, anchoring the thicker phellem in TP. More data is needed to confirm this  
399 assertion.

400

#### 401 4.4. Occurrence of lenticels in trunk and root

402 We asked whether the lenticels occur mainly in TP than in RP and, unlike our  
403 expectations, we observed the lenticels occurrence mainly in RP, but also concomitant in TP  
404 and RP. Lenticel is formed by an excessive development of the phellogen which produces a  
405 filling tissue with many intercellular spaces in the phellem place, allowing the air intake in the  
406 plant (Roth, 1981; Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). Species with a single thicker  
407 periderm can produce a very developed lenticel (Srivastava, 1964), in which a lenticular  
408 channel that crosses the whole phellem, as we observed in *Acosmium dasycarpum* and were  
409 also described for *Piptadenia polystachya* (Roth, 1981), *Quercus suber* (Graça & Pereira,  
410 2004) and *Betula maximowicziana* (Shibui & Sano, 2018). However, the tissues between the  
411 successive periderms that form the rhytidome could block the lenticel canal, which justifies  
412 the absence of lenticels when there is rhytidome formation (see also Srivastava, 1964). In this  
413 case the gas exchange function can be assumed by another plant structure (Roth, 1981;  
414 Machado *et al.*, 2005), such as ruptures of the rhytidome. In the same way that the water  
415 inflow is facilitated by the ruptures in the rhytidome (Addoms, 1946), ruptures in the  
416 rhytidome could facilitate the entry of air into the plant (see also Srivastava, 1964). The outer  
417 surface of the TP rhytidome of all the species studied has ruptures in the form of furrows,  
418 plates or sheets (Sonsin, Gasson, Machado, Caum & Marcati, 2014). Therefore, ruptures of  
419 the rhytidome may be a strategy to maintain the plant gas exchange in the absence of lenticel

420 because the of the thicker rhytidome in TP.

421

#### 422 4.5. Comparing of young and mature periderms

423 We carried out the periderm ontogeny to answer whether the plastic changes observed  
424 in TP occur since the young TP. As our data in the mature periderm showed that the  
425 phellogen is not plastic, this question should be answered with phellogen. Most species have  
426 already the traits of mature phellogen cells since the younger phellogen. This highlight the early  
427 development of protective structures in TP, such as thick-walled cells, an important protection  
428 trait against the fire (Alonso & Machado, 2008). In addition, in all species in which the young  
429 phellogen was different from the mature phellogen, it was noted that the thickening of the cell  
430 wall appeared only in the young phellogen. As already discussed, thickening of the phellogen cell  
431 wall provides additional protection in TP (Franceschi *et al.*, 2005). Therefore, the plastic  
432 changes of mature TP phellogen are present since the young TP phellogen, and the differences  
433 observed are always due to an increasing in TP protection.

434 Although not plastic, the changes between young and mature phellogens confirms  
435 the trends observed in the mature phellogens. In all species whose young and mature  
436 phellogen were different, the difference was because we did not observe sclerified cells in  
437 the young phellogen. Thus, unlike phellogen, the phellogen of the species studied does not  
438 prioritize the sclerification of its cells. These data support the correlations observed in which  
439 the sclerification increases with the increasing in the phellogen thickness, providing rigidity  
440 and support (Roth, 1981; Evert, 2006; Vergilio & Marcati, 2017) for phellogen itself,  
441 periderm and rhytidome. Therefore, the phellogen has the same trends since its young  
442 periderm.

443

#### 444 5. Concluding remarks

445 The periderm is the first physical barrier of the plant with the environment and is  
446 composed by the phellogen, which is plastic and has more protective structural traits in trunk,  
447 and the phellogen, which is not plastic, but seems to give support to the periderm. This  
448 suggests that the environment influence directly in phellogen, which derivate toward the  
449 outside the plastic phellogen and toward the inside the non-plastic phellogen. The origin of  
450 new phellogens, which derivates new periderms that make up the rhytidome, can be induced  
451 by environmental factors such as solar radiation, temperature, humidity and oxygen exposure  
452 (Srivastava, 1964; Lev-Yadun, 2011). Therefore, the interaction of periderm with the  
453 environment begins with the first phellogen, comprise both the young and mature periderms,  
454 and keep going over rhytidome formation. Our evidences can help to understand how the

455 plant interacts with the environment and responds to the climate change.

456

457 **Acknowledgments:** The authors are grateful to Olavo Pupo for entrance permissions in the  
458 Cerrado reserve. Mark Olson, Fabio Bosio, Marcela Blagitz, Liliane Pereira, Jane da Silva,  
459 Thais Oya and José Matheus Santos for help in field sampling. Liliane Pereira, Cipatli  
460 Jiménez, Sandra García, Karen Vazquez for help in processing the samples. This work is part  
461 of the PhD's Thesis of the first author.

462

463 **Funding:** Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES),  
464 Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (CAPES-PDSE, 88881.135858/2016-01),  
465 Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, 2015/14954-1) and  
466 Consejo Nacional de Ciencia y Tecnologia (CONACYT, 237061).

467

468 **Statement of authorship:** P.C.B.V., J.A.R. and C.R.M. designed the study and collected  
469 samples. P.C.B.V. processed samples and analysed data. J.A.R. and C.R.M. supervised  
470 research and helped in data interpretation. All authors wrote the manuscript, approved the  
471 final version of this manuscript and have consented to its submission.

472

## 473 **References**

474 Addoms R.M. (1946). Entrance of water into suberized roots of trees. *Plant Physiology*, 21,  
475 109-111.

476 Alonso A.A. (2007). Estrutura do sistema subterrâneo e da casca da raiz e caule de três  
477 espécies de *Erythroxylum* P. Browne do cerrado. Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de  
478 Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

479 Alvares C.A., Stape J.L., Sentelhas P.C., Gonçalves J.L.M. & Sparovek G. (2013). Köppen's  
480 climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711-728. doi:  
481 <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>

482 Alonso A.A. & Machado S.R. (2008). Stem protective tissue in *Erythroxylum tortuosum*  
483 (*Erythroxylaceae*), a fire tolerant species from cerrado. *IAWA Journal*, 29, 69-77. doi:  
484 <https://doi.org/10.1163/22941932-90000171>

485 Angyalossy V., Pace M.R., Evert R.F., Marcati C.R., Oskolski A.A., Terrazas T., Kotina E.,  
486 Lens F., Mazzoni-Viveiros S.C., Angeles G., Machado S.R., Crivellaro A., Rao K.S.,  
487 Junikka L., Nicolaeva N. & Baas P. (2016). IAWA list of microscopic bark features. *IAWA*  
488 *Journal*, 37, 517-615. doi: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160151>

489 Barbosa A.C.F., Pace M.R., Witovisk L. & Angyalossy V. (2010). A new method to obtain

- 490 good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal*, 31, 373-383. doi:  
491 <https://doi.org/10.1163/22941932-90000030>
- 492 Bennett H.S., Wyrick A.D., Lee S.W. & Mcneil J.H. (1976). Science and art in preparing  
493 tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol  
494 methacrylate, glass knives and simple stains. *Stain Technology*, 51, 71-97.
- 495 Blagitz M., Machado S.R. & Marcatti C.R. (2019). Savanna trees do not have thicker outer  
496 bark than forest trees of two tropical species. *Flora*, 251, 20-31. doi:  
497 <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.12.003>
- 498 Blunden G., Kyi A. & Jewers K. (1974). The comparative stem and root anatomy of  
499 *Goniothalamus andersonii*, *G. macrophyllus*, *G. malayanus* and *G. velutinus* (Annonaceae)  
500 from the peat swamps of Sarawak. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 68, 209-225.  
501 doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1974.tb01759.x>
- 502 Bukatsch F. (1972). Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, 61,  
503 33-36.
- 504 Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E. & Schulze E.D. (1996).  
505 Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583-595.  
506 doi: <https://doi.org/10.1007/BF00329030>
- 507 Evert R.F. (2006). *Esau's Plant Anatomy*, 3rd edn. New Jersey: John Wiley & Sons
- 508 Forzza R.C., Baumgratz J.F.A., Bicudo C.E.M., Canhos D.A.L., Carvalho Jr A.A., Coelho  
509 M.A.N., Costa A.F., Costa D.P., Hopkins M.G., Leitman P.M., Lohmann L.G., Lughadha  
510 E.N., Maia L.C., Martinelli G., Menezes M., Morim M.P., Peixoto A.L., Pirani J.R., Prado  
511 J., Queiroz L.P., Souza S., Souza V.C., Stehmann J.R., Sylvestre L.S., Walter B.M.T. &  
512 Zappi D.C. (2012). New Brazilian floristic list highlights conservation challenges.  
513 *BioScience*, 62, 39-45. doi: <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.1.8>
- 514 Franceschi V.R., Krokene P., Christiansen E. & Krekling T. (2005). Anatomical and chemical  
515 defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 167, 353-  
516 376. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>
- 517 Gerlach D. (1984). *Botanische Microtechnik*. Stuttgart: Georg Thieme.
- 518 Graves S.J., Rifai S.W. & Putz F.E. (2014). Outer bark thickness decreases more with height  
519 on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae).  
520 *American Journal of Botany*, 101, 2183-2188. doi: <https://doi.org/10.3732/ajb.1400412>
- 521 Graça J., Pereira H. (2004). The periderm development in *Quercus suber*. *IAWA Journal*, 25,  
522 325-335. doi: <https://doi.org/10.1163/22941932-90000369>
- 523 Hooke R. (1665). *Micrographia*. London: Royal Society.
- 524 Johansen D.A. (1940). *Plant Microtechnique*. New York: McGraw Hill.

- 525 Karnovsky M.J. (1965). A Formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use  
526 electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27, 137-138.
- 527 Lev-Yadun S. (2011). Bark. In Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons,  
528 Chichester. doi: <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0002078.pub2>
- 529 Machado S.R., Marcati C.R., Morretes B.L. & Angyalossy V. (2005). Comparative bark  
530 anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal*, 26, 477-487.  
531 doi: <https://doi.org/10.1163/22941932-90000129>
- 532 Marcati C.R., Machado S.R., Podadera D.S., Lara N.O.T., Bosio F., Wiedenhoef A.C.  
533 (2016). Cambial activity in dry and rainy season on branches from woody species growing  
534 in Brazilian Cerrado. *Flora*, 223, 1-10. doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.04.008>
- 535 Midgley J.J. & Lawes M.J. (2016). Relative bark thickness: towards standardized  
536 measurement and analysis. *Plant Ecology*, 217, 677-681. doi:  
537 <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0587-8>
- 538 Nicotra A.B., Atkin O.K., Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P.,  
539 Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F. & van Kleunen M. (2010). Plant  
540 phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684-692. doi:  
541 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- 542 O'Brien T.P., Feder N. & Mccully M.E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by  
543 toluidine blue. *Protoplasma*, 59, 368-373. doi: <https://doi.org/10.1007/BF01248568>
- 544 Oliveira O.S. & Marquis R.J. (2002). The Cerrados of Brazil. New York: Columbia  
545 University Press.
- 546 Olson M.E. & Arroyo-Santos A. (2015). How to study adaptation (and why to do it that way).  
547 *The Quarterly Review of Biology*, 90, 167-91. doi: <https://doi.org/10.1086/681438>
- 548 Palhares D., Paula J.E., Pereira L.A.R. & Silveira C.E.S. (2007). Comparative anatomy of the  
549 bark of stems, roots and xylopodia of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA Journal*,  
550 28, 315-324. doi: <https://doi.org/10.1163/22941932-90001643>
- 551 R Core Team. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing.  
552 <https://www.R-project.org/>
- 553 Rosell J.A., Gleason S., Méndez-Alonzo R., Chang Y. & Westoby M. (2014). Bark functional  
554 ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination and environment producing bark  
555 diversity. *New Phytologist*, 201, 486-497. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12541>
- 556 Rosell J.A. (2016). Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *New*  
557 *Phytologist*, 211, 90-102. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.13889>
- 558 Roth I. (1981). Structural patterns of tropical barks. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- 559 Shibui H. & Sano Y. (2018). Structure and formation of phellem of *Betula maximowicziana*.

- 
- 560 *IAWA Journal*, 39, 18-36.
- 561 Sonsin J.O., Gasson P.E., Machado S.R., Caum C. & Marcati C.R. (2014). Atlas da  
562 diversidade de madeiras do Cerrado Paulista. Botucatu: FEPAF.
- 563 Srivastava L.M. (1964). Anatomy, chemistry and physiology of bark. *International Review of*  
564 *Forestry Research*, 1, 203-277. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-1-4831-9975-7.50010-7>
- 565 Sultan S.E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development.  
566 *Evolution & Development*, 5, 25-33. doi: [https://doi.org/10.1046/j.1525-](https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x)  
567 [142X.2003.03005.x](https://doi.org/10.1046/j.1525-142X.2003.03005.x)
- 568 Trockenbrodt M. (1995). Structure and identification of root bark of *Quercus robur* L. *Trees*,  
569 9, 341-347. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00202498>
- 570 Vergílio P.C.B. & Marcati C.R. (2017). Adaptive and diagnostic significance of the bark of  
571 *Stryphnodendron polyphyllum* (Leguminosae) from the Cerrado. *Australian Journal of*  
572 *Botany*, 65, 157-171. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/BT16212>



**Table 1.** Data collection of the species sampled in Brazilian savanna.

Species	Family	Height (m)†	Trunk diameter (cm)†	Root diameter (cm)†	Habit
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Benth.) Yakovlev	Leguminosae	4.5 (3-6.5)	13.3 (11.1-16.9)	2.8 (1.6-3.8)	Tree
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	Lamiaceae	4.3 (3-5)	14.7 (9.2-22.3)	3.6 (1.3-5.7)	Tree
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	3.8 (3-5)	15.7 (11.8-19.7)	8.8 (7.3-9.5)	Tree
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	1.8 (1.5-2)	5.7 (2.5-10.2)	12.4 (8.9-15.9)	Shrub
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	2.3 (2.1-2.5)	4.7 (2.5-8.6)	1.5 (1.3-1.9)	Shrub
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f.	Chrysobalanaceae	3.1 (2.5-4)	12.5 (10.8-14.3)	11.9 (11.5-12.7)	Tree
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	Ebenaceae	2.7 (2.5-3)	9.2 (8.6-10.2)	7.5 (6.7-8.3)	Tree
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae	4.6 (3-5.8)	19.3 (14.6-22.3)	13.6 (12.1-15.3)	Tree
<i>Erythroxylum buxus</i> Peyr.	Erythroxylaceae	2.2 (1.8-3)	2.7 (2.2-3.2)	2.2 (1.9-2.5)	Shrub
<i>Erythroxylum</i> <i>suberosum</i> A. St.-Hil.		2.7 (2-3.5)	9.7 (8.0-12.7)	2.7 (1.6-4.5)	Tree
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	Myrtaceae	4.5 (4-5.5)	11.9 (10.8-12.4)	5.7 (1.9-10.5)	Tree
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.		2.1 (2-2.2)	2.9 (2.5-3.2)	1.8 (1.3-2.2)	Shrub
<i>Piptocarpha</i> <i>rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	3.0 (2.5-3.5)	14.6 (7.6-18.8)	7.5 (2.2-13.4)	Tree
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	5.8 (4.5-7)	26.7 (17.8-33.7)	13.5 (2.5-31.8)	Tree
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	3.0 (2.5-4)	6.3 (3.5-8.6)	6.6 (1.9-10.8)	Tree

† Mean (range)

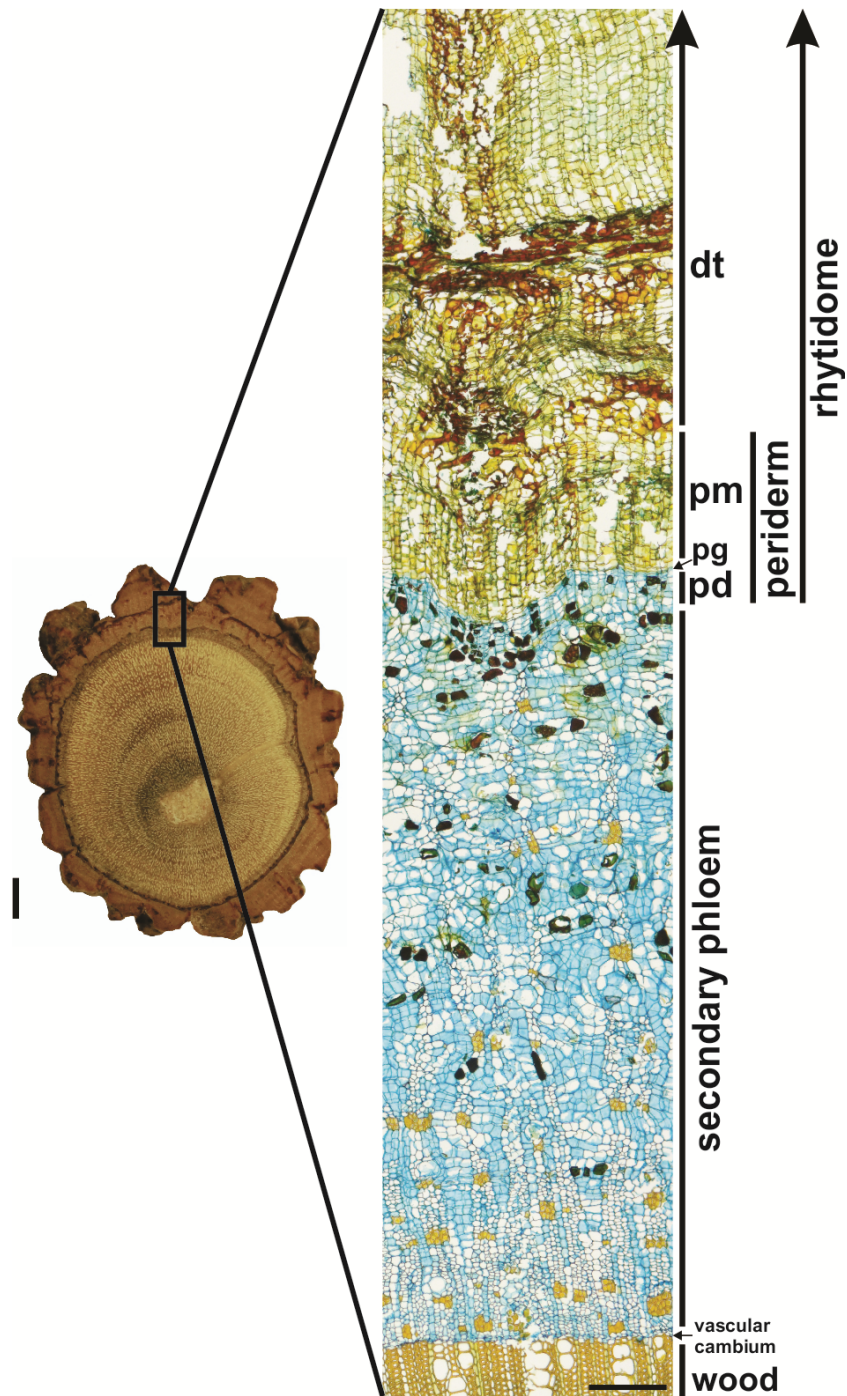
**Table 2.** Anatomical traits of trunk (TP) and root (RP) periderms of species in the Brazilian savanna. Pm=phellem, Pd=phelloderm.

Species	Phellem cell type				Growth increments in the phellem	Stratification of the phellem	Phelloderm cell type			Crystals in phelloderm cells	Rhytidome		
	Cells evenly thin-walled	Cells evenly thick-walled and sclerified	Cells with U-shaped wall thickenings	Phelloid cells			Cells parenchymatous	Cell walls evenly thickened and sclerified	Cell with U-shaped walls thickenings		Absent (1 periderm)	Present and reticulate	
												2-3 periderms	More than 3 periderms
<i>Acosmium dasycarpum</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	-
<i>Aegiphila verticillata</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	-	-	RP	TP
<i>Annona crassiflora</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	-	TP	TP, RP	-
<i>Caryocar brasiliense</i>	TP†, RP	-	TP	-	-	-	TP, RP	-	-	-	TP, RP	TP, RP	-
<i>Casearia sylvestris</i>	TP†, RP	-	TP	-	TP, RP	-	TP, RP	-	-	TP, RP	TP, RP	TP, RP	TP
<i>Couepia grandiflora</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	-	TP, RP	TP, RP	-	-	RP	TP
<i>Diospyros hispida</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP
<i>Eriotheca gracilipes</i>	TP, RP	-	TP	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP, RP	-	TP	TP, RP
<i>Erythroxylum buxus</i>	RP	-	TP	-	-	-	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	-
<i>Erythroxylum suberosum</i>	TP, RP	-	-	-	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	-	RP	TP, RP	TP
<i>Myrcia bella</i>	TP, RP	TP, RP	TP	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP, RP	-	RP	RP	TP
<i>Myrcia guianensis</i>	RP	TP, RP	TP	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	-	TP, RP	-	RP	TP, RP	TP
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	TP, RP	-	-	-	-	-	TP, RP	-	-	-	RP	TP, RP	TP
<i>Qualea grandiflora</i>	TP, RP	TP, RP	TP	TP, RP	-	TP, RP	TP, RP	TP, RP	-	-	RP	RP	TP
<i>Roupala montana</i>	TP†, RP	-	TP	-	-	-	TP, RP	TP, RP	-	-	RP	TP, RP	TP

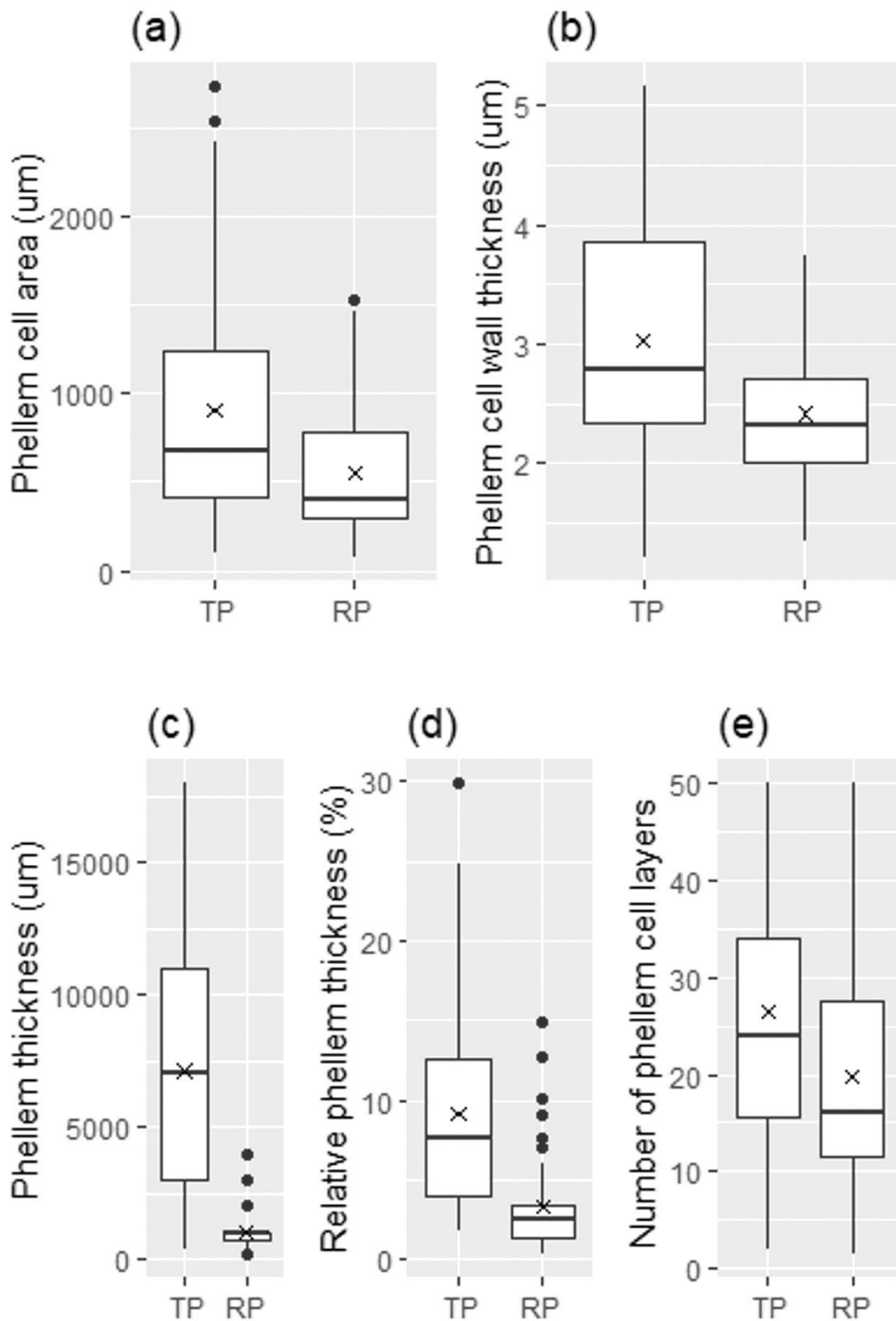
† only when form a rhytidome

Table 2. continued...

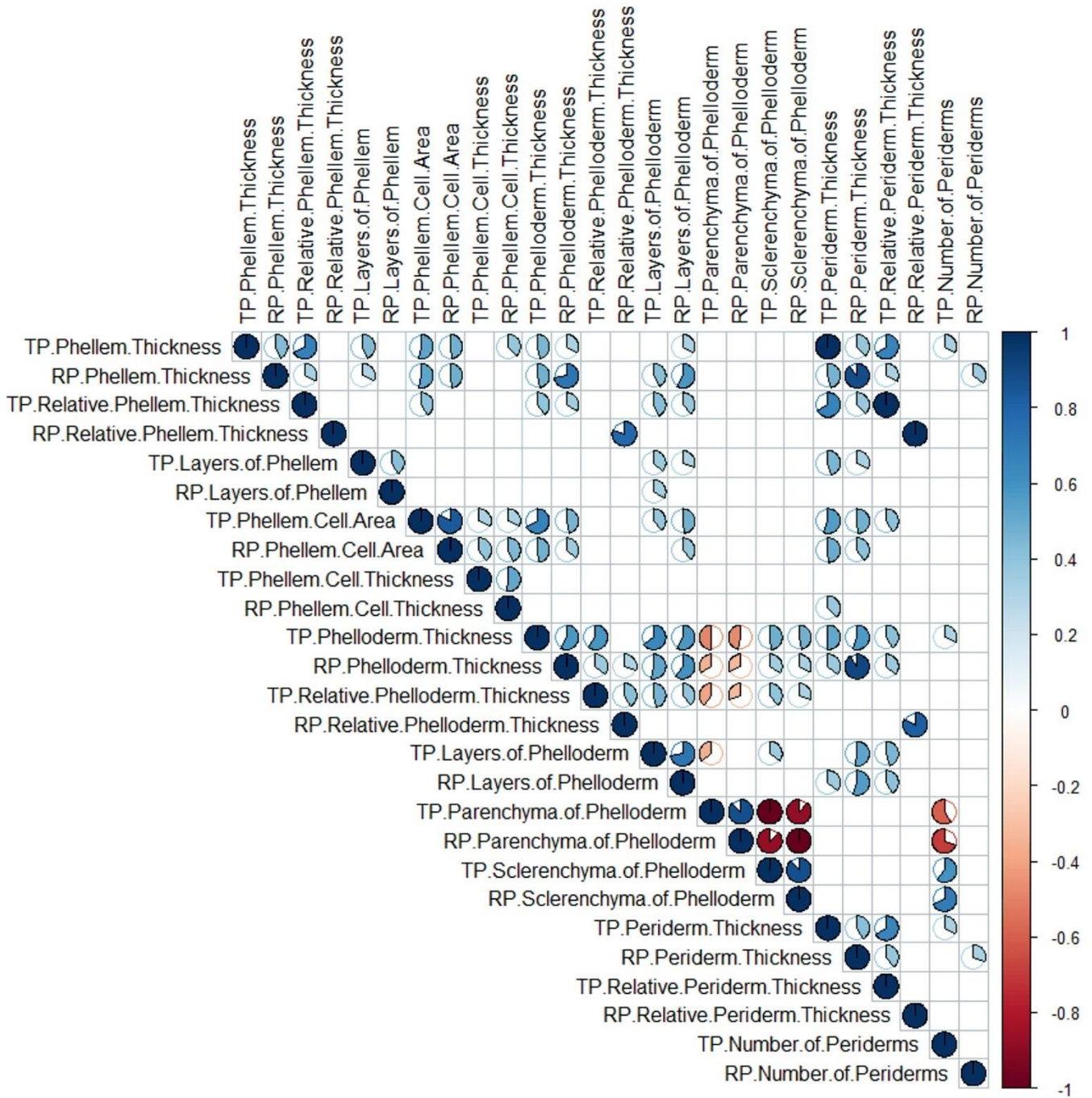
Species	Lenticels		Periderm ontogeny (only in TP)						Differences between young TP and mature PE
	Filling tissue nonstratified	Filling tissue stratified	Origin of the first phellogen		Traits of the first periderm				
			Superficial (subepidermal layer)	Deep-seated	Phellem		Phelloderm		
					Cells evenly thin-walled	Cell walls evenly thickened	Cells parenchymatous	Cell walls evenly thickened	
<i>Acosmium dasycarpum</i>	-	TP, RP	TP	-	TP	-	TP	-	Pd
<i>Aegiphila verticillata</i>	-	-	TP	-	TP	-	TP	-	Pd
<i>Annona crassiflora</i>	-	-	TP	-	TP	-	TP	TP	-
<i>Caryocar brasiliense</i>	TP	RP	TP	-	-	TP	TP	-	-
<i>Casearia sylvestris</i>	TP, RP	-	TP	-	-	TP	TP	-	-
<i>Couepia grandiflora</i>	RP	-	TP	-	TP	-	-	TP	-
<i>Diospyros hispida</i>	-	-	TP	-	TP	-	TP	TP	-
<i>Eriotheca gracilipes</i>	-	-	TP	-	TP	TP	TP	-	Pd
<i>Erythroxylum buxus</i>	TP, RP	-	TP	-	-	TP	TP	-	-
<i>Erythroxylum suberosum</i>	RP	-	TP	-	TP	TP	TP	-	Pm, Pd
<i>Myrcia bella</i>	-	-	-	TP	TP	TP	TP	-	Pd
<i>Myrcia guianensis</i>	-	-	-	TP	-	TP	TP	TP	-
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	-	-	TP	-	-	TP	TP	-	Pm
<i>Qualea grandiflora</i>	-	-	-	TP	TP	TP	TP	TP	-
<i>Roupala montana</i>	RP	-	TP	-	-	TP	TP	TP	-



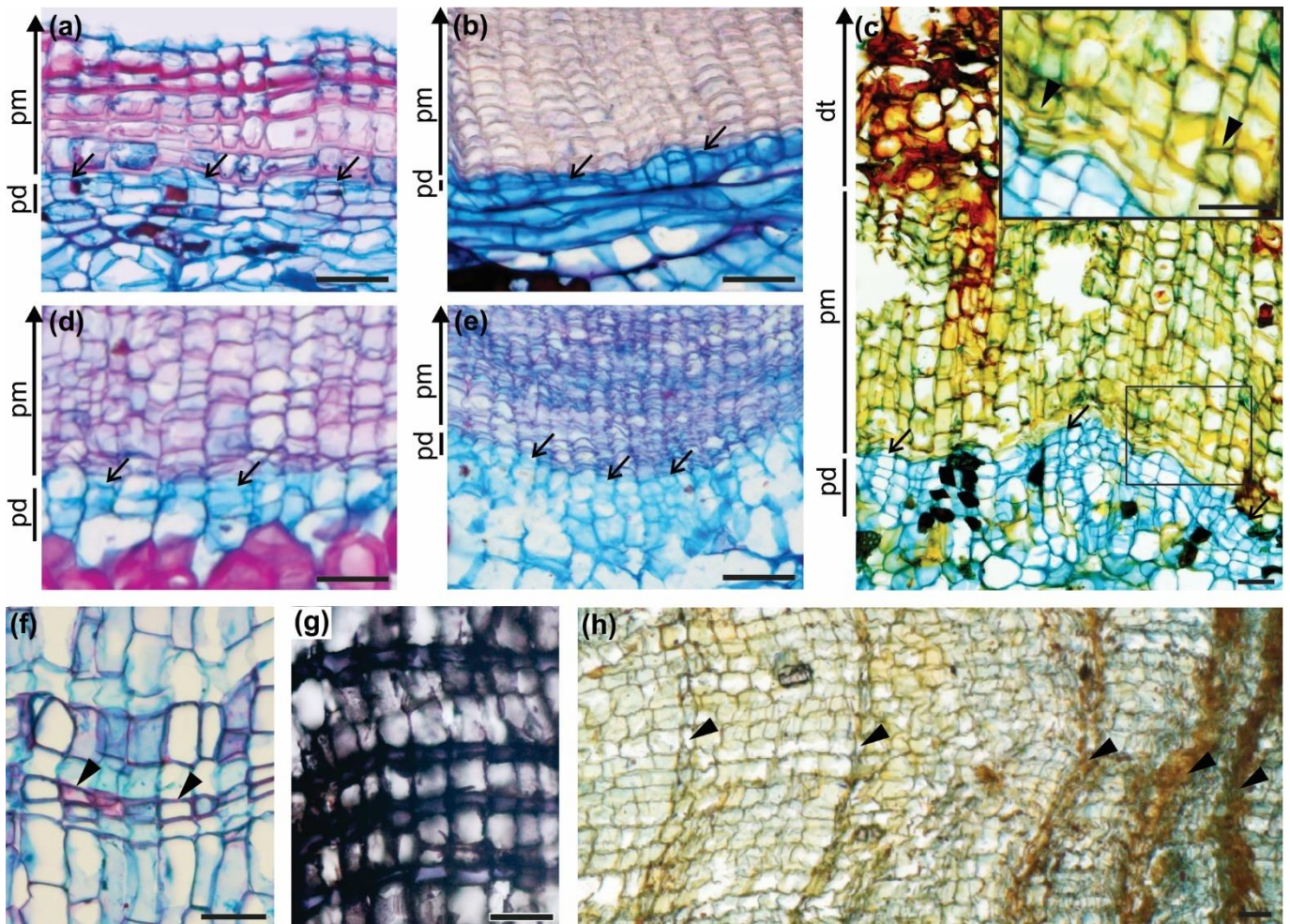
**Figure 1.** Transverse sections of *Casearia sylvestris* showing the full disk and the portion of the disk in anatomical view. In anatomical view, following the IAWA Bark list (Angyalossy *et al.* 2016), bark is made up by the secondary phloem, the innermost periderm comprised by phellogen (pg), phellogen (pd), phellem (pm), and the other periderms with older bark tissues isolated by them (dt). Scale bar = 250 $\mu$ m.



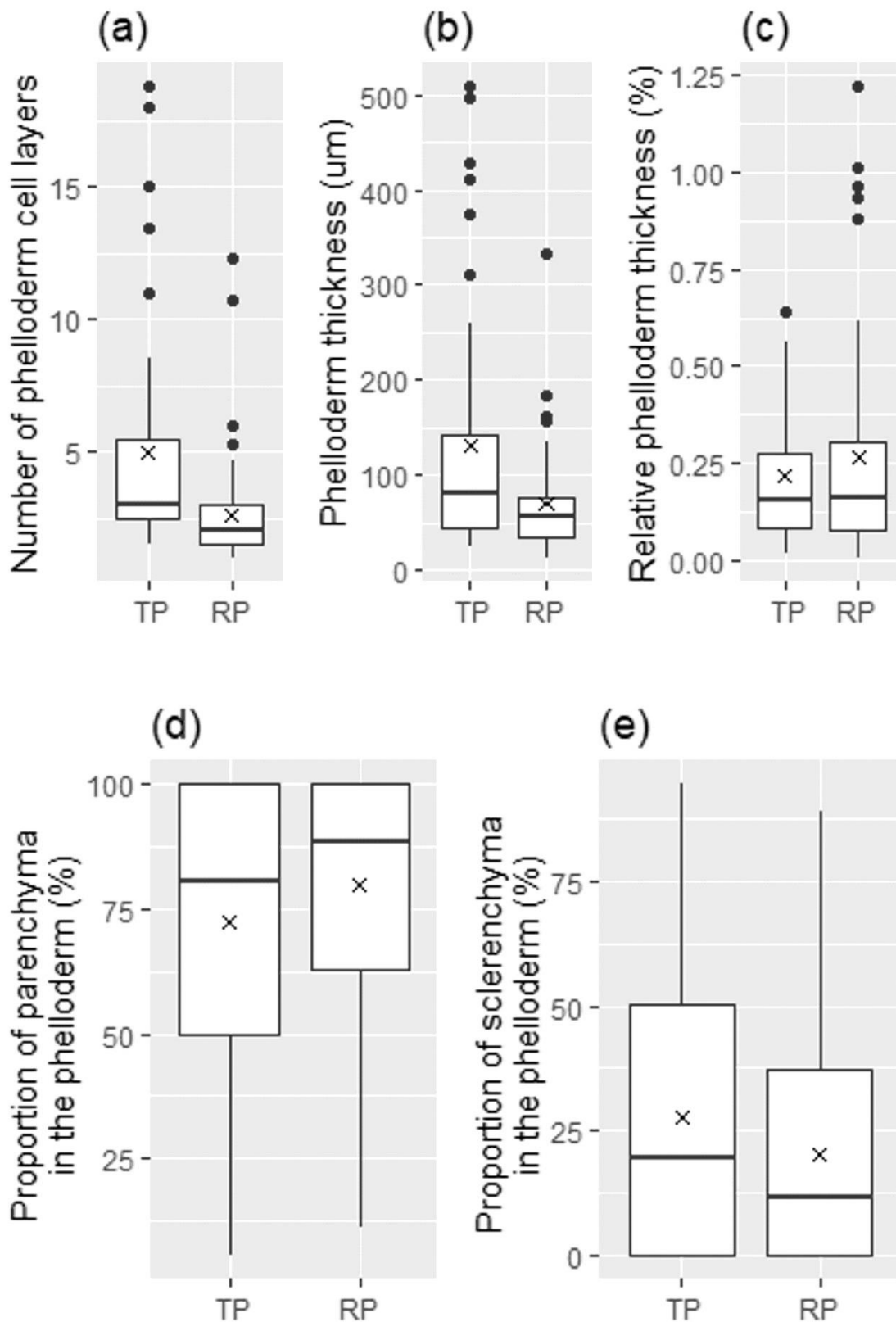
**Figure 2.** Phellem quantitative traits of trunk (TP) and root (RP). (a) Phellem cell area. (b) Phellem cell wall thickness. Thickness (c) and relative thickness (d) of phellem. (e) Number of phellem cell layers. Mean (x).



**Figure 3.** Correlogram of the quantitative traits of phellem, phelloderm and periderm of trunk (TP) and root (RP). The pie graph shows the *Rho-values* of Spearman correlation with a 5% level of significance.

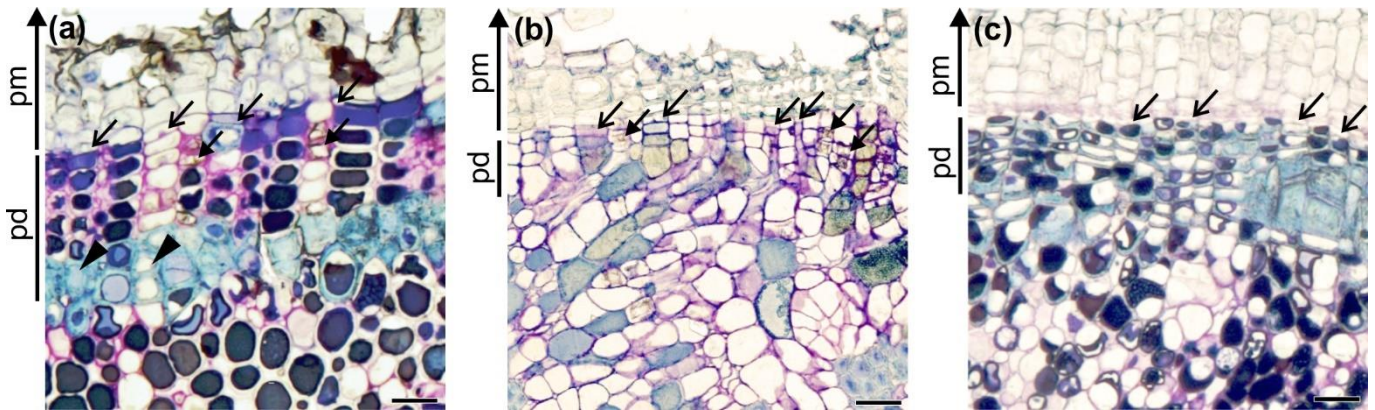


**Figure 4.** Anatomy of trunk (TP) and root (RP) periderms of species in the Brazilian savanna. (a-e) Periderm showing phellem (pm), phellogen (open arrow) and phelloderm (pd). (a-c) *Casearia sylvestris* with phellem composed by cells with U-shaped wall thickenings in TP (a) and by cells evenly thin-walled in RP (b). When forming a rhytidome (c) it shows in the detail (c, square) the phellem with U-thickened wall cells (arrowhead) mixed with thin-walled cells in TP. (d-e) *Erythroxylum suberosum* with phellem composed by evenly thin-walled cells in both TP (d) and RP (e). (f-h) Phellem. *Myrcia bella* showing phellem with some evenly thick-walled cells (f, arrowhead), and phellem tested with Sudan Black (g) showing stratified phellem alternating bands of suberized cells (in black) and phelloid cells, trunk. (h) *Annona crassiflora* showing growth increments in phellem (arrowhead), trunk. dt = death tissue external to the last periderm. Transverse (a-c, e-g) and radial (d, h) sections. Scale bar (a-h and c detail) = 50µm.

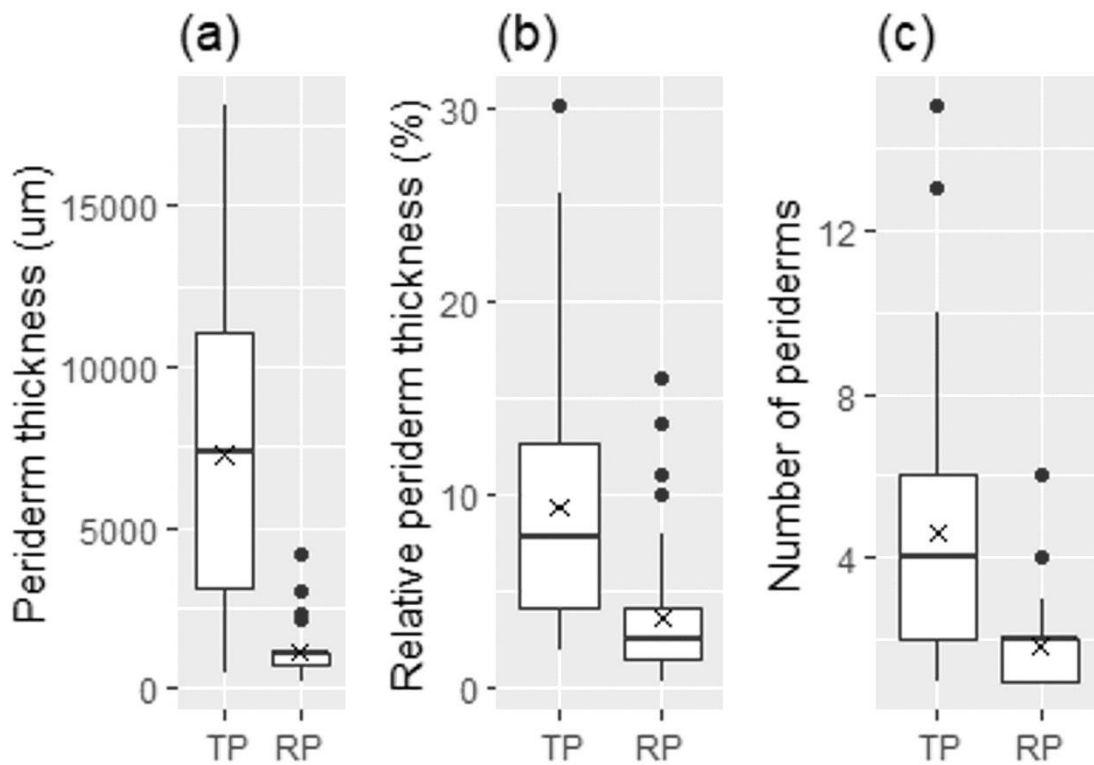


**Figure 5.** Phelloderm quantitative traits of trunk (TP) and root (RP). (a) Number of phelloderm cell layers. Thickness (b) and relative thickness (c) of phelloderm. Proportion of parenchyma (d) and sclerenchyma (e) cells in the phelloderm. Mean (x).

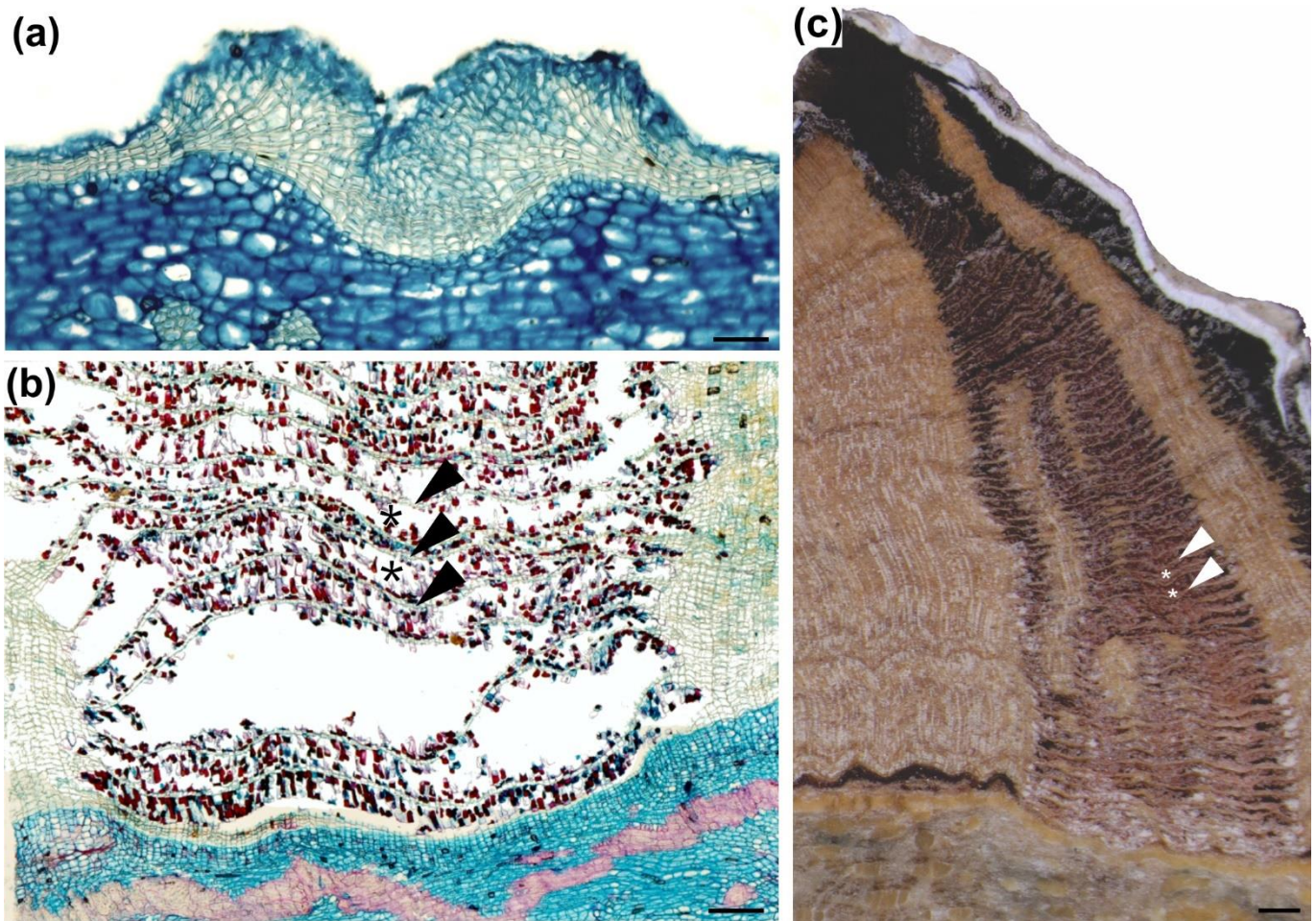




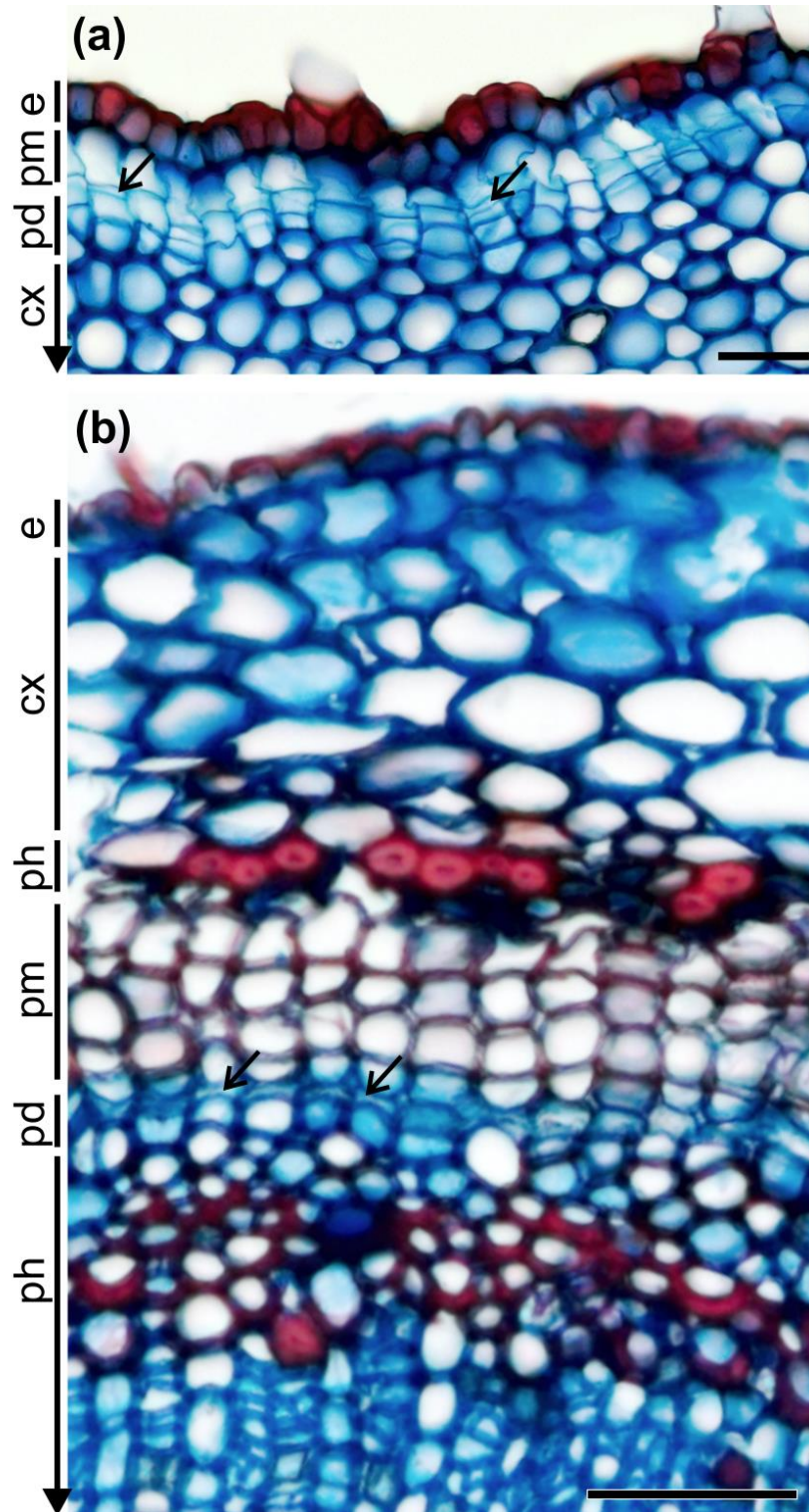
**Figure 6.** Transverse sections showing phellem (pm), phellogen (open arrow) and phelloderm (pd) of species in the Brazilian savanna. (a) *Diospyros hispida* with phelloderm composed by sclerenchyma cells (arrowhead) mixed with parenchyma that may contain crystals (closed arrows), trunk. (b) *Casearia sylvestris* with phelloderm composed only by parenchyma cells that may contain crystals (closed arrows), trunk. (c) *Couepia grandiflora* with phelloderm composed only by sclerenchyma cells, trunk. Scale bar (a-c) = 50µm.



**Figure 7.** Quantitative traits of trunk (TP) and root (RP) periderms. Thickness (a) and relative thickness (b) of periderm. (c) Number of periderms. Mean (x).



**Figure 8.** Transverse sections of lenticels of species in the Brazilian savanna. (a) *Erythroxylum buxus* showing lenticels with filling tissue nonstratified, trunk. (b-c) *Acosmium dasycarpum* showing lenticel with filling tissue stratified, composed of alternating layers of loose filling tissues (\*) and compact tissue (arrowhead) seen microscopically (b) and macroscopically (c), trunk. Scale bar (a) = 50 $\mu$ m, (b) = 200 $\mu$ m, (c) = 0.5mm.



**Figure 9.** Transverse sections of periderm ontogeny of species in the Brazilian savanna. (a) *Aegiphila verticillata* with superficial origin in the subepidermal layer. (b) *Myrcia bella* with deep-seated origin. e=epidermis, pm=phellem, arrow=phellogen, pd=phelloderm, cx=cortex and ph=phloem. Scale bar (a-b) = 50µm.

**Comprovante de Submissão**

# Submission Confirmation

---



Thank you for your submission

---

**Submitted to**

Plant, Cell & Environment

**Manuscript ID**

PCE-19-0100

**Title**

Is the periderm plastic? A study of trunk and root periderm in the Brazilian savannah species

**Authors**

Vergilio, Paula

Rosell, Julieta

Marcati, Carmen

**Date Submitted**

31-Jan-2019

---

## **CAPÍTULO 3**

---

---

## 1 **Funções da casca em caules e raízes de espécies na savana brasileira: o que indicam as** 2 **características macroscópicas e microscópicas da casca?**

3  
4 Paula C. B. Vergílio<sup>1,\*</sup>, Julieta A. Rosell<sup>2</sup>, Carmen R. Marcati<sup>3</sup>

5  
6 <sup>1</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências de Botucatu, Câmpus de  
7 Botucatu, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Rua Prof. Dr.  
8 Antônio Celso Wagner Zanin, 250, 18618-970, Distrito de Rubião Junior, Botucatu, São  
9 Paulo, Brasil.

10 <sup>2</sup>Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, Laboratorio Nacional de  
11 Ciencias de la Sostenibilidad, CP 04510, Ciudad de México, México.

12 <sup>3</sup>Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências Agronômicas, Câmpus de  
13 Botucatu, Laboratório de Anatomia da Madeira, Avenida Universitária, 3780, 18610-034,  
14 Botucatu, São Paulo, Brasil.

15 \*Autor de correspondência. Email: paulavergilio@yahoo.com.br

### 16 17 **Resumo**

18 1. A casca, que reúne todos os tecidos externos ao câmbio vascular, apresenta múltiplas  
19 funções que impactam na sobrevivência da planta, incluindo proteção contra patógenos,  
20 herbívoros e fogo, suporte mecânico, armazenamento de substâncias e condução de  
21 fotoassimilados. Contudo, não está claro se essas funções variam quando comparada a casca  
22 de caules e raízes. As funções da casca podem ser indicadas pelas suas características  
23 macroscópicas e microscópicas.

24 2. Coletamos a casca de caules e raízes de 15 espécies de árvores e arbustos da savana  
25 brasileira e investigamos suas características macroscópicas (espessura, densidade e  
26 quantidade de substâncias) e microscópicas (espessura, proporção e tamanhos de tecidos e  
27 células). Correlacionamos as características macroscópicas e microscópicas da casca entre si e  
28 entre caules e raízes, de modo a encontrar as melhores características que indicam as funções  
29 da casca, bem como as principais funções da casca em cada órgão.

30 3. Quando correlacionamos as características macroscópicas e microscópicas da casca entre  
31 si, encontramos que tanto a espessura relativa da casca externa quanto a densidade da casca  
32 externa indicam proteção contra fogo, herbívoros e patógenos. Já a densidade da casca interna  
33 indica tanto suporte mecânico quanto sobrevivência em termos de armazenamento de amido.  
34 Contudo, o uso tanto da espessura relativa da casca interna quanto da espessura relativa do

35 floema secundário condutor como indicadores de armazenamento de substâncias e condução  
36 potencial de fotoassimilados, respectivamente, precisam de maiores esclarecimentos.

37 4. Ao relacionarmos as características macroscópicas e microscópicas da casca entre caules e  
38 raízes, observamos que a casca externa do caule possui maior espessura relativa e menor  
39 densidade indicando maior proteção contra o fogo, enquanto a casca interna da raiz possui  
40 maior quantidade de carboidratos não-estruturais que é uma característica importante para  
41 sobrevivência da planta na savana brasileira.

42 5. As correlações entre as características macroscópicas e microscópicas ajudam a entender a  
43 complexidade de funções da casca, de modo a selecionar os melhores indicadores para cada  
44 função. A casca tem papel importante nas funções relacionadas à sobrevivência da planta no  
45 ambiente, como a resistência da planta contra o fogo da savana brasileira.

46

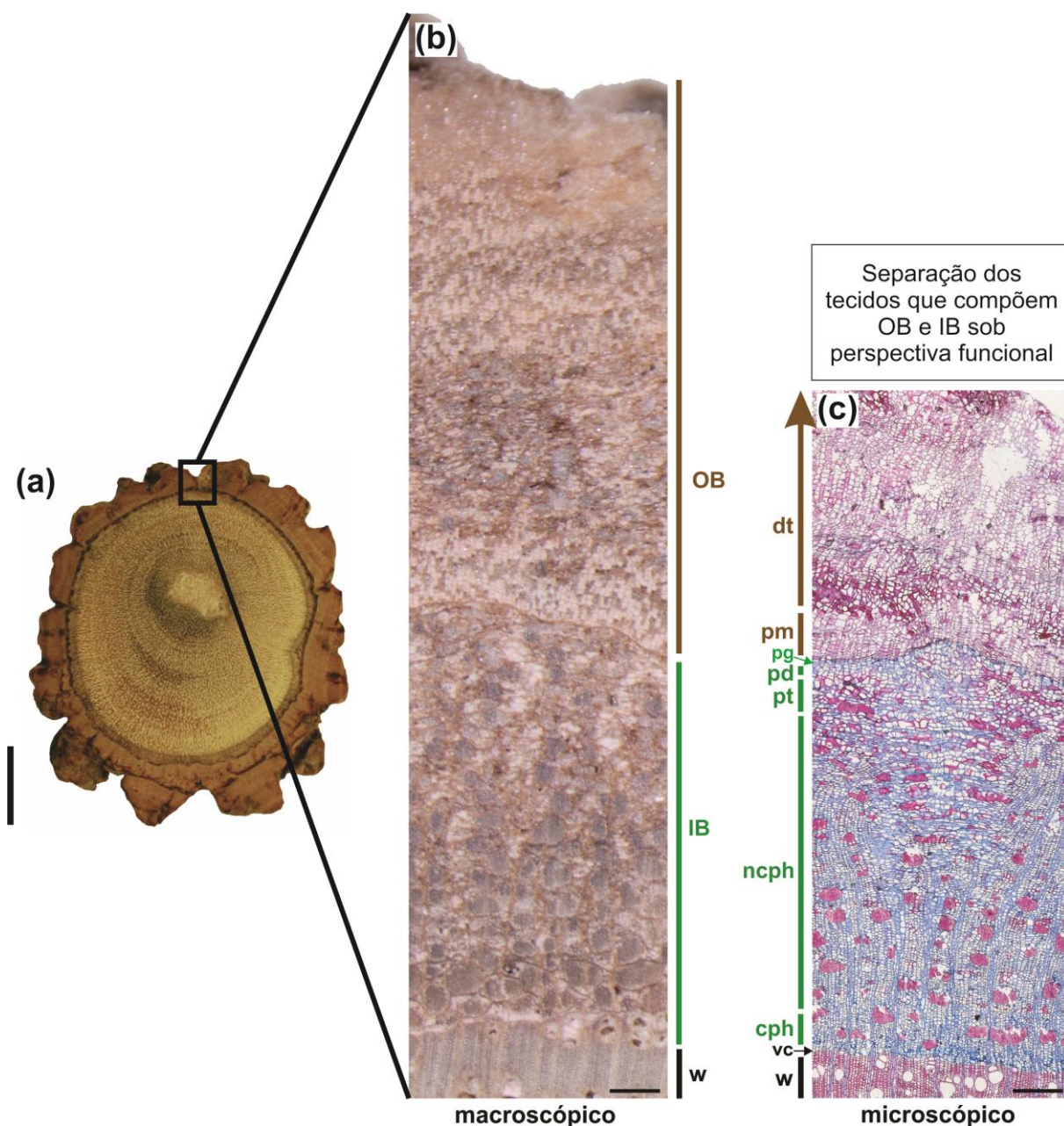
47 **Palavras-chave:** Traços funcionais da casca, espessura da casca, densidade da casca, células  
48 parenquimáticas, células esclerenquimáticas, tubos crivados, células do felema, Cerrado

49

## 50 1. Introdução

51 A casca é um sistema biológico complexo que reúne todos os tecidos externos ao  
52 câmbio vascular e reveste toda a planta, desde os ramos até a raiz, além de desempenhar  
53 diversas funções (Srivastava, 1964; Evert, 2006). Em crescimento secundário, sob perspectiva  
54 anatômica, a casca é composta por uma região interna que abrange o floema secundário (não-  
55 condutor e condutor) e, quando presentes, os tecidos primários (floema primário e córtex), e  
56 por uma região externa que abrange os tecidos feloderme, felogênio e felema, que juntos  
57 formam a periderme ou ritidoma quando se desenvolvem sucessivas peridermes (Srivastava,  
58 1964; Evert, 2006; Angyalossy et al., 2016). Contudo, sob perspectiva funcional, que  
59 abordamos neste trabalho, a casca interna inclui também a feloderme e o felogênio recém  
60 formados (Rosell, Castorena, Laws & Westoby, 2015; Rosell, 2016), cujas correspondências  
61 estão resumidas na Fig. 1. A quantidade de carbono necessária para a construção dos tecidos  
62 da casca pode ser considerável (Hölttä, Mencuccini & Nikinmaa, 2009), o que indica a  
63 importância das funções da casca na planta. As funções da casca incluem proteção contra  
64 patógenos, herbívoros e fogo (Franceschi, Krokene, Christiansen & Krekling, 2005; Evert,  
65 2006; Graves, Rifai & Putz, 2014; Rosell, Gleason, Méndez-Alonzo, Chang & Westoby,  
66 2014; Richardson et al., 2015), suporte mecânico (Niklas, 1999), armazenamento de  
67 compostos orgânicos, nutrientes e água (Srivastava, 1964; Evert, 2006; Mercadante-Simões,  
68 et al., 2014; Rosell, et al., 2014), transporte de açúcares, lipídios, proteínas, hormônios,  
69 macronutrientes, micronutrientes e água (Srivastava, 1964; Evert, 2006), fotossíntese (Pfanz

70 & Aschan, 2001) e cicatrização após danos (Franceschi et al., 2005; Evert, 2006).



71

72 **Fig. 1.** Cortes transversais mostrando disco completo de um caule (a), porção do disco em  
 73 visão macroscópica (b) e porção do disco em vista microscópica (c). Em visão macroscópica  
 74 (b), observamos a casca interna (IB, verde) e a casca externa (OB, marrom). Em vista  
 75 microscópica e sob perspectiva funcional (c), observamos a casca interna composta por  
 76 floema secundário condutor (cph) e não-condutor (ncph), tecidos primários (pt), feloderme  
 77 (pd) e felogênio (pg) e a casca externa composta por felema (pm) e tecidos mortos ao  
 78 último felema formado (dt). (a) Disco do caule de *Casearia sylvestris*. (b, c) Cortes do caule  
 79 de *Aegiphila verticillata*. vc = cambio vascular. w = madeira. Barras=0,5mm.

80



81 Embora as funções da casca sejam bem conhecidas, pouco se sabe sobre suas  
82 variações quando comparados caules e raízes. O caule está exposto à atmosfera e tem funções  
83 de elevação e suporte da planta para a fonte de energia, enquanto a raiz está exposta ao solo e  
84 tem funções de fixar a planta ao solo, armazenar substâncias e absorver e conduzir água,  
85 macronutrientes e micronutrientes (Chelle, 2005; Evert & Eichhorn, 2013). Contudo, não está  
86 claro se as diferentes funções de caules e raízes refletem e impactam nas diferentes funções da  
87 casca em cada órgão. Trabalhos com análise da estrutura da casca mostram evidências de que  
88 a casca do caule confere maior proteção contra patógenos, herbívoros e fogo (Blunden, Kyi &  
89 Jewers, 1974; Machado, Marcati, Morretes & Angyalossy, 2005; Trockenbrodt, 1995; Graves  
90 et al., 2014) e maior suporte mecânico (MacDaniels, 1918; Trockenbrodt, 1995; Vergílio,  
91 Silva, Blagitz, Longo & Marcati, 2017), enquanto a casca da raiz detém maior  
92 armazenamento de substâncias (MacDaniels, 1918; Palhares, Paula, Pereira & Silveira, 2007).  
93 Portanto, há uma provável diferença de funções da casca do caule e da raiz que vai de  
94 encontro com as respectivas funções de cada órgão, conjectura investigada neste trabalho.

95 As funções da casca podem ser inferidas utilizando traços funcionais observados  
96 macroscopicamente e microscopicamente. Traços funcionais são quaisquer características do  
97 organismo que impacte seu crescimento, reprodução e sobrevivência (Violle et al., 2007;  
98 Laureto, Cianciaruso & Samia, 2015). Os principais traços funcionais estudados da casca são  
99 as características macroscópicas de espessura, densidade e quantidade de água (Bauer, Speck,  
100 Blömer, Bertling & Speck, 2010; Lawes, Richards, Dathe & Midgley, 2011; Rosell et al.,  
101 2014) que podem se relacionar entre si indicando similaridades ou divergências de funções  
102 (Rosell et al., 2015). Por exemplo, a correlação negativa entre a quantidade da água e a  
103 densidade indica o *trade-off* entre armazenamento e suporte mecânico na casca (Rosell et al.,  
104 2014). A função destas características macroscópicas é usualmente induzida da função das  
105 características microscópicas. Por exemplo, como a densidade está positivamente relacionada  
106 à lignificação e espessamento das células esclerenquimáticas (Chave et al., 2009) e a principal  
107 função destas células é o suporte (Evert, 2006), a densidade indica, portanto, suporte  
108 mecânico (Rosell et al., 2014). Embora permitam indubitáveis compreensões sobre a ecologia  
109 da casca (veja Graves et al., 2014; Pausas, 2015; Rosell et al., 2014; Rosell et al., 2015;  
110 Richardson et al., 2015; Rosell, 2016), as correlações entre característica macroscópicas e  
111 microscópicas ainda permanecem escassas para a casca, enquanto que para a madeira tais  
112 correlações tem sido melhor estabelecidas (veja a revisão de Chave et al., 2009). No entanto,  
113 estudos prévios que compararam a casca em diferentes ambientes e órgãos mostraram que  
114 características microscópicas como células de paredes suberizadas, células  
115 esclerenquimáticas, células parenquimáticas e tubos crivados são bons traços funcionais

116 (Blagitz, 2017; Vergílio & Marcati, 2017; Vergílio et al., 2017). Neste trabalho, associamos  
 117 características macroscópicas e microscópicas e avaliamos seu uso como indicadores das  
 118 funções da casca. A integração entre características macroscópicas e microscópicas com a  
 119 função da casca é vital para compreender a complexidade da casca como um sistema  
 120 biológico (Srivastava, 1964).

121 Neste estudo, investigamos características macroscópicas (espessura, densidade e  
 122 quantidade de substâncias) e microscópicas (espessura, proporção e tamanhos de tecidos e  
 123 células) da casca de caules e raízes de 15 espécies de árvores e arbustos da savana brasileira.  
 124 Ao correlacionar características macroscópicas e microscópicas entre si, esperamos encontrar  
 125 correlações positivas quando funções semelhantes e correlações negativas quando funções  
 126 distintas. Testamos as características macroscópicas separadamente na casca externa e na  
 127 casca interna de modo a corresponder a localização das células com funções correspondentes.  
 128 Ao comparar as características macroscópicas e microscópicas do caule e da raiz, esperamos  
 129 que a casca apresente características que indiquem as principais funções de cada órgão. As  
 130 conjecturas testadas estão resumidas na Tabela 1. Ademais, devido às diferentes funções  
 131 esperadas em cada órgão, investigamos também se há diferenças na alocação de carbono na  
 132 casca do caule ou na casca da raiz. Este é, provavelmente, o primeiro trabalho que compara  
 133 características macroscópicas e microscópicas da casca entre si e entre órgãos em uma  
 134 comunidade de plantas da savana brasileira.

135  
 136 **Tabela 1.** Funções investigadas na casca do caule e da raiz com as respectivas características  
 137 macroscópicas e microscópicas que as indicariam, bem como se as correlações entre as  
 138 características macroscópicas e microscópicas seriam positivas [+] ou negativas [-].

Órgão	Região da casca	Função	Características macroscópicas	Características microscópicas
Caule	Casca externa	Proteção	Densidade da casca externa [-] Espessura da casca externa [+] Número de peridermes [+]  (Bauer et al., 2010; Graves et al., 2014; Richardson et al., 2015; Rosell, 2016)	Número de camadas de células do felema [+] Espessura da parede das células do felema [+]  (Machado et al., 2005; Evert, 2006; Vergílio & Marcati, 2017; Blagitz et al., 2019)
	Casca interna	Suporte mecânico	Densidade [+]  (Rosell et al., 2014)	Proporção de células esclerenquimáticas [+]  (Machado et al., 2005; Evert, 2006; Nakagawa et al., 2012; Vergílio & Marcati, 2017; Vergílio et al., 2017)

Raiz	Casca interna	Armazenamento de substâncias	<p>Espessura da casca interna [+]                  Quantidade de água, açúcares solúveis, amido, nitrogênio e fósforo [+]</p> <p>(Graves et al., 2014; Pausas, 2015; Rosell et al., 2014; Rosell, 2016)</p>	<p>Proporção de células parenquimáticas [+]</p> <p>(Machado et al., 2005; Evert, 2006; Mercadante-Simões et al., 2014; Vergílio et al., 2017; Clair et al., 2018)</p>
		Condução de fotoassimilados	<p>Espessura do floema condutor [+]</p> <p>(Vergílio &amp; Marcati, 2017)</p>	<p>Proporção de elementos de tubo crivado [+]                  Diâmetro dos elementos de tubo crivado [+]</p> <p>(Evert, 2006; Vergílio &amp; Marcati, 2017)</p>

139

140 **2. Material e Métodos**

141 **2.1. Terminologia adotada**

142 Embora seja amplamente aceito que a casca reúne todos os tecidos externos ao câmbio  
 143 vascular (Srivastava, 1964; Evert, 2006; Graves et al., 2014; Pausas, 2015; Rosell et al., 2015;  
 144 Angyalossy et al., 2016; Rosell, 2016), a terminologia da casca varia de acordo com a  
 145 perspectiva anatômica ou funcional. Sob perspectiva anatômica, da região externa para a  
 146 interna, a casca em crescimento secundário é composta por tecidos mortos externos ao felema  
 147 (se presentes), felema, felogênio, feloderme, tecidos primários (floema primário e córtex,  
 148 quando retidos no corpo secundário) e floema secundário (Fig. 1; Srivastava, 1964; Evert,  
 149 2006; Angyalossy et al., 2016). O floema secundário mais interno possui tubos crivados  
 150 funcionais e células companheiras turgidas sendo chamado de floema secundário condutor,  
 151 mas quando os tubos crivados cessam sua função ele é chamado de floema secundário não-  
 152 condutor (Fig. 1; Angyalossy et al., 2016), sendo que a porção não-condutora geralmente  
 153 ocupa a maior parte do floema secundário (Fig. 1; Evert, 2006). Felema, felogênio e  
 154 feloderme compõe a periderme e, quando há mais de uma periderme na planta, o conjunto de  
 155 todas as peridermes (incluindo a mais interna) e tecidos mortos isolados por elas recebe o  
 156 nome de ritidoma (Evert, 2006; Angyalossy et al., 2016). O ritidoma pode ser denominado de  
 157 casca externa, enquanto o floema secundário e os tecidos primários podem ser denominados  
 158 de casca interna (Evert, 2006; Angyalossy et al., 2016). Contudo, sob perspectiva funcional, a  
 159 casca interna também inclui, além do floema secundário e dos tecidos primários (quando  
 160 existentes), a feloderme e o felogênio recém-formados, enquanto a casca externa reúne o  
 161 último felema formado e, quando a planta forma mais de uma periderme, os demais tecidos  
 162 externos a ele (Fig. 1; Graves et al., 2014; Pausas, 2015; Rosell et al., 2015; Rosell, 2016).  
 163 Como o objetivo deste trabalho é traçar correlações funcionais entre as características

164 macroscópicas e microscópicas, adotamos os termos sob perspectiva funcional. As devidas  
165 correspondências entre os termos utilizados neste trabalho estão resumidos na Fig. 1.

166

## 167 2.2. Área de estudo

168 O ambiente de estudo foi a savana brasileira, ou Cerrado, que é a savana mais rica do  
169 mundo e abriga mais 12 mil espécies de plantas, sendo mais de 4 mil espécies endêmicas  
170 (Forzza et al., 2012). Estudamos uma comunidade de plantas do cerrado *sensu stricto*, que é  
171 caracterizado por estrato herbáceo interrompido por árvores e arbustos em diferentes  
172 densidades (Oliveira & Marquis, 2002).

173 A área de estudo é uma reserva particular de cerrado *sensu stricto* da Estância Santa  
174 Catarina, Rubião Junior, Botucatu, São Paulo, Brasil (22°54'51"S, 48°30'13"W). O clima da  
175 área é Cfa (Alvares, Stape, Sentelhas, Gonçalves & Sparovek, 2013), ou seja, subtropical  
176 úmido de verão quente. A temperatura média anual é de 21°C e a precipitação média anual,  
177 que se concentra na estação chuvosa (setembro-abril), é de 1507 mm. O histórico de fogo não  
178 está documentado, mas observamos evidências de fogo na área, como cascas queimadas. O  
179 solo é arenoso com pouca matéria orgânica (MO = 16 g/dm<sup>3</sup>), baixas concentrações de fósforo  
180 (P<sub>resina</sub> = 3 mg/dm<sup>3</sup>) e ácido (pH 4,0) devido às altas concentrações de alumínio (Al = 23  
181 mmolc/dm<sup>3</sup>). Os dados climáticos do período de 10 anos anteriores às coletas (2005–2015)  
182 foram obtidos na Estação Meteorológica à 15 km da área de estudo e as análises de solo foram  
183 realizadas no Departamento de Ciência do Solo, ambos pertencentes à UNESP de Botucatu,  
184 São Paulo, Brasil.

185

## 186 2.3. Seleção das espécies e amostragem

187 Selecionamos 15 espécies (Tabela 2) dentre as mais representativas e abundantes da  
188 área de estudo, de maneira a maximizar a filogenia e representar hábitos arbóreos e arbustivos  
189 das plantas lenhosas. Considerando que as 15 espécies evoluíram de maneira independente  
190 sob as mesmas pressões seletivas, as similaridades nas características da casca sugerem  
191 adaptações ao ambiente de estudo (Olson & Arroyo-Santos, 2015). Selecionamos 3 indivíduos  
192 de cada espécie e coletamos a casca do caule (principal ou ramo) à 50-60 cm acima do solo e  
193 a casca da raiz (principal ou secundária) à 15-30 cm escavadas abaixo do solo. O tamanho da  
194 amostra variou de acordo com o diâmetro do órgão (Tabela 2), sendo que em diâmetros  
195 menores que 5 cm nós coletamos o disco inteiro e em diâmetros maiores que 5 cm nós  
196 coletamos porções de aproximadamente 7 x 10 cm<sup>2</sup> e profundidade variável de modo a conter  
197 toda a casca. Nós amostramos a casca pelo método não-destrutivo, utilizando serrote, martelo  
198 e formão. As coletas ocorreram durante a estação seca (junho-julho/2015) e início da estação

199 chuvosa (outubro/2014). Vouchers foram depositados no Herbário “Irina Delanova de  
200 Gemtchujnicov” (BOTU) e amostras de casca e madeira foram depositadas na Xiloteca  
201 “Profa. Dra. Maria Aparecida Mourão Brasil” (BOTUw), ambos pertencentes à UNESP de  
202 Botucatu, São Paulo, Brasil.

203

204 **Tabela 2.** Características (altura e diâmetro) e hábito das espécies amostradas na savana  
205 neotropical brasileira.

Espécie	Família	Altura (m)†	Diâmetro do caule (cm) †	Diâmetro da raiz (cm) †	Hábito
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Benth.) Yakovlev	Leguminosae	4,5 ± 1,8 (3 – 6,5)	13,3 ± 3,1 (11,1 - 16,9)	2,8 ± 1,1 (1,6 - 3,8)	Árvore
<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.	Lamiaceae	4,3 ± 1,2 (3 – 5)	14,7 ± 6,8 (9,2 - 22,3)	3,6 ± 2,2 (1,3 - 5,7)	Árvore
<i>Annona crassiflora</i> Mart.	Annonaceae	3,8 ± 1,0 (3 – 5)	15,7 ± 4,0 (11,8 - 19,7)	8,8 ± 1,3 (7,3 - 9,5)	Árvore
<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	Caryocaraceae	1,8 ± 0,3 (1,5 – 2)	5,7 ± 4,0 (2,5 - 10,2)	12,4 ± 3,5 (8,9 - 15,9)	Arbusto
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	2,3 ± 0,2 (2,1 – 2,5)	4,7 ± 3,4 (2,5 - 8,6)	1,5 ± 0,4 (1,3 - 1,9)	Arbusto
<i>Couepia grandiflora</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook. f.	Chrysobalanaceae	3,1 ± 0,8 (2,5 – 4)	12,5 ± 1,8 (10,8 - 14,3)	11,9 ± 0,7 (11,5 - 12,7)	Árvore
<i>Diospyros hispida</i> A. DC.	Ebenaceae	2,7 ± 0,3 (2,5 – 3)	9,2 ± 0,8 (8,6 - 10,2)	7,5 ± 0,8 (6,7 - 8,3)	Árvore
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns	Malvaceae	4,6 ± 1,4 (3 – 5,8)	19,3 ± 4,1 (14,6 - 22,3)	13,6 ± 1,6 (12,1 - 15,3)	Árvore
<i>Erythroxylum buxus</i> Peyr.	Erythroxylaceae	2,2 ± 0,7 (1,8 – 3)	2,7 ± 0,5 (2,2 - 3,2)	2,2 ± 0,3 (1,9 - 2,5)	Arbusto
<i>Erythroxylum</i> <i>suberosum</i> A. St.-Hil.		2,7 ± 0,8 (2 – 3,5)	9,7 ± 2,7 (8,0 - 12,7)	2,7 ± 1,6 (1,6 - 4,5)	Árvore
<i>Myrcia bella</i> Cambess.	Myrtaceae	4,5 ± 0,9 (4 – 5,5)	11,9 ± 0,9 (10,8 - 12,4)	5,7 ± 4,4 (1,9 - 10,5)	Árvore
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.		2,1 ± 0,1 (2 – 2,2)	2,9 ± 0,3 (2,5 - 3,2)	1,8 ± 0,5 (1,3 - 2,2)	Arbusto
<i>Piptocarpha</i> <i>rotundifolia</i> (Less.) Baker	Asteraceae	3,0 ± 0,5 (2,5 – 3,5)	14,6 ± 6,1 (7,6 - 18,8)	7,5 ± 5,6 (2,2 - 13,4)	Árvore
<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	Vochysiaceae	5,8 ± 1,3 (4,5 – 7)	26,7 ± 8,1 (17,8 - 33,7)	13,5 ± 16,0 (2,5 - 31,8)	Árvore
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	3,0 ± 0,9 (2,5 – 4)	6,3 ± 2,6 (3,5 - 8,6)	6,6 ± 4,5 (1,9 - 10,8)	Árvore

206 † Média ± Desvio padrão (menor valor – maior valor)

207

## 208 2.4. Análises macroscópicas

209 Da porção da casca destinada às análises macroscópicas, nós subdividimos-na em três  
210 pedaços. O primeiro pedaço de casca foi utilizado para análises estruturais, o segundo para

211 densidade e quantificação de água, enquanto o terceiro para quantificação de amido, açúcares  
212 solúveis, nitrogênio, fósforo e carbono.

213 Para as análises estruturais, utilizamos as cascas recém coletadas e medimos, em seção  
214 transversal, as espessuras absolutas da casca total, da casca externa e da casca interna, com o  
215 auxílio de um paquímetro. Calculamos a espessura relativa dividindo a espessura absoluta  
216 pelo diâmetro do disco de madeira, como sugerido por Midgley & Lawes (2016). Após as  
217 medições, secamos a casca ao ar livre e polimos em série de lixas. Utilizamos a casca seca e  
218 polida para quantificar o número de peridermes por ritidoma, com o auxílio do  
219 estereomicroscópio Olympus SZX7 acoplado com câmera digital Olympus SC100 e software  
220 Olympus cellSens Standard.

221 Para densidade e quantificação de água, utilizamos porções com a casca total e  
222 porções somente da casca interna. Os dados da casca externa foram obtidos subtraindo a casca  
223 interna da casca total. Medimos a massa e o volume das cascas úmidas em balança analítica,  
224 secamos as cascas em estufa à 105°C durante quatro dias e medimos a massa das cascas secas  
225 em balança analítica. Calculamos a quantidade de água da casca interna pela divisão da massa  
226 de água perdida (massa úmida – massa seca) pela massa úmida e a densidade básica da casca  
227 externa e interna pela divisão da massa seca pelo volume úmido (Walker, 2006).

228 Para a quantificação de amido, açúcares solúveis, nitrogênio e fósforo e carbono,  
229 utilizamos apenas a casca interna. Secamos a casca interna em estufa entre 60 e 65°C,  
230 moemos em um moinho minimill Thomas Scientific e peneiramos na malha #60. Extraímos o  
231 amido em ácido clorídrico 1,1% (Chapotin, Razanameharizaka & Holbrook, 2006,  
232 modificado) e os açúcares solúveis em etanol 80% (Chow & Landhäusser, 2004, modificado)  
233 e os quantificamos com a reação de antrona em ácido sulfúrico 80% (Yemm & Willis, 1954),  
234 cujas absorbâncias foram lidas a 630 nm. O nitrogênio foi extraído por digestão em ácido  
235 sulfúrico e destilação em arraste de vapor e quantificado por titulação. O fósforo foi extraído  
236 por digestão úmida com ácidos nítrico e perclórico (2:1) e quantificado através do complexo  
237 amarelo molibdovanadofosfórico. O carbono foi quantificado por combustão seca a 900°C em  
238 analisador automático Shimadzu TOC-5050A. As análises de nitrogênio, fósforo e carbono  
239 foram realizadas pelo Laboratório de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental, Colegio de  
240 Postgraduados, Montecillo, México.

241

## 242 **2.5. Análises microscópicas**

243 Da porção da casca destinada às análises microscópicas, nós subdividimos-na em  
244 vários corpos de prova de aproximadamente 1 cm<sup>3</sup>, fixamos em Karnovsky (1965,  
245 modificado) por aproximadamente 2 dias e armazenamos em álcool 70% (Johansen, 1940).

246 Utilizamos estes corpos de prova nas técnicas de Polietilenoglicol e Historesina<sup>®</sup>, duas  
247 técnicas anatômicas complementares que permitem a análise microscópica completa da casca.  
248 Na técnica de Polietilenoglicol (PEG) utilizamos quatro corpos de prova e os incluímos em  
249 PEG 1500 (Barbosa, Pace, Witovisk & Angyalossy, 2010). Cortamos os corpos de prova  
250 incluídos nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial com 13-16  $\mu\text{m}$   
251 de espessura, utilizando um micrótomo de deslize Reichert 335755. Coramos os cortes  
252 obtidos com dupla coloração de azul de astra aquoso 1% (cora celulose em ausência de  
253 lignina) e fucsina etanólica 1% ou acridinorange aquoso 2% (cora lignina) (1:5, Bukatsch,  
254 1972) e montamos em lâminas permanentes com resina sintética. Já na técnica de  
255 Historesina<sup>®</sup> utilizamos outros quatro corpos de prova e os reduzimos em porções de 0,3  $\text{cm}^3$ ,  
256 os desidratamos em série etanólica crescente e os incluímos em Historesina<sup>®</sup> (Bennett,  
257 Wyrick, Lee & Mcneil, 1976). Obtivemos cortes nos planos transversal, longitudinal  
258 tangencial e longitudinal radial com 5-7  $\mu\text{m}$  de espessura, utilizando um micrótomo rotativo  
259 Leica RM2245. Coramos os cortes obtidos com azul de toluidina 0,05% em tampão fosfato  
260 pH 4,7 (O'Brien, Feder & McCully, 1964) e montamos em lâminas permanentes com resina  
261 sintética.

262         Analisamos todas as lâminas confeccionadas nas duas técnicas nas análises  
263 microscópicas, seguindo as orientações do IAWA Bark List (Angyalossy et al., 2016).  
264 Tiramos fotos dos cortes anatômicos utilizando microscópio Zeiss Axioskop com câmera  
265 digital Zeiss AxioCam MRc e software Zeiss Zen e realizamos as quantificações utilizando o  
266 software ImageJ 1.52a. Medimos o número de camadas de células do felema da última  
267 periderme formada (ou seja, a mais interna) e a espessura da parede das células do felema.  
268 Quantificamos a área dos tubos crivados exclusivamente no floema condutor, e calculamos o  
269 diâmetro dos tubos crivados (Angyalossy et al., 2016). Também quantificamos, em seção  
270 transversal, a espessura absoluta do floema secundário condutor, do floema secundário não-  
271 condutor, dos tecidos primários (quando presentes) e da feloderme. Estimamos a espessura  
272 relativa ao dividir a espessura absoluta pelo diâmetro do disco de madeira, como sugerido por  
273 Midgley & Lawes (2016). Ademais, quantificamos a proporção das células (tubos crivados,  
274 parênquima e esclerênquima) de cada tecido utilizando uma imagem de 1 milímetro de  
275 largura (perpendicular ao raio) e toda a casca interna de comprimento (paralelo ao raio) no  
276 plano transversal. Realizamos as proporções de células com auxílio da mesa digitalizadora  
277 WACOM Cintiq 22HDT e seguimos as orientações de Zieminska, Butler, Gleason, Wright e  
278 Westoby (2013). A proporção de tubos crivados foi realizada apenas no floema secundário  
279 condutor, portanto, o somatório dessa variável na casca interna é igual ao valor no floema  
280 secundário condutor. Embora as células companheiras tenham sido quantificadas juntos com

281 os tubos crivados na medição de proporção de células, nós as consideramos desprezíveis  
 282 devido ao seu tamanho diminuto quando comparadas aos tubos crivados.

283

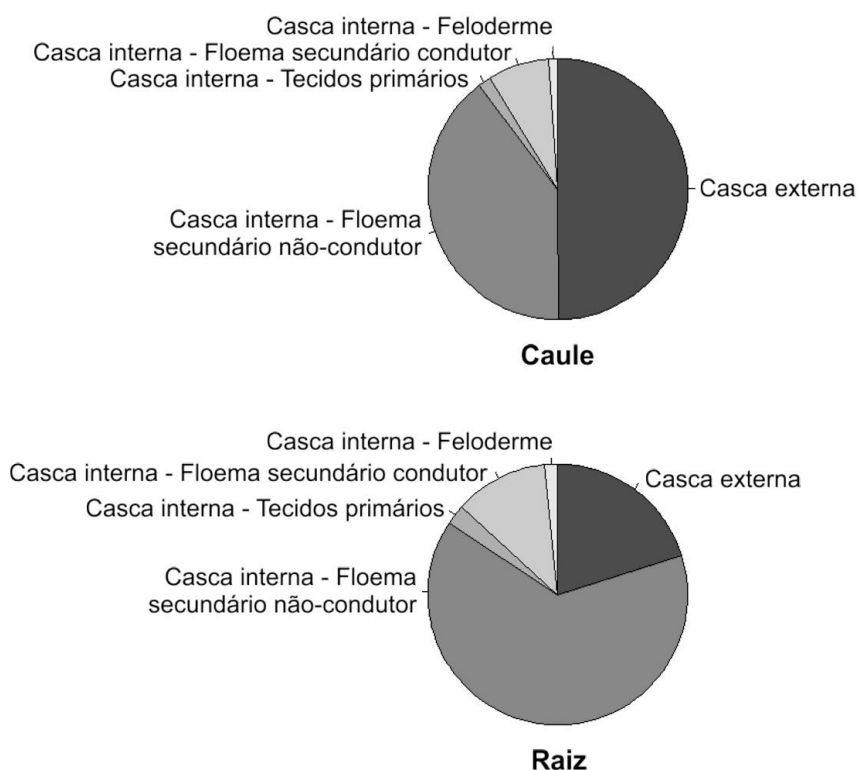
284 **2.6. Análises estatísticas**

285 Após conferir a normalidade dos dados utilizando testes de Shapiro-Wilk e  
 286 histogramas, optamos por analisar os dados utilizando testes não-paramétricos. Para  
 287 correlacionar as características macroscópicas e microscópicas da casca, utilizamos a  
 288 correlação de Spearman com todas as amostras juntas (caule + raiz, n=90), que foram  
 289 apresentados na forma de correlograma com 5% de nível de significância. Já para comparar a  
 290 casca da raiz (n=45) com a casca do caule (n=45), utilizamos teste de Mann-Whitney pareado.  
 291 As análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R version 3.4.3 (R Core Team,  
 292 2017).

293

294 **3. Resultados**

295 A casca do caule possui as espessuras relativas de casca externa e casca interna  
 296 semelhantes (Fig. 2), enquanto a casca da raiz possui menor espessura relativa da casca  
 297 externa e maior espessura relativa da casca interna (Fig. 2). A casca interna é composta  
 298 principalmente pelo floema não-condutor, tanto no caule quanto na raiz (Fig. 2). Os valores  
 299 das espessuras relativas da casca são apresentados na Tabela 3.



300

301 **Fig. 2.** Espessuras relativas da casca externa e dos tecidos da casca interna em caule e raiz de  
 302 espécies da savana brasileira.



**3.1. Correlações entre as características macroscópicas e microscópicas da casca**

Na casca externa, onde analisamos as características de proteção, encontramos que a densidade da casca externa está negativamente correlacionada com a espessura relativa da casca externa, o número de peridermes e o número de camadas de células do felema (Fig. 3). Por outro lado, a espessura relativa da casca externa está positivamente correlacionada com número de peridermes, número de camadas de células do felema, além de também estar correlacionada positivamente com a espessura da parede das células do felema, que não se correlaciona significativamente com a densidade casca (Fig. 3).

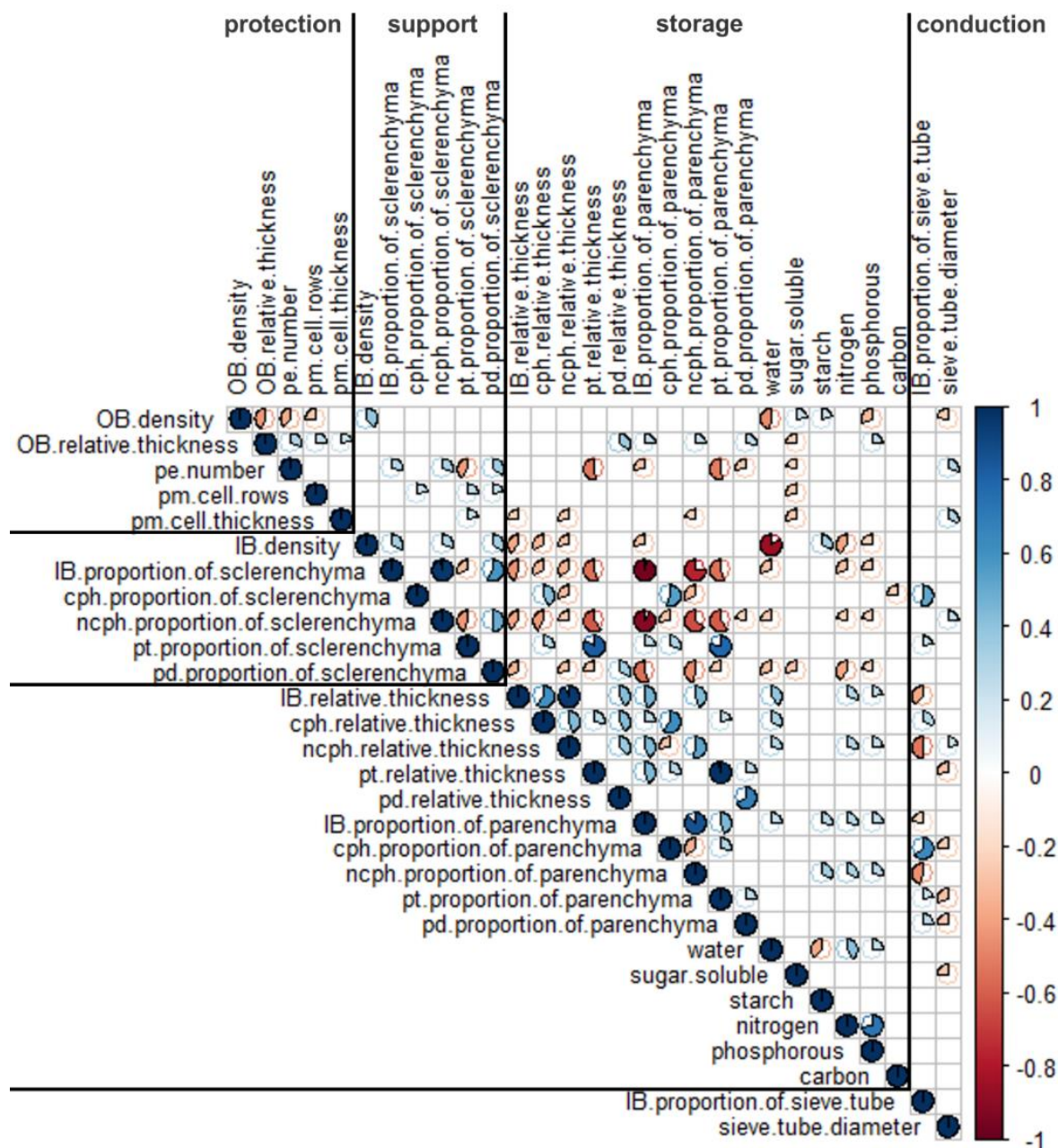
Na casca interna analisamos as características de suporte mecânico e armazenamento de substâncias. Em relação às características de suporte mecânico, a densidade da casca interna se correlaciona positivamente com a proporção de esclerênquima da casca interna (Fig. 3). Já quanto às características de armazenamento, a espessura relativa da casca interna se correlaciona positivamente com a proporção de parênquima da casca interna e com as quantidades de água, nitrogênio e fósforo (Fig. 3), mas não se correlaciona significativamente com a quantidade de carboidratos não-estruturais como açúcares solúveis e amido (Fig. 3).

Observamos que as características de suporte mecânico e armazenamento de substâncias também se correlacionam significativamente entre si. As características de suporte como densidade da casca interna e proporção de esclerênquima da casca interna se correlacionam negativamente com as características de armazenamento como espessura relativa da casca interna, proporção de parênquima da casca interna e quantidades de água, nitrogênio e fósforo (Fig. 3). Ademais, a proporção de esclerênquima na casca interna tem uma forte correlação negativa com a proporção de parênquima (Fig. 3). Contudo, a densidade da casca interna se correlaciona positivamente com a de quantidade de amido (Fig. 3).

Ainda considerando as características de suporte mecânico e armazenamento de substâncias, mas agora analisando os tecidos que compõem a casca interna, observamos diferentes correlações. A espessura relativa do floema secundário não-condutor apresenta as mesmas relações da espessura relativa da casca interna, positiva para características de armazenamento e negativa para características de suporte (Fig. 3). No entanto, a espessura relativa do floema secundário condutor, dos tecidos primários e da feloderme apresentam correlação positiva tanto para a característica de armazenamento de proporção de parênquima quanto a característica de suporte de proporção de esclerênquima (Fig. 3). As espessuras relativas de tecidos primários e feloderme não apresentaram nenhuma correlação com a quantidade de substâncias armazenadas (Fig. 3).

Na casca interna também analisamos as características de condução de fotoassimilados. A espessura relativa do floema secundário condutor, que também é uma

338 característica de armazenamento, está correlacionada positivamente com a proporção de tubos  
 339 crivados (Fig. 3). Já a espessura relativa do floema secundário condutor e o diâmetro dos  
 340 tubos crivados não se correlacionam significativamente entre si (Fig. 3). Da mesma forma,  
 341 não observamos correlação significativa entre a proporção de tubos crivados e o diâmetro dos  
 342 tubos crivados (Fig. 3).



343  
 344 **Fig. 3.** Correlograma das características macroscópicas e microscópicas da casca relacionados  
 345 às funções de proteção, suporte mecânico, armazenamento de substâncias e condução de  
 346 fotoassimilados. Os gráficos de pizza mostram os valores  $Rho$  da correlação de Spearman e  
 347 apenas os valores significativos ( $P < 0.05$ ) foram apresentados. OB = casca externa, pe =  
 348 periderme, pm = felema, IB = casca interna, cph = floema secundário condutor, ncph =  
 349 floema secundário não-condutor, pt = tecidos primários, pd = feloderme.

---

### 350 3.2. Comparação entre a casca do caule e da raiz

351 Na casca externa, analisamos apenas características relacionadas à proteção. A casca  
352 externa do caule é menos densa e relativamente mais espessa que a da raiz (Tabela 3).

353 Ademais, o número de peridermes, o número camadas de células do felema e a espessura da  
354 parede das células do felema são maiores na casca do caule que na da raiz (Tabela 3).

355 Na casca interna, analisamos as características de suporte mecânico, armazenamento  
356 de substâncias e condução de fotoassimilados. Quanto às características de suporte mecânico,  
357 observamos que densidade da casca interna é semelhante entre os órgãos (Tabela 3). Da  
358 mesma forma, a proporção de esclerênquima da casca interna é semelhante entre os órgãos  
359 (Tabela 3). Já quanto aos tecidos da casca interna, a proporção de esclerênquima do floema  
360 secundário não-condutor, que é o tecido de maior evidência na casca interna (Fig. 2), e a  
361 proporção de esclerênquima dos tecidos primários são semelhantes entre os órgãos. Contudo,  
362 a proporção de esclerênquima do floema secundário condutor e da feloderme, que são tecidos  
363 pouco evidentes na casca interna (Fig. 2), são maiores no caule que na raiz (Tabela 3).

364 Em relação às características de armazenamento de substâncias, a espessura relativa da  
365 casca interna, do floema secundário condutor e do floema secundário não-condutor são  
366 maiores na raiz do que no caule (Tabela 3), mas os tecidos primários e a feloderme não  
367 diferem entre os órgãos (Tabela 3). A proporção de parênquima da casca interna e de todos os  
368 seus tecidos é semelhante entre os órgãos (Tabela 3). A quantidade de água, amido e  
369 nitrogênio, bem como a alocação de carbono, que é medida pela quantidade de carbono,  
370 também são semelhantes entre os órgãos (Tabela 3). Já a quantidade de açúcares solúveis foi  
371 maior na raiz, enquanto a quantidade de fósforo foi maior no caule (Tabela 3).

372 Já quanto às características de condução de fotoassimilados, a espessura relativa do  
373 floema secundário condutor, que também é uma característica de armazenamento, é maior na  
374 raiz que no caule (Tabela 3). Contudo, os tubos crivados têm diâmetro e proporção  
375 semelhantes entre caule e raiz (Tabela 3).

376

377 **Tabela 3.** Características macroscópicas e microscópicas da casca relacionados às funções de  
 378 proteção, suporte mecânico, armazenamento de substâncias e condução de fotoassimilados em  
 379 caules e raízes de espécies da savana brasileira. Valores apresentados em mediana (mínimo ±  
 380 máximo).

	Caule	Raiz	U-value	P-value
<b>Proteção</b>				
Densidade da casca externa (g/cm <sup>3</sup> )	0,3 (0,1 - 1,4)	0,5 (0,0 - 1,0)	168	<0,001*
Espessura relativa da casca externa (%)	7,6 (1,7 - 29,9)	2,4 (0,3 - 14,9)	995	<0,001*
Número de peridermes	4,0 (1,0 - 15,0)	2,0 (1,0 - 6,0)	494	<0,001*
Número de camadas de células do felema	24,0 (2,0 - 50,0)	16,0 (1,5,0 - 50,0)	761	0,006*
Espessura da parede das células do felema (µm)	2,8 (1,2 - 5,2)	2,3 (1,3 - 3,7)	887	<0,001*
<b>Suporte mecânico</b>				
Densidade da casca interna (g/cm <sup>3</sup> )	0,5 (0,1 - 0,8)	0,4 (0,2 - 0,9)	578	0,502
Proporção de esclerênquima (%)				
Casca interna	25,4 (5,8 - 61)	26,5 (4,7 - 73,3)	450	0,453
Floema secundário condutor	2,8 (0,0 - 21,7)	1,9 (0,0 - 17,8)	633	0,024*
Floema secundário não-condutor	23,4 (3,4 - 49,8)	17,7 (2 - 66,2)	424	0,297
Tecidos primários	0,0 (0,0 - 5,3)	0,0 (0,0 - 9,5)	26	0,184
Feloderme	0,3 (0,0 - 8,2)	0,2 (0,0 - 4,8)	396	<0,001*
<b>Armazenamento de substâncias</b>				
Espessura relativa (%)				
Casca interna	7,7 (2,7 - 22,4)	11,3 (0,5 - 37,9)	313	0,020*
Floema secundário condutor	1,1 (0,3 - 4,8)	1,4 (0,1 - 6,4)	313	0,020*
Floema secundário não-condutor	6,0 (2,1 - 21,6)	8,2 (0,4 - 33,8)	306	0,016*
Tecidos primários	0,0 (0,0 - 3,0)	0,0 (0,0 - 2,5)	53	0,276
Feloderme	0,2 (0,0 - 0,6)	0,2 (0,0 - 1,2)	451	0,460
Proporção de parênquima (%)				
Casca interna	71 (32,2 - 89,2)	70,4 (18,7 - 93,5)	634	0,192
Floema secundário condutor	7,2 (1,9 - 26,3)	9 (3,5 - 22,7)	374	0,107
Floema secundário não-condutor	54,3 (22,3 - 83,4)	57,5 (0,0 - 85,1)	620	0,252
Tecidos primários	0,0 (0,0 - 24)	0,0 (0,0 - 10,6)	81	0,850
Feloderme	1,3 (0,2 - 7,8)	1,4 (0,1 - 5,3)	518	1,00
Água (%)	56 (0,0 - 94,1)	60 (0,0 - 80)	440,5	0,388
Açúcar solúvel (mg/g)	56,8 (22,3 - 131,5)	62,8 (27,5 - 166,3)	317	0,023*
Amido (mg/g)	85,8 (26,5 - 342,2)	88,7 (32,2 - 368,0)	363	0,082
Nitrogênio (%)	0,8 (0,2 - 2,8)	0,8 (0,2 - 2,5)	305	0,068
Fósforo (%)	0,04 (0,01 - 0,12)	0,03 (0,01 - 0,10)	687	0,003*
Carbono (%)	49,9 (45,6 - 54)	49,7 (43,3 - 53,9)	486,5	0,731
<b>Condução de fotoassimilados</b>				
Proporção de tubos crivados (%)	2,9 (0,9 - 9,4)	2,7 (0,8 - 12,1)	495	0,806
Diâmetro dos tubos crivados (µm)	16,3 (9,5 - 34,1)	15,5 (7,7 - 37,4)	572	0,546

381 \*Estatisticamente significativo pelo teste de Mann-Whitney.

---

## 382 4. Discussão

### 383 4.1. Correlações entre as características macroscópicas e microscópicas da casca

384 Como esperado para as características de proteção, o número de peridermes e de  
385 camadas de células do felema se correlacionaram negativamente com a densidade da casca  
386 externa e positivamente com a espessura relativa da casca externa. Portanto, nossos resultados  
387 confirmam que a diminuição da densidade e o aumento da espessura relativa da casca externa  
388 são bons indicadores de proteção da casca. No entanto, enquanto a densidade da casca externa  
389 se relacionou apenas com número de peridermes e de camadas de células do felema, a  
390 espessura relativa da casca externa se relacionou com essas duas características e com a  
391 espessura da parede das células do felema. A parede das células do felema é principalmente  
392 composta de suberina e lignina (Evert, 2006; Blagitz, Machado & Marcati, 2019) que  
393 oferecem proteção adicional na resistência à invasão de microrganismos (Franceschi et al.,  
394 2005; Evert, 2006). Ao se correlacionar com a espessura da parede das células do felema, a  
395 espessura relativa da casca externa indica também proteção contra herbívoros e patógenos.  
396 Assim sendo, o aumento da espessura relativa da casca externa parece ser melhor indicador de  
397 proteção que a diminuição da densidade da casca externa.

398 Em relação às características de suporte mecânico, observamos que densidade da  
399 casca interna se relacionou positivamente com a proporção de esclerênquima, o que sugere  
400 seu uso como indicador de suporte mecânico. Observamos também correlação positiva entre  
401 densidade da casca interna e o armazenamento de amido. Embora nunca tenha sido observada  
402 para a casca, a correlação positiva entre densidade e amido foi observada para a madeira por  
403 Jiménez (2017), que sugeriu que madeiras mais densas teriam maior armazenamento de  
404 amido para cobrir maiores demandas energéticas. Se considerarmos que o amido é a principal  
405 reserva de carbono da planta, sendo utilizado pela planta para manter seu crescimento em  
406 períodos de estresse (Chapin, Schulze & Mooney, 1990; Würth, Peláez-Riedl, Wright &  
407 Körner, 2005), a correlação positiva entre densidade e amido também pode indicar sua maior  
408 sobrevivência. De fato, para a madeira, a densidade está correlacionada positivamente não  
409 apenas com suporte mecânico, mas também com taxa de sobrevivência (Chave et al., 2009;  
410 Poorter et al., 2010). Utilizando essas associações para a casca, a correlação que encontramos  
411 entre densidade da casca interna e armazenamento de amido revela que a densidade da casca  
412 interna pode ser um indicador de sobrevivência, embora mais estudos são necessários para  
413 confirmar essa assertiva. Dessa forma, densidade da casca interna é um bom indicador de  
414 suporte mecânico e sugerimos que ela também pode ser utilizada para indicar sobrevivência  
415 da planta em termos de armazenamento de amido.

416 Conforme esperado para as características de armazenamento, a espessura relativa da

417 casca interna se relacionou positivamente com a proporção de parênquima e com a quantidade  
418 de água, nitrogênio e fósforo, o que demonstra seu uso como indicador para armazenamento  
419 de substâncias. Curiosamente, a espessura relativa da casca não se relacionou  
420 significativamente com os carboidratos não-estruturais como açúcares solúveis e amido.  
421 Como já discutido, reservas de carboidratos são utilizadas pela planta para manter seu  
422 desenvolvimento mesmo em situações de estresse (Chapin et al., 1990; Würth et al., 2005) e a  
423 correlação positiva com carboidratos não-estruturais poderia indicar sobrevivência da planta.  
424 Já que a espessura relativa da casca interna não se relacionou com açúcares solúveis e amido,  
425 ela não parece indicar sobrevivência da planta. Portanto, a espessura relativa da casca interna  
426 indica apenas armazenamento de água e nutrientes.

427 Quando comparadas entre si, as características de suporte como densidade da casca  
428 interna e proporção de esclerênquima da casca interna se correlacionaram negativamente com  
429 as características de armazenamento como espessura relativa da casca interna, proporção de  
430 parênquima da casca interna e quantidades de água, nitrogênio e fósforo. A correlação  
431 negativa entre as características de suporte e armazenamento evidencia que a casca interna  
432 apresenta um *trade-off* entre suporte e armazenamento. Além disso, observamos uma forte  
433 correlação negativa entre as proporções de parênquima e esclerênquima na casca interna, que  
434 pode ser explicada pela diferenciação de células parenquimáticas em células  
435 esclerenquimáticas no floema secundário não-condutor (Evert, 2006; Angyalossy et al., 2016)  
436 e reforça o *trade-off* entre suporte e armazenamento. De maneira semelhante, o *trade-off* entre  
437 suporte e armazenamento foi encontrado por Rosell et al. (2014) ao estudar a casca (total) em  
438 diferentes ambientes. Dessa forma, independente do ambiente ou do órgão, a casca interna  
439 parece sempre apresentar um *trade-off* entre as características de suporte e armazenamento.

440 Ao analisarmos as características de suporte e armazenamento dos tecidos que  
441 compõem a casca interna separadamente, observamos que a espessura relativa do floema  
442 secundário não-condutor se correlaciona negativamente com a proporção de esclerênquima e  
443 positivamente com a proporção de parênquima e a quantidade de água, nitrogênio e fósforo,  
444 indicando *trade-off* entre suporte e armazenamento neste tecido. Entretanto, as espessuras  
445 relativas de tecidos primários e feloderme não apresentaram correlação com a quantidade de  
446 água, nitrogênio e fósforo, indicando que esses tecidos podem armazenar outras substâncias  
447 como lipídios ou ter outras funções como realizar fotossíntese (Blagitz et al., 2019). Ademais,  
448 as espessuras relativas do floema secundário condutor, dos tecidos primários e da feloderme  
449 apresentam correlação positiva tanto com a proporção de esclerênquima quanto com a  
450 proporção de parênquima, indicando outra estratégia além do *trade-off* entre suporte e  
451 armazenamento. Esses dados evidenciam a estrutura complexa e multifuncional da casca

452 interna e ressaltam a necessidade de estudos integrados macroscópicos e microscópicos.

453 Considerando as características de condução de fotoassimilados, o diâmetro do tubo  
454 crivado não apresentou correlação significativa nem com a espessura relativa do floema  
455 secundário condutor nem com a proporção de tubos crivados. Vergílio et al. (2017) também  
456 que observaram o diâmetro dos tubos crivados não influencia a proporção dos tubos crivados  
457 em caules e raízes de *Cytherexylum myrianthum*, discutindo que a variação no diâmetro dos  
458 tubos crivados poderia ser compensada por uma variação no número de tubos crivados de  
459 modo a produzir sempre a mesma proporção de tubos crivados. Portanto, o diâmetro dos  
460 tubos crivados não influencia nem na quantidade proporcional de células condutoras nem na  
461 espessura relativa do tecido condutor. No entanto, a espessura relativa do floema secundário  
462 condutor se relacionou positivamente a proporção de tubos crivados, o que sugere seu uso  
463 como indicador de condução de fotoassimilados. Salientamos que, como não medimos a  
464 condutividade do floema secundário, mas sim as células do floema secundário, a espessura  
465 relativa do floema secundário condutor indicaria a condução potencial de fotoassimilados.

466

#### 467 **4.2. Comparação entre a casca do caule e da raiz**

468 Conforme esperado, a casca externa do caule apresentou menor densidade e maior  
469 espessura relativa do que a casca externa da raiz, características que indicam maior proteção  
470 da casca do caule, como visto no tópico anterior. De fato, as demais características de  
471 proteção como número de peridermes, número de camada de células do felema e espessura da  
472 parede das células do felema foram maiores no caule do que na raiz, evidenciando que  
473 densidade e espessura relativa da casca externa são bons indicadores de proteção contra  
474 herbívoros, patógenos e fogo. A proteção contra herbívoros e patógenos é dada pela parede  
475 das células do felema, pois elas são impregnadas de lignina e suberina, substâncias que  
476 aumentam a resistência à penetração, degradação e ingestão de microrganismos (Franceschi et  
477 al., 2005; Evert, 2006). Já a proteção contra o fogo é dada pela quantidade das células do  
478 felema, que são geralmente preenchidas de ar (Evert, 2006; Angyalossy et al., 2016). O  
479 aumento na quantidade das células do felema aumenta a quantidade de ar na casca externa e,  
480 como o ar é um bom isolante térmico (Suleiman, Larfeldt, Leckner & Gustavsson, 1999), o  
481 aumento de ar leva a um aumento na resistência contra o fogo (Bauer et al., 2010). Ademais, o  
482 aumento na quantidade das células do felema também aumenta a espessura relativa da casca  
483 externa (Vergílio & Marcati, 2017) e o aumento na quantidade de ar diminui a densidade da  
484 casca externa (Bauer et al., 2010), o que faz da espessura e densidade da casca externa bons  
485 indicadores de proteção contra o fogo (Bauer et al., 2010; Lawes et al., 2011). Considerando  
486 que este estudo ocorreu em uma área savânica, o aumento da espessura relativa e da

487 densidade da casca externa do caule, pode estar mais relacionado à proteção da planta contra  
488 as queimadas (Graves et al., 2014; Gignoux, Konaté, Lahoreau, Le Roux & Simioni, 2016;  
489 Rosell, 2016), isolando os tecidos internos à casca externa das altas temperaturas do fogo.

490 A densidade da casca interna foi semelhante entre caule e raiz, indicando que o  
491 suporte mecânico é semelhante entre os órgãos. De fato, características de suporte como a  
492 proporção de esclerênquima da casca interna e do floema secundário não-condutor, que é o  
493 tecido mais evidente da casca interna, foram semelhantes entre os órgãos, indicando  
494 similaridade no suporte mecânico em caules e raízes. Dessa forma, nossos dados confirmam o  
495 uso da densidade da casca interna como indicador de suporte mecânico da casca, assim como  
496 diversos trabalhos já apontavam para a densidade da madeira (Chave et al., 2009; Poorter et  
497 al., 2010). Contudo, nossos dados negam a expectativa inicial de maior suporte mecânico no  
498 caule, que já foi demonstrada por diversos trabalhos que mostram a maior quantidade de  
499 esclerênquima na casca interna do caule (MacDaniels, 1918; Trockenbrodt, 1995; Vergílio et  
500 al., 2017). No entanto, considerando que o esclerênquima da casca interna auxilia na postura  
501 da planta em situações de estresse mecânico (Nakagawa, Yoshinaga & Takabe, 2012; Clair et  
502 al., 2018), a semelhança na proporção de esclerênquima na casca interna entre os órgãos  
503 indica que, para as plantas aqui estudadas, os desafios enfrentados pelo caule para elevar a  
504 planta para a fonte de energia são semelhantes aos desafios enfrentados pela raiz para perfurar  
505 o solo.

506 Além de suporte mecânico, a semelhança na densidade da casca interna entre caules e  
507 raízes também sugere que a sobrevivência em termos de armazenamento de amido é similar  
508 entre os órgãos e, realmente, observamos que a quantidade de amido foi similar entre os  
509 órgãos. A semelhança no armazenamento de amido entre os órgãos não é esperada para  
510 plantas do cerrado, pois o amido é a principal reserva de carbono da planta (Chapin et al.,  
511 1990; Würth et al., 2005) e é utilizada para o rebrote da planta após as queimadas (Gignoux et  
512 al., 2016). Porém, como as coletas ocorreram no início da estação de crescimento, o amido  
513 estava sendo convertido em açúcares solúveis para ser transportado para outras regiões da  
514 planta (Richardson et al., 2013), o que é comprovado pela maior quantidade de açúcares  
515 solúveis na raiz do que no caule. Ademais, a semelhança entre a quantidade de amido entre  
516 órgãos indica que as plantas de cerrado armazenam amido tanto no caule quanto na raiz  
517 durante a estação de crescimento. Consequentemente, a densidade da casca interna parece ser  
518 um bom indicador de sobrevivência, como já sugerido para a densidade da madeira (Chave et  
519 al., 2009; Poorter et al., 2010), mas, especificamente, para o armazenamento de amido na  
520 casca e não para o armazenamento de todos os carboidratos na planta.

521 As espessuras relativas da casca interna e do floema secundário não-condutor foram



522 maiores na raiz, indicando maior armazenamento de substâncias neste órgão, conforme nossa  
523 expectativa inicial. Porém, a proporção de parênquima da casca interna e todos os seus tecidos  
524 foi semelhante entre os órgãos, assim como a quantidade de água, amido e nitrogênio.  
525 Também observamos que a quantidade de carbono foi semelhante entre caule e raiz,  
526 indicando que não há diferenças na alocação de carbono entre os órgãos. Já a quantidade de  
527 fósforo, um elemento limitante para o crescimento da planta (Vance, Uhde-Stone & Allan,  
528 2003), foi maior no caule. O armazenamento de substâncias no caule é incomum em espécies  
529 da savana brasileira (Gignoux et al., 2016), já que pode ser facilmente perdido durante as  
530 queimadas deste ambiente. Como as coletas ocorreram durante o início da estação de  
531 crescimento, a maior concentração de fósforo no caule parece estar relacionada à sua  
532 mobilização para outras partes da planta e não ao seu armazenamento. Quanto aos  
533 carboidratos não-estruturais, encontramos que a quantidade de açúcares solúveis foi maior na  
534 raiz. O armazenamento de carboidratos não-estruturais na raiz é de vital importância para o  
535 rebrote da planta após o fogo, garantindo a sobrevivência da planta em ambientes savânicos  
536 (Gignoux et al., 2016). No entanto, não observamos correlação entre a espessura relativa da  
537 casca interna e os açúcares solúveis, sendo que seu uso como indicador de características de  
538 armazenamento não está claro. Embora seja o traço funcional mais investigado da casca  
539 (Bauer et al., 2010; Paine et al., 2010; Graves et al., 2014; Rosell et al., 2014; Pausas, 2015;  
540 Richardson et al., 2015; Rosell et al., 2015; Rosell, 2016), a espessura parece indicar as  
541 múltiplas funções da casca e não uma única função dominante (Paine et al., 2010), como o  
542 armazenamento. Mesmo assim, neste estudo, parece que a maior espessura relativa da casca  
543 interna da raiz indica maior sobrevivência da planta em termos de armazenamento de açúcares  
544 solúveis. Desta forma, a casca interna da raiz é mais espessa e possui maior armazenamento  
545 de carboidratos não-estruturais, o que é imprescindível para a sobrevivência da planta em  
546 ambientes savânicos.

547           A espessura relativa do floema secundário condutor foi maior na raiz, o que poderia  
548 indicar maior condução potencial de fotoassimilados. Contudo, tanto a proporção de tubos  
549 crivados quanto o diâmetro de tubos crivados foram semelhantes entre caule e raiz, ou seja,  
550 não há maior condução potencial de fotoassimilados na raiz. Ao estudar o floema secundário  
551 condutor de caules e raízes em *Cyatharexylum myrianthum*, Vergílio et al. (2017) também  
552 concluem que o potencial de condução de fotoassimilados é semelhante entre os órgãos. Deste  
553 modo, ao contrário da nossa expectativa inicial, casca da raiz não possui maior condução  
554 potencial de fotoassimilados. Como aumento da espessura relativa do floema secundário  
555 condutor na raiz não parece estar vinculada à condução potencial de fotoassimilados e a  
556 espessura da casca pode ser resultado de múltiplas funções (Paine et al., 2010), buscamos

557 explicações da sua variação nas características de suporte e armazenamento. A espessura  
558 relativa do floema secundário condutor teve correlação positiva tanto com a proporção de  
559 esclerênquima quanto com a proporção de parênquima. No entanto, a proporção de  
560 esclerênquima foi maior no caule ao invés da raiz, enquanto a proporção de parênquima foi  
561 semelhante entre os órgãos, ou seja, as funções de suporte e armazenamento tampouco  
562 parecem explicar o aumento da espessura relativa do floema secundário condutor da raiz.  
563 Portanto, as causas do aumento da espessura relativa do floema secundário condutor da raiz,  
564 bem como seu uso indicando condução potencial de fotoassimilados ainda não estão claras e  
565 estudos de condutividade do floema secundário são necessários para elucidar essas questões.

566

## 567 **5. Conclusão**

568 A integração das características macroscópicas e microscópicas ajuda a entender a  
569 complexidade de funções da casca. Ao correlacionarmos as características macroscópicas e  
570 microscópicas da casca entre si, encontramos que a espessura relativa da casca externa e a  
571 densidade da casca externa são bons indicadores de proteção, enquanto a densidade da casca  
572 interna é um bom indicador de suporte mecânico e de sobrevivência em termos de  
573 armazenamento de amido. Contudo, o uso da espessura relativa da casca interna como  
574 indicador de armazenamento de substâncias e da espessura relativa do floema secundário  
575 condutor como indicador de condução potencial de fotoassimilados precisam de maiores  
576 esclarecimentos. Quando comparamos as características macroscópicas e microscópicas da  
577 casca entre caules e raízes, observamos maior espessura relativa e menor densidade da casca  
578 externa no caule e maior quantidade de carboidratos não-estruturais da casca interna na raiz,  
579 ambas características vinculadas à resistência contra o fogo. Não encontramos maior suporte  
580 mecânico na casca interna do caule nem maior condução potencial de fotoassimilados na  
581 casca interna da raiz. Devido à essas semelhanças, não observamos diferenças na alocação de  
582 carbono na casca entre caule e raiz. Dessa forma, a casca não participa de todas as funções  
583 desempenhadas pelo caule ou pela raiz, mas participa das funções mais importantes  
584 relacionadas à sobrevivência da planta no ambiente.

585

## 586 **Agradecimentos**

587 Os autores agradecem à Olavo Pupo por permitir a entrada na reserva particular, Mark Olson,  
588 Fabio Bósio, Marcela Blagitz, Liliane Pereira, Jane da Silva, Thais Oya e José Matheus  
589 Santos pela ajuda nas coletas e Liliane Pereira, Cipatli Jiménez, Sandra Garcia, Karen  
590 Vazquez pelo auxílio no processamento das amostras. Este trabalho faz parte da tese de  
591 doutorado da primeira autora. Este estudo foi financiado pela Coordenação de

592 Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo Programa de Doutorado  
593 Sanduíche no Exterior - Brasil (CAPES-PDSE 88881.135858/2016-01), pela Fundação de  
594 Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo. - Brasil (FAPESP 2015/14954-1) e pelo  
595 Conselho Nacional de Ciência e Tecnologia - México (CONACYT 237061).

596

### 597 **Referências Bibliográficas**

598 Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M. & Sparovek, G. (2013).

599 Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol. Z., 22, 711-728. doi:

600 10.1127/0941-2948/2013/0507

601 Angyalossy, V., Pace, M. R., Evert, R. F., Marcati, C. R., Oskolski, A. A., Terrazas, T.,

602 Kotina, E., Lens, F., Mazzoni-Viveiros, S. C., Angeles, G., Machado, S. R., Crivellaro, A.,

603 Rao, K. S., Junikka, L., Nicolaeva, N. & Baas, P. (2016). IAWA list of microscopic bark

604 features. IAWA J., 37, 517-615. doi:10.1163/22941932-20160151

605 Barbosa, A. C. F., Pace, M. R., Witovisk, L. & Angyalossy, V. (2010). A new method to

606 obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. IAWA J., 31, 373-383. doi:

607 10.1163/22941932-90000030

608 Bauer, G., Speck, T., Blömer, J., Bertling, J. & Speck, O. (2010). Insulation capability of the

609 bark of trees with different fire adaptation. J. Mater. Sci., 45, 5950-5959. doi:

610 10.1007/s10853-010-4680-4

611 Bennett, H. S., Wyrick, A. D., Lee, S. W. & Mcneil, J. H. (1976). Science and art in preparing

612 tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol

613 methacrylate, glass knives and simple stains. Stain Technol., 51, 71-97.

614 Blagitz, M., Machado, S. R. & Marcati, C. R. (2019). Savanna trees do not have thicker outer

615 bark than forest trees of two tropical species. Flora, 251, 20–31. doi:

616 10.1016/j.flora.2018.12.003

617 Blagitz, M. (2017). Anatomia caulinar de *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (Rutaceae) e

618 *Moquiniastrum polymorphum* (Less.) G. Sancho (Asteraceae) que ocorrem em Cerrado e

619 Mata Atlântica. Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências de Botucatu,

620 Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”.

621 Blunden, G., Kyi, A. & Jewers, K. (1974). The comparative stem and root anatomy of

622 *Goniothalamus andersonii*, *G. macrophyllus*, *G. malayanus* and *G. velutinus* (Annonaceae)

623 from the peat swamps of Sarawak. Bot. J. Linn. Soc., 68, 209–225. doi: 10.1111/j.1095-

624 8339.1974.tb01759.x

625 Bukatsch, F. (1972). Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau–safranin. Mikrokosmos, 61,

626 33-36.

- 627 Chapin, F. S., Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage  
628 in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 21, 423-447. doi: 10.1146/annurev.es.21.110190.002231
- 629 Chapotin, S. M., Razanameharizaka, J. H. & Holbrook, N. M. (2006). A biomechanical  
630 perspective on the role of large stem volume and high water content in baobab trees  
631 (*Adansonia* spp., Bombacaceae). *Am. J. Bot.*, 93, 1251-1264. doi: 10.3732/ajb.93.9.1251
- 632 Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. & Zanne, A. E. (2009).  
633 Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecol. Lett.*, 12, 351-366. doi:  
634 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- 635 Chelle, M. (2005). Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is  
636 it? How to model it? What for? *New Phytol.*, 166, 781-790. doi: 10.1111/j.1469-  
637 8137.2005.01350.x
- 638 Chow, P. S. & Landhäusser, S. M. (2004). A method for routine measurements of total sugar  
639 and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiol.*, 24, 1129-1136. doi:  
640 10.1093/treephys/24.10.1129
- 641 Clair, B., Ghislain, B., Prunier, J., Lehnebach, R., Beauchêne, J. & Alméras, T. (2018).  
642 Mechanical contribution of secondary phloem to postural control in trees, the bark side of  
643 the force. *New Phytol.*, 221, 209-217. doi: 10.1111/nph.15375
- 644 Evert, R. F. (2006). *Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body,*  
645 *Their Structure, Function and Development.* (3rd edn). New Jersey: John Wiley & Sons.
- 646 Evert, R. F. & Eichhorn, S. E. (2013). *Raven Biology of Plants.* (8th edn). W.H.  
647 Freeman/Palgrave Macmillan.
- 648 Forzza, R. C., Baumgratz, J. F. A., Bicudo, C. E. M., Canhos, D. A. L., Carvalho, Jr A. A.,  
649 Coelho, M. A. N., Costa, A. F., Costa, D. P., Hopkins, M. G., Leitman, P. M., Lohmann, L.  
650 G., Lughadha, E. N., Maia, L. C., Martinelli, G., Menezes, M., Morim, M. P., Peixoto, A.  
651 L., Pirani, J. R., Prado, J., Queiroz, L. P., Souza, S., Souza, V. C., Stehmann, J. R.,  
652 Sylvestre, L. S., Walter, B. M. T. & Zappi, D. C. (2012). New Brazilian floristic list  
653 highlights conservation challenges. *BioScience*, 62, 39-45. doi: 10.1525/bio.2012.62.1.8
- 654 Franceschi, V. R., Krokene, P., Christiansen, E. & Krekling, T. (2005). Anatomical and  
655 chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytol.*, 167,  
656 353-376. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x
- 657 Gignoux, J., Konaté, S., Lahoreau, G., Le Roux, X. & Simioni, G. (2016). Allocation  
658 strategies of savanna and forest tree seedlings in response to fire and shading, outcomes of  
659 a field experiment. *Sci. Rep.*, 6, 38838. doi: 10.1038/srep38838
- 660 Graves, S. J., Rifai, S. W. & Putz, F. E. (2014). Outer bark thickness decreases more with  
661 height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.;

- 662 Fagaceae). *Am. J. Bot.*, 101, 2183-2188. doi: 10.3732/ajb.1400412
- 663 Hölttä, T., Mencuccini, M. & Nikinmaa, E. (2009). Linking phloem function to structure,  
664 Analysis with a coupled xylem–phloem transport model. *J. Theor Biol*, 259, 325–337. doi:  
665 10.1016/j.jtbi.2009.03.039
- 666 Jiménez, C. V. (2017). El papel de la corteza en el almacenamiento de carbohidratos no  
667 estructurales y agua, y en el espectro de variación de las reglas de corner. Reporte de  
668 actividad de apoyo a la investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional  
669 Autónoma de México.
- 670 Johansen, D. A. (1940). *Plant Microtechnique*. New York: McGraw Hill.
- 671 Karnovsky, M. J. (1965). A Formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use  
672 electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 27, 137-138.
- 673 Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V. & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity, an  
674 overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13, 112-116. doi:  
675 10.1016/j.ncon.2015.11.001
- 676 Lawes, M. J., Richards, A., Dathe, J. & Midgley, J. J. (2011). Bark thickness determines fire  
677 resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant*  
678 *Ecology*, 212, 2057-2069. doi:10.1007/s11258-011-9954-7
- 679 MacDaniels, L. H. (1918). The histology of the phloem in certain woody angiosperms. *Am. J.*  
680 *Bot.*, 5, 347-378. doi:10.2307/2435141
- 681 Machado, S. R., Marcati, C. R., Morretes, B. L. & Angyalossy, V. (2005). Comparative bark  
682 anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA J.*, 26, 477-487. doi:  
683 10.1163/22941932-90000129
- 684 Mercadante-Simões, M. O., Mazzottini-dos-Santos, H. C., Nery, L. A., Ferreira, P. R. B.,  
685 Ribeiro, L. M., Royo, V. A. & Oliveira, D. A. (2014). Structure, histochemistry and  
686 phytochemical profile of the bark of the sobol and aerial stem of *Tontelea micrantha*  
687 (Celastraceae - Hippocrateoideae). *An. Acad. Bras. Ciênc.*, 86, 1167-1179. doi:  
688 10.1590/0001-3765201420130105
- 689 Midgley, J. J. & Lawes, M. J. (2016). Relative bark thickness, towards standardized  
690 measurement and analysis. *Plant Ecology*, 217, 677-681. doi: 10.1007/s11258-016-0587-8
- 691 Nakagawa, K., Yoshinaga, A. & Takabe, K. (2012). Anatomy and lignin distribution in  
692 reaction phloem fibres of several Japanese hardwoods. *Annals of Botany*, 110, 897-904.  
693 doi: 10.1093/aob/mcs144
- 694 Niklas, K. J. (1999). The mechanical role of bark. *Am. J. Bot.*, 86, 465-469. doi:  
695 10.2307/2656806
- 696 O'Brien, T. P., Feder, N. & Mccully, M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls

- 697 by toluidine blue. *Protoplasma*, 59, 368-373. doi: 10.1007/BF01248568
- 698 Oliveira, O. S. & Marquis, R. J. (2002). The Cerrados of Brazil, Ecology and natural history  
699 of a neotropical savanna. New York: Columbia University Press.
- 700 Olson, M. E. & Arroyo-Santos, A. (2015). How to study adaptation (and why to do it that  
701 way). *Q Rev Biol.* Jun, 90, 167-91. doi: 10.1086/681438
- 702 Paine, C. E. T., Stahl, C., Courtois, E. A., Patiño, S., Sarmiento, C. & Baraloto, C. (2010).  
703 Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Funct.*  
704 *Ecol.*, 24, 1202-1210. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01736.x
- 705 Palhares, D., Paula, J. E., Pereira, L. A. R. & Silveira, C. E. S. (2007). Comparative anatomy  
706 of the bark of stems, roots and xylopodia of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA J.*,  
707 28, 315-324. doi:10.1163/22941932-90001643
- 708 Pausas, J. G. & Keeley, J. E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-  
709 prone ecosystems. *New Phytol.*, 204, 55-65. doi: 10.1111/nph.12921
- 710 Pfanz, H. & Aschan, G. (2001). The existence of bark and stem photosynthesis in woody  
711 plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological and ecological  
712 approach. *Progress in Botany*, 62, 477-510. doi: 10.1007/978-3-642-56849-7\_19
- 713 Poorter, L., McDonald, I., Alarcon, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Pena-Claros, M., Sterck, F.,  
714 Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic  
715 conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species.  
716 *New Phytol.*, 185, 481-492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- 717 R Core Team. (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing.  
718 <https://www.R-project.org/>
- 719 Richardson, A. D., Carbone, M. S., Keenan, T. F., Czimczik, C. I., Hollinger, D. Y.,  
720 Murakami, P., Schaberg, P. G. & Xu, X. (2013). Seasonal dynamics and age of stemwood  
721 nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytol.*, 197, 850-861. doi:  
722 10.1111/nph.12042.
- 723 Richardson, S. J., Laughlin, D. C., Lawes, M. J., Holdaway, R. J., Wilmshurst, J. M., Wright,  
724 M., Curran, T. J., Bellingham, P. J. & McGlone, M. S. (2015). Functional and  
725 environmental determinants of bark thickness in fire-free temperate rain forest  
726 communities. *Am J Bot.*, 102, 1590-1598. doi: 10.3732/ajb.1500157
- 727 Rosell, J. A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y. & Westoby, M. (2014). Bark  
728 functional ecology, evidence for tradeoffs, functional coordination and environment  
729 producing bark diversity. *New Phytol.*, 201, 486-497. doi: 10.1111/nph.12541
- 730 Rosell, J. A., Castorena, M., Laws, C. A. & Westoby, M. (2015). Bark ecology of twigs vs.  
731 main stems, functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia.*, 178,

- 732 1033-1043. doi: 10.1007/s00442-015-3307-5
- 733 Rosell, J. A. (2016). Bark thickness across the angiosperms, more than just fire. *New Phytol.*,  
734 211, 90-102. doi: 10.1111/nph.13889
- 735 Srivastava, L. M. (1964). Anatomy, chemistry and physiology of bark. *International Review*  
736 *of Forestry Research*, 1, 203–277. doi: 10.1016/B978-1-4831-9975-7.50010-7
- 737 Suleiman, B. M., Larfeldt, J., Leckner, B. & Gustavsson, M. (1999). Thermal conductivity  
738 and diffusivity of wood. *Wood Science and Technology.*, 33, 465–473. doi:  
739 10.1007/s002260050130
- 740 Trockenbrodt, M. (1995). Structure and identification of root bark of *Quercus robur* L. *Trees*  
741 *Struct. Funct.*, 9, 341-347. doi:10. 1007/BF00202498
- 742 Vance, C. P., Uhde-Stone, C. & Allan, D. (2003). Phosphorus acquisition and use, critical  
743 adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytol.*, 157, 423-447.  
744 doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00695.x
- 745 Vergílio, P. C. B. & Marcati, C. R. (2017). Adaptive and diagnostic significance of the bark of  
746 *Stryphnodendron polyphyllum* (Leguminosae) from the Cerrado. *Aust. J. Bot.*, 65, 157-  
747 171. doi: 10.1071/BT16212
- 748 Vergílio, P. C. B., Silva, J. R., Blagitz, M., Longo, L. R. & Marcati, C. R. (2017). Structural  
749 differences in the secondary phloem suggest higher support and storage potential in stems  
750 than roots of *Cytherexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae). *Botany*, 95, 953-960. doi:  
751 10.1139/cjb-2017-0034
- 752 Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E.  
753 (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892. doi: 10.1111/j.0030-  
754 1299.2007.15559.x
- 755 Walker, J. C. F. (2006). *Primary wood processing, principles and practice* (2nd edn). The  
756 Netherlands: Springer.
- 757 Würth, M. K. R., Peláez-Riedl, S., Wright, S. J. & Körner, C. (2005). Non-structural  
758 carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia*, 143, 11-24. doi: 10.1007/s00442-004-  
759 1773-2
- 760 Yemm, E. W. & Willis, A. J. (1954). The estimation of carbohydrates in plant extracts by  
761 anthrone. *Biochem. J.*, 57, 508-514.
- 762 Zieminska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J. & Westoby, M. (2013). Fibre wall  
763 and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB*  
764 *Plants*, 5, 1-14. doi: 10.1093/aobpla/plt046

## 1 Considerações Finais

2 Quando comparamos a estrutura, química e densidade da casca do caule com a casca  
3 da raiz de 15 espécies do cerrado paulista, observamos que a casca do caule e da raiz  
4 apresenta diferentes funções. Na casca do caule, a densidade da casca externa é menor e a  
5 periderme é mais desenvolvida e composta por felema largo com células maiores e mais  
6 espessas, indicando que, neste órgão exposto a diversos intempéries e animais, a casca tem  
7 função de proteção da planta contra o fogo, herbívoros e patógenos. Embora a feloderme não  
8 participe da função de proteção, ela parece conferir rigidez e suporte à periderme muito  
9 desenvolvida do caule, devido ao aumento na sua proporção de esclerênquima conforme o  
10 aumento do número de peridermes do caule. Já na casca da raiz, o floema secundário é  
11 relativamente mais largo e com maior quantidade de açúcares solúveis, indicando que, neste  
12 órgão protegido de intempéries, a casca possui função de armazenamento de carboidratos não-  
13 estruturais, uma estratégia adaptativa importante na sobrevivência da planta em ambientes  
14 savânicos, como o cerrado. Estes dados ajudam a compreender como a casca interage com o  
15 ambiente e pode variar com relação às mudanças climáticas.

16 Nossa expectativa de função de suporte na casca do caule foi rejeitada devido a  
17 semelhança na densidade da casca interna e na semelhança da proporção de esclerênquima do  
18 floema secundário não-condutor, que compõe a maior parte da casca. Contudo, nós  
19 observamos maior proporção de esclerênquima na fina espessura do floema secundário  
20 condutor do caule, indicando segurança mecânica nesta parte da casca responsável pela  
21 condução de fotoassimilados. Nossa expectativa de maior eficiência na condução potencial de  
22 fotoassimilados na casca da raiz também foi rejeitada devido à semelhança no diâmetro,  
23 comprimento e proporção de tubos crivados entre os órgãos. Além da semelhança na  
24 proporção de esclerênquima do floema secundário não-condutor e de tubos crivados, também  
25 observamos semelhança na proporção de parênquima entre os órgãos, semelhanças estas que  
26 resultaram em uma quantidade de carbono estrutural similar na casca do caule e da raiz, ou  
27 seja, não há diferença na alocação de recursos entre os órgãos, contrariando nossa expectativa.

28 Ao compararmos características macroscópicas de espessura, densidade e química da  
29 casca interna e externa com as características microscópicas dos tecidos que compõem a  
30 casca, nós encontramos bons indicadores das funções da casca. Para a casca externa, a  
31 espessura relativa e a densidade são bons indicadores de proteção. Já para a casca interna, a  
32 densidade é um bom indicador de suporte mecânico e de sobrevivência em termos de  
33 armazenamento de amido. No entanto, o uso da espessura relativa da casca interna como  
34 indicador de armazenamento de substâncias não está claro e precisa de maiores  
35 esclarecimentos.