

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 17/02/2022.



**FIBRAS GELATINOSAS EM *Eriosema* (DC.) Desv.  
(LEGUMINOSAE): DISTRIBUIÇÃO E  
CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL E QUÍMICA**

**TAYEME CRISTINA PIVA**

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



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

**FIBRAS GELATINOSAS EM *Eriosema* (DC.) Desv.  
(LEGUMINOSAE): DISTRIBUIÇÃO E  
CARACTERIZAÇÃO ESTRUTURAL E QUÍMICA**

**TAYEME CRISTINA PIVA**

**PROF<sup>a</sup> DR<sup>a</sup> SILVIA RODRIGUES MACHADO**  
Orientadora

**PROF<sup>a</sup> DR<sup>a</sup> ANA PAULA FORTUNA PEREZ**  
Coorientadora

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

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE-CRB 8/5651

Piva, Tayeme Cristina.

Fibras gelatinosas em *Eriosema* (DC.) Desv. (Leguminosae):  
distribuição e caracterização estrutural e química / Tayeme  
Cristina Piva. - Botucatu, 2020

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

Orientador: Silvia Rodrigues Machado

Coorientador: Ana Paula Fortuna Perez

Capes: 20302037

1. Leguminosa. 2. Ecologia dos cerrados. 3. Parede celular  
vegetal.

Palavras-chave: Camada-G; Camada-G composta; Cerrado; Fibras  
gelatinosas; Parede celular.

*“Dedico aos meus amados e  
queridos pais  
Luiz Alberto e Kátia”*

## **AGRADECIMENTOS**

---

*Foram muitos os que contribuíram para a geração e finalização deste trabalho, mais um marco importante da minha vida profissional, cabe aqui meus mais sinceros agradecimentos.*

*Primeiramente gostaria de agradecer a CAPES pela concessão da bolsa de estudos e a Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências e Departamento de Botânica por todo apoio financeiro necessário para esta pesquisa.*

*Gostaria de agradecer a Prof<sup>a</sup> Silvia Rodrigues Machado por me incentivar sempre buscar em mim a melhor profissional que eu possa ser, por ser uma pessoa inspiradora e iluminada. Gostaria de agradecer também por toda sua paciência, apoio e confiança durante esses quatro anos. Nunca se esqueça sou sua fã número 1 (eu tenho ciúmes hahaha) e sou muito grata por poder conviver com a senhora todo esse tempo, eu quero ser pelo menos um terço para meus alunos o que a senhora é para mim. Muita admiração e gratidão pela senhora!*

*À Prof<sup>a</sup> Ana Paula por me mostrar o universo das Eriosemas, por todo apoio, por todo material coletado e por todos os ensinamentos, muito obrigada!*

*À Prof<sup>a</sup> Edna Scremin Dias por me dar a oportunidade de conhecer e aflorar em mim todo esse amor e curiosidade que tenho pelas fibras gelatinosas. Muito obrigada!*

*À Prof<sup>a</sup> Carmen Marcati por sempre me ajudar independentemente da situação, seja em seu laboratório ou no hospital, a senhora é um exemplo a ser seguido. Quero um dia ter pelo menos a metade desse brilho nos olhos como a senhora tem quando ensina.*

*À todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Botânica, pelos ensinamentos passados, apoio e dedicação. Muito obrigada!*

*À Prof<sup>a</sup> Tatyana Gorshkova, Olya, Alsu, Marina, Natasha Mokshina, Natasha Gogoleva, Polina, Ayruz, Ludmilla, Ilzira e Anna por me ajudarem tanto na minha estadia na Rússia, por toda paciência em me ensinar e por permitir que a melhor experiência da minha vida fosse tão leve, enriquecedora e produtiva.*

*Aos técnicos da Botânica, do Centro de Microscopia Eletrônica e do Laboratório de Anatomia da Madeira por todo auxílio.*

*À Deus por toda força e graça, por me permitir viver e usufruir a vida da melhor forma possível, por sempre estar comigo em todos os momentos, nas alegrias e nas tristezas, ao longo de toda minha vida.*

*Aos meus queridos pais, Bigode e Katinha, minha eterna gratidão, por todo apoio dado desde o começo da minha vida acadêmica, sempre me incentivando mesmo que de longe, se fazendo presente com um telefonema, uma mensagem ou um pensamento. Esse apoio de vocês foi essencial e primordial para que eu alcançasse todos os meus sonhos. Vocês*

*dois são a minha razão de viver e os amores da minha vida! Sem vocês, eu não sou nada!  
Amo vocês!*

*Ao meu irmão Gustavo e meus sobrinhos Felipe e Arthur por todo carinho, apoio, incentivo e principalmente por todas as risadas que vocês, os homens da minha vida, me proporcionaram, vocês são meus amores!*

*Aos meus familiares: tios, tias, primos e primas, seja pelo laço de sangue ou pelo coração, por toda torcida ao longo da minha jornada profissional, por sempre enviarem energias positivas para mim, independentemente de onde eu estivesse.*

*Gostaria de agradecer imensamente a minha família Botucuda! Sem vocês aqui, minha jornada em Botucatu não teria sido a mesmo, sei que aqui fiz além de amigos, fiz uma família. Principalmente às minhas lindezas: Angélica (Angel), Bruna (Cine), Camila (Rã), Diana (Didi), Fernanda (Ferzinha), Janaína (Jana), Juliana (July), Katiane (Kat), Loraine (Lo), Lorena (Lolo), Luísa (Luli), Marília (Suin), Nathália (Nath), Thais (Tata), Vanessa (Van) e Wanderléia (Wandinha); migas sem vocês, minhas companheiras, eu não teria vivido esses quatro anos tão maravilhosamente bem... vocês são para toda vida!*

*Aos meus amigos do LAPAV e departamento, por todo cafezinho/chazinho, por toda troca de conhecimento, apoio e incentivo seja na pesquisa ou fora dela.*

*Aos meus amigos e minhas amigas que fiz enquanto morava em Araraquara, Bandeirantes e Campo Grande por toda palavra de carinho e apoio sempre, mesmo que de longe.*

*À Gloria, Simone e Katielle por cuidarem com tanto carinho de mim todo esse tempo!*

*À todas as pessoas que colaboraram para a realização deste trabalho, diretamente ou indiretamente, meus sinceros agradecimentos!*

## SUMÁRIO

---

<b>RESUMO GERAL .....</b>	<b>9</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>13</b>
<b>PRIMEIRO CAPÍTULO .....</b>	<b>29</b>
Abstract.....	30
Introduction.....	31
Materials and methods .....	33
Results.....	36
Discussion.....	38
Conflicts of interest.....	38
Acknowledgments .....	42
References.....	42
Tables.....	47
Figures .....	53
<b>COMPROVANTE DE SUBMISSÃO .....</b>	<b>60</b>
<b>SEGUNDO CAPÍTULO .....</b>	<b>62</b>
Abstract.....	62
Introduction.....	63
Materials and methods .....	64
Results.....	66
Discussion .....	67
Conclusion .....	70
Acknowledgements.....	70
References.....	70
Table .....	77
Figures .....	78
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>80</b>

Este trabalho será apresentado em dois capítulos, o primeiro intitulado “Variations in the architecture and histochemistry of the gelatinous fibers of *Eriosema* (DC.) Desv. (Leguminosae) species from Brazilian Cerrado” e o segundo “Detection *in situ* of lignin and immunohistochemical study in *Eriosema simplicifolium* (Kunth) G.Don. (Leguminosae): A suitable approach for improve our understanding on gelatinous fibers constitution across the vegetative body”

## RESUMO GERAL

---

Fibras gelatinosas são células especializadas de esclerênquima que possuem uma camada interna altamente modificada de aparência gelatinosa e translúcida, denominada camada-G. Diversas funções são atribuídas as fibras gelatinosas sendo a principal e mais conhecida a sua relação com o lenho de tração. Porém, outras funções de cunho fisiológico e adaptativo, tais como armazenamento de água e manutenção da orientação foliar foram descritas para as fibras gelatinosas. As fibras gelatinosas são reportadas em diversas famílias de angiospermas nos mais diversos ambientes, com isso outras funções podem ser associadas a ocorrência das fibras gelatinosas nos mais diferentes ambientes. O objetivo desse estudo foi analisar as fibras gelatinosas em representantes de *Eriosema* (DC.) Desv. um gênero de leguminosa comumente encontrado em Cerrado, visando a acessar variações na distribuição e organização das fibras gelatinosas no eixo vegetativo aéreo e subterrâneo, caracterizar a estrutura básica e a histoquímica das paredes celulares. O estudo foi conduzido com 19 táxons coletados em diferentes áreas de Cerrado, sendo amostrados a folha, caule aéreo e órgão subterrâneo. O material foi processado de acordo com técnicas usuais em anatomia e histoquímica vegetal. Uma espécie foi considerada como modelo e foram utilizados os anticorpos LM5 e LM10 marcadores para galactanos e xilanos, respectivamente, nas paredes das fibras gelatinosas. As fibras gelatinosas ocorreram por todo o corpo vegetativo dos táxons de *Eriosema* estudados, sendo extraxilemáticas em regiões com crescimento primário e xilemáticas em regiões com crescimento secundário. Quanto à organização, na folha as fibras gelatinosas formaram calotas ao redor do floema primário da nervura principal; no caule, se organizaram em cordão cilíndrico completo ao redor do floema em crescimento primário ou em pequenos grupos separados por parênquima em crescimento secundário; no órgão subterrâneo, se organizaram em faixas tangenciais separadas por raios de parênquima xilemático. Em todos os órgãos analisados, as fibras gelatinosas exibiram três camadas parietais distintas: camada-P, incluindo a parede primária e lamela média rica em pectina; a camada-S com número variável de estratos (1-3) geralmente lignificados, e a camada-G, parede celular terciária, não lignificada ou com baixo teor de lignina. De um modo geral, a camada-G foi mais espessa que as demais camadas parietais (P e S). A espécie modelo, apresentou camada-G composta (G+L) formada por lamela não-lignificada (G) e lamela interna lignificada (L) ocorreu na folha (região da nervura principal), regiões do caule em crescimento secundário e órgão subterrâneo. A presença de lignina e xilanos na lamela

interna lignificada (L) da camada-G composta foi demonstrada neste estudo, por meio de métodos histoquímico e imunohistoquímico, respectivamente. A ausência de lignina na camada-G, ao conferir propriedades hidrofílicas a esta camada parietal, pode favorecer o armazenamento de água a curto período. Porém, a presença de lignina na camada-G composta (camada-L), como observado no eixo vegetativo aéreo e subterrâneo, ao conferir rigidez e resistência mecânica permitiria proteção em condições ambientais adversas e maior resistência ao fogo. Considerando a abundância de fibras gelatinosas no eixo vegetativo dos táxons de *Eriosema* aqui analisados, tais fibras podem representar uma adaptação estrutural associada às condições do Cerrado, um ambiente sazonal com temperaturas elevadas e alta incidência luminosa, períodos alternados de alta e baixa disponibilidade de água, solos pobres em nutrientes e aluminotóxicos e queimadas recorrentes. Estudos experimentais com foco na ontogênese da camada-G composta nas fibras gelatinosas de plantas sujeitas a diferentes condições edáficas e climáticas serão necessários para um melhor entendimento sobre os fatores ambientais que favorecem a sua formação.

**Palavras-chave:** Camada-G, Camada-G composta, Cerrado, Fibras gelatinosas, Parede celular

## ABSTRACT

---

Gelatinous fibers (G-fibers) are specialized sclerenchyma cells that have a highly modified, translucent, gelatinous appearance inner layer called the G-layer. Several functions are attributed to the G-fibers being the main and best known its relation with the tension wood. However, other physiological and adaptive functions, such as water storage and maintenance of leaf orientation, have been described for G-fibers. G-fibers are reported in several angiosperm families in the most diverse environments, so other functions may be associated with the occurrence of G-fibers in the most different environments. The purpose of this study was to analyze the G-fibers in representatives of *Eriosema* (DC.) Desv. a genus of legumes commonly found in Cerrado, aiming to access variations in the distribution and organization of G-fibers in the aerial and underground vegetative axis, to characterize the basic structure and histochemistry of cell walls. The study was conducted with 19 taxa collected in different areas of Cerrado, being sampled the leaf, aerial stem and underground organ. The material was processed according to usual techniques in plant anatomy and histochemistry. LM5 and LM10 antibodies that mark galactans and xylans, respectively, were used on the G-fibers walls. G-fibers occurred throughout the vegetative body of the studied *Eriosema* taxa, being extraxylary in regions with primary growth and xylary in regions with secondary growth. As for the organization, in the leaf the G-fibers formed caps along the primary phloem of the midrib; in the stem, they were organized in complete cylindrical strands around the primary growing phloem or in small groups separated by secondary growing parenchyma; in the underground organ, organized into tangential bands separated by xylem parenchyma rays. In all organs analyzed, the G-fibers exhibited three distinct parietal layers: P-layer, including the primary wall and pectin-rich middle lamella; the S-layer with variable number of strata (1-3) generally lignified, and the G-layer, non-lignified or low lignin tertiary cell wall. In general, the G-layer has always been thicker than the other parietal layers (P and S). Composite G-layer (G+L) formed by non-lignified lamella (G) and lignified internal lamella (L) occurred in the leaf (midrib region), stem regions in secondary growth and underground organ. The presence of lignin and xylans in the lignified internal lamellae (L) of the composed G-layer was demonstrated in this study by histochemical and immunohistochemical methods, respectively.

The absence of lignin in the G-layer, by conferring hydrophilic properties to this parietal layer, may favor short-term water storage. However, the presence of lignin in the composed G-layer (L-layer), as observed in the aerial and underground vegetative axis, by conferring rigidity and mechanical strength would allow protection in adverse environmental conditions and greater fire resistance. Considering the abundance of G-fibers in the vegetative axis of the *Eriosema* taxa analyzed here, such fibers may represent a structural adaptation associated with Cerrado conditions, a seasonal environment with high temperatures and high light incidence, alternating periods of high and low water availability, nutrient-poor and aluminotoxic soils and recurrent burning. Experimental studies focusing on the composite G-layer ontogenesis in G-fibers of plants subjected to different edaphic and climatic conditions will be necessary for a better understanding of the environmental factors that favor their formation.

**Keywords:** Cerrado, cell wall, composed G-layer, G-fibers and G-layer.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

Fibras gelatinosas, um tipo especializado de célula do esclerênquima, são assim chamadas devido à presença de uma camada parietal interna altamente modificada, de aparência gelatinosa e translúcida, localizada mais internamente na parede celular secundária, distinguindo-se das demais camadas (Metcalf & Chalk 1950; Dickison, 2000; Clair et al. 2008; Scatena & Scremin-Dias 2012; Evert 2013; Pace & Soffiatti 2013; Ruelle 2014). Esta camada parietal peculiar, comparada a favo de mel quando intumescida (Sachsse 1962, 1964, 1965), foi descrita pela primeira vez em 1860 por Theodor Hartig, sendo denominada “camada mucilaginosa”, “camada cartilaginosa” ou “camada gelatinosa” devido ao seu conteúdo de aspecto gelatinoso (Ruelle 2014). Em 1964, o comitê da Associação Internacional de Anatomia de Madeira nomeou essa camada de “Camada-G” no “Glossário Multilíngue de termos usados em madeira” (IAWA-Committee 1964).

A camada-G se caracteriza pela aparência semelhante a uma gelatina com menor ângulo de microfibrila (Washusen & Evans 2001; Ruelle et al. 2007), alta mesoposidade (Chang et al. 2009), alto teor de celulose cristalina (Chernova & Gorshkova 2007), baixo teor de lignina (Fahn 1990; Evert 2006; Mellerowicz & Gorshkova 2012) e alta concentração de galactanos (Gorshkova & Morvan 2006). A camada-G se contrai durante o dessecamento, frequentemente resultando em fibras com aspecto convoluto (Dickison 2000; Evert 2006).

Ultraestruturalmente, fibras gelatinosas maduras são caracterizadas pela presença de três camadas parietais distintas: camada-P, que compreende a parede primária incluindo a região mais externa da lamela média rica em pectina; a camada-S, com número variável de estratos (1-3) geralmente lignificados, e a camada-G, terciária, mesoporosa, não lignificada ou com baixo teor de lignina (Wardrop & Dadswell 1948; Ruelle et al. 2007; Chang et al. 2009).

Estudos sobre o desenvolvimento de fibras gelatinosas relataram que a camada-G composta que pode exibir multicamadas, ou seja, apresenta subcamadas distintas (Gorshkova et al. 2004, 2010; Ghislain et al. 2016). Tanto a espessura quanto o aspecto dessas duas camadas se modificam durante a formação da camada-G, indicando que a

parede das fibras gelatinosas é remodelada durante o desenvolvimento (Gorshkova et al. 2004, 2010).

Estudos recentes têm demonstrado que as camadas P, S e G das fibras gelatinosas diferem substancialmente entre si. De modo geral, os conjuntos de polímeros nas camadas P e S são semelhantes e representam, respectivamente, a composição geral das paredes celulares primárias e secundárias de muitas células vegetais. Em contraste, a camada-G é muito distinta das demais camadas de parede celular em três aspectos principais: i) orientação, conteúdo e estrutura das fibrilas de celulose; ii) conjunto de polissacarídeos da matriz e iii) conteúdo de lignina (Mellerowicz & Gorshkova 2012).

A arquitetura das paredes celulares das fibras gelatinosas e das fibras de esclerênquima típicas parece representar dois extremos do mesmo contínuo - a primeira com baixos teores ou ausência de lignina e baixo ângulo de microfibrilas de celulose, e a segunda com altos teores de lignina e elevado ângulo de celulose (Mellerowicz & Gorshkova 2012). Estudos têm demonstrado que existem diferenças nos tipos de polímero da matriz e sua organização que resultam em diferenças significativas na arquitetura da parede celular das fibras gelatinosas (Snegireva et al. 2010; Gorshkova et al. 2012; Mellerowicz & Gorshkova 2012).

De um modo geral, a composição da camada-G contrasta fortemente com a composição das camadas S das fibras gelatinosas, que contêm cerca de 50% de celulose, 30% de hemiceluloses (incluindo 25% xilano e 5% de glucomanano) e 20% de lignina (Timell 1967; Mellerowicz et al. 2001; Awano et al. 2002). Embora a lignina seja um componente comum das camadas S das fibras gelatinosas, a ausência total de lignina na camada-G tem sido reportada em várias espécies (Love et al. 1994; Gorshkova et al. 2000; Plomion et al. 2001; Pilate et al. 2004; Meloche et al. 2007; Bond et al. 2008; Kaku et al. 2009; Schreiber et al. 2010). No entanto, existem vários relatos sobre a presença de alguns compostos aromáticos por toda a extensão da camada-G (Joseleau et al. 2004; Lehringer et al. 2008) ou em sua porção mais interna (Gierlinger & Schwanninger 2006). Assim, a presença/ausência de lignina na camada-G é controversa e questionável e constitui objeto de estudos.

Gorshkova et al. (2018) consideram a camada-G como uma camada interna adicional, constituindo a parede celular terciária uma vez que se desenvolve após a parede celular primária e secundária; possui composição, arquitetura e propriedades físicas

distintas das demais camadas e sua formação é regulada por um conjunto de fatores na transcrição celular que diferem dos fatores presentes nas paredes celulares primária e secundária. Para outros autores, a camada-G pode constituir uma parede adicional ou substituir uma ou mais camadas da parede celular secundária (Singh & Donaldson 1999; Donaldson & Turner 2001). Em função desta organização, três tipos de arranjo foram descritos nas paredes das fibras gelatinosas: P + S1 + S2 + S3 + G; P + S1 + S2 + G; P + S1 + G. No entanto, em espécies tropicais há relatos de fibras gelatinosas com estrutura de camada-G composta, pode ser organizada em S1 + S2 + n (G + L), onde n é o número de repetições na camada-G não lignificada (G) e a camada fina lignificada (L) (Clair et al. 2006; Ruelle et al. 2007; Nakagawa et al. 2012; Nakagawa et al. 2014).

As fibras gelatinosas são tradicionalmente estudadas em lenho de tração, recebendo o nome de “fibras de reação”, sendo sua presença interpretada como uma resposta ao estresse tensional dentro de órgãos desenvolvidos e permitindo a sua movimentação (Wardrop 1964; Yoshida et al. 2002; Clair et al. 2003; Fang et al. 2008; Abasolo et al. 2009); porém nem sempre é possível verificar a camada-G quando a madeira está sob tração (Clair et al. 2006). Entretanto, fibras gelatinosas têm sido encontradas também em órgãos que estão sujeitos a esta tração como em crescimento primário ou secundário, associadas ou não aos tecidos vasculares (Tomlinson 2003; Gorshkova & Morvan 2006; Toghraie et al. 2006) tais como gavinhas, espinhos, caules e pedúnculos (Mellerowicz & Gorshkova 2012), raízes normais ou contráteis (Fisher 2008; Schreiber et al. 2010; Tomlinson et al. 2014; Bonacorsi & Seago 2016; Magellan et al. 2018), órgãos subterrâneos espessados (Paviani 1974; Fisher 2008; Silva 2011; Yule 2012) e folhas (Barros et al. 2014; Graciano-Ribeiro et al. 2016; Guerra & Scremin-Dias 2018).

Fibras gelatinosas têm sido observadas em diversos táxons, incluindo gimnospermas (Jourez 1997; Lev-Yadun 1999; Tomlinson 2003), pteridófitas (Gierlinger et al. 2008); contudo, são encontradas principalmente em angiospermas lenhosas onde a abundância de fibras gelatinosas pode variar consideravelmente, mesmo em espécies relacionadas (Mellerowicz & Gorshkova 2012; Ghislain & Clair 2017). Apesar da ampla ocorrência de fibras gelatinosas em diferentes grupos de plantas, faltam estudos detalhados sobre a arquitetura de suas paredes e composição da camada gelatinosa nos diferentes táxons.

Em razão das características da camada-G, diversas funções têm sido atribuídas às fibras gelatinosas, além daquela tradicionalmente atribuída às fibras de reação que é gerar força tensional sob estresse (Mellowicz & Gorshkova 2012 e literatura citada). Fibras gelatinosas podem armazenar água, sendo importantes na fisiologia das plantas de ambientes com temperaturas extremas, sofrendo déficit hídrico (Lyshede 1978; Paviani 1974, 1978; Marcati et al. 2001; Luchi 2004) e solos aluminotóxicos, atuando na compartimentalização deste elemento em plantas acumuladoras de alumínio (Milanez et al. 2017). As fibras gelatinosas também podem atuar na manutenção da posição ereta de caules em desenvolvimento (Fisher & Stevenson 1981), na orientação foliar em relação à gravidade e à posição do sol (Sperry 1982) e na proteção às gemas laterais e cotilédones em ambientes sujeitos ao fogo, na contração ou flexão do hipocótilo e/ou órgão subterrâneo (Fisher 2008). A função de contração e flexão, é similar àquela descrita por Bell e Bryan (1991) para as raízes contráteis, que são capazes de contrações periódicas, permitindo o aprofundamento de bulbos, cormos e rizomas, quando em condições adversas ocasionando a proteção dos meristemas caulinares.

Recentemente as fibras gelatinosas têm sido alvo de estudos por diferentes razões. A composição química de suas paredes (baixo teor ou ausência de lignina, baixo pentosano e altos teores de celulose cristalina), facilita a decomposição dessas fibras por enzimas microbianas tornando-as apropriadas para uso como matéria prima para a produção de biocombustíveis (Engels & Jung 1998), além de fornecer matéria-prima para sacarificação (conversão do amido em açúcar industrial) (Mellowicz & Gorshkova 2012), podendo levar um melhor rendimento de glicose (Brereton et al. 2011, 2012). Além disso, estudos que visam a compreender os mecanismos celulares e moleculares responsáveis pela geração de estresse tensional nessas fibras poderiam potencialmente conduzir ao desenvolvimento de novos materiais com propriedades similares (biomiméticos) (Mellowicz & Gorshkova 2012).

A ampla ocorrência de fibras gelatinosas em diferentes grupos de plantas vasculares indica que essa especialização do esclerênquima surgiu em um estágio inicial da evolução das plantas terrestres (Mellowicz & Gorshkova 2012) e sua ocorrência possibilitaria a sobrevivência das plantas em condições ambientais adversas (Böckek & Lyshede 1972; Schreiber et al. 2010). Contudo, a comprovação dos prováveis papéis atribuídos às fibras gelatinosas exige estudos detalhados em níveis inter e intraespecíficos, que comparem a sua distribuição e abundância, bem como, a estrutura e

a composição da parede celular nos diferentes órgãos da planta. Estudos com esta abordagem permitem acessar possíveis variações na distribuição e características estruturais e histoquímicas das paredes das fibras gelatinosas, e associar tais aspectos com os possíveis papéis desempenhados.

Alguns estudos reportam a ocorrência de fibras gelatinosas em espécies da família de Leguminosae em órgão subterrâneos (Fisher 2008; Schreiber et al. 2010; Silva 2011; Yule 2012), caules em crescimentos primários e secundários (Marcati et al. 2001; Piva et al. 2019) e folhas (Paviani 1974; Barros et al. 2014; Guerra e Scremin-Dias 2018; Seixas et al. 2019; Piva et al. 2019), porém poucos desses estudos trazem de forma detalhada informações sobre as fibras gelatinosas. Com base nisto, foi selecionado na família Leguminosae, o gênero *Eriosema* (DC.) Desv. para desenvolver um estudo mais detalhado sobre as fibras gelatinosas uma vez que já existia um conhecimento prévio destas fibras em algumas espécies (Piva et al., 2019).

*Eriosema* é um gênero atualmente incluído na tribo Phaseoleae, subtribo Cajaninae, Leguminosae (Schrire 2005; Cândido et al. 2014), e possui cerca de 150 espécies com distribuição pantropical (Gear 1970). Nas Américas, foram registradas 40 espécies (Lewis et al. 2005), das quais 35 ocorrem no Brasil (Fortuna-Perez et al. 2013, 2017, 2018; Cândido et al. 2014, 2016, 2018, 2019), habitando ambientes com padrões sazonais de inundação e fogo, bem como áreas perturbadas de solos pobres, entre áreas florestadas e campos abertos (Gear 1970). Esta espécie é comumente encontrada em áreas de cerrado, onde podem apresentar órgão subterrâneo espessado, uma adaptação xerofítica típica de ambientes savânicos.

Algumas espécies de *Eriosema* apresentam propriedades medicinais e são utilizadas na medicina popular para tratamento de disfunção erétil e/ou impotência sexual (Ojewole 2007), tosse (Kokwaro 2009), doenças de pele (Awouafack et al. 2013a), no combate à infecções microbianas (Awouafack et al. 2008, 2013b), infertilidade e doenças ginecológicas como menopausa (Burkill 1985), para diarreia, desintoxicação e hidrofobia (Ma et al. 1998), laxante e anti-inflamatório (Hirschmann & De Arias 1990; Rodrigues & Carvalho 2001; Santos et al. 2016).

Considerando a importância e ampla distribuição de *Eriosema*, avaliamos que este gênero de plantas representa um bom modelo para investigar em detalhe as fibras gelatinosas e verificar possíveis variações na estrutura da parede celular e na abundância

dessas células especializadas nos diferentes órgãos, da mesma espécie e entre espécies do gênero, contribuindo para o entendimento do papel adaptativo dessas células. Neste estudo investigamos comparativamente as fibras gelatinosas no eixo vegetativo aéreo e subterrâneo de táxons de *Eriosema* com o objetivo de i) acessar variações na distribuição e organização das fibras gelatinosas, na estrutura anatômica e na histoquímica da parede celular, dentro e entre táxons, buscando associar tais variações com possíveis funções; ii) estudar o desenvolvimento das fibras gelatinosas focando nos processos celulares de síntese e composição das camadas parietais visando a compreender as variações na arquitetura das paredes celulares.

## Referências

- Abasolo WP, Yoshida M, Yamamoto H, Okuyama T. 2009. Stress generation in aerial roots of *Ficus elastica* (Moraceae). IAWA Journal 30, p.216-224.
- Awano T, Takabe K, Fujita M, 2002. Xylan deposition on secondary wall of *Fagus crenata* fiber. Protoplasma 219, p.106-115.
- Awouafack MD, Kouam SF, Hussain H, Ngamga D, Tane P, Schulz B, GreenIR, Krohn K. 2008. Antimicrobial prenylated dihydrochalcones from *Eriosema glomerata*. Planta Medica 74, p.50-54.
- Awouafack MD, McGaw LJ, Gottfried S, Mbouangouere R, Tane P, Spiteller M, Eloff JN. 2013b. Antimicrobial activity and cytotoxicity of the ethanol extract, fractions and eight compounds isolated from *Eriosema robustum* (Fabaceae). BMC Complementary and Alternative Medicine 13, p.289.
- Awouafack MD, Tane P, Eloff JN. 2013a. Two new antioxidant flavones from the twigs of *Eriosema robustum* (Fabaceae). Phytochemistry Letter 6, p.62-66.
- Barros AJS, Silva KLF, Porto JNL, 2014. Anatomia e histoquímica de órgãos vegetativos de *Galactia glaucescens* (Kunth) (Leguminosae). Revista Interdisciplinar da Universidade Federal do Tocantins 1, p.247-262.
- Bell AD, Bryan A. 1991. Plant form. Oxford University Press, New York.

- Böckek TW, Lyshede OB. 1972. Anatomical studies in xerophytic apophyllous plants. II. Additional species from South American shrub steppes. Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Naturvidenskabelige og Matematiske Afdeling 18, p.1-137.
- Bonacorsi NK, Seago J Jr. 2016. Root development and structure in seedlings of *Ginkgo biloba*. American Journal of Botany 103, p.355-363.
- Bond J, Donaldson L, Hill S, Hitchcock K. 2008. Safranine fluorescent staining of wood cell walls. Biotechnic & Histochemistry 83, p.161-171.
- Brereton NJ, Ray MJ, Shield I, Martin P, Karp A, Murphy RJ. 2012. Reaction wood – a key cause of variation in cell wall recalcitrance in willow. Biotechnology for Biofuels 5, p.83.
- Brereton NJB, Pitre FE, Ray MJ, Karp A, Murphy RJ. 2011. Investigation of tension wood formation and 2,6-dichlorobenzonitrile application in short rotation coppice willow composition and enzymatic saccharification. Biotechnology for Biofuels 4, p.13.
- Burkill HM. 1985. Families J–L. (Ed.), The Useful Plants of West Tropical Africa, vol. 3. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Cândido ES, Fortuna-Perez AP, Aranha-Filho JLM, Bezerra LMPA, 2014. *Eriosema* (DC.) Desv. (Leguminosae-Papilionoideae) no Sudeste do Brasil. Rodriguésia 65, p.885-916.
- Cândido ES, Vargas W, Bezerra LMPA, Mansano VF, Vatanparast M, Lewis GP, Tozzi AMGA, Fortuna-Perez AP. 2019. Taxonomic Synopsis of *Eriosema* (Leguminosae: Papilionoideae, Phaseoleae) in Brazil. Phytotaxa 416, p.91-137.
- Cândido ES, Vargas W, Vatanparast M, Mansano VF, Machado SR, Fortuna-Perez AP. 2016. A New Species of *Eriosema* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) from Mato Grosso do Sul, Brazil, with a Secretory Structure Novel to the Genus. Phytotaxa 263, p.122-130.
- Cândido ES. 2018. Sistemática de *Eriosema* (Leguminosae: Papilionoideae, Phaseoleae): Sinopse Taxônomica de *Eriosema* no Brasil e Filogenia. Tese (Doutorado) -

Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Chang SS, Clair B, Ruelle J, Beauchêne J, Renzo FD, Quignard F, Zhao G, Yamamoto H, Gril J. 2009. Mesoporosity as a new parameter for understanding tension stress generation in trees. *Journal of Experimental Botany* 60, p.3023-3030.

Chernova TE, Gorshkova TA. 2007. Biogenesis of plant fibers. *Russian Journal of Developmental Biology* 38, p.221-232.

Clair B, Gril J, Di Renzo F, Yamamoto H, Quignard F. 2008. Characterization of a gel in the cell wall to elucidate the paradoxical shrinkage of tension wood. *Biomacromolecules* 9, p.494-498.

Clair B, Ruelle J, Beauchêne J, Prévost MF, Fournier M. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. 1. Occurrence and efficiency of G-layer. *IAWA Journal* 27, p.329-338.

Clair B, Ruelle J, Thibaut B. 2003. Relationship between growth stress, mechanical-physical properties and proportion of fibre with gelatinous layer in chestnut (*Castanea sativa* Mill.). *Holzforschung* 57, p.189-195.

Dickison WC. 2000. Integrative plant anatomy. CA: Harcourt Academic Press, San Diego.

Donaldson LA, Turner JCP. 2001. The influence of compression wood and microfibril angle on the occurrence of distortion in window frames made from radiata pine (*Pinus radiata*). *Holz als Roh-und Werkstoff* 59, p.163-168.

Engels FM, Jung HG. 1998. Alfalfa stem tissues: cell-wall development and lignification. *Annals of Botany* 82, p.561-568.

Evert RF. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body – their structure, function and development. Hoboken, New Jersey.

Evert RF. 2013. Anatomia das Plantas de Esau. Meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento. Blucher, São Paulo.

Fahn A. 1990. Plant anatomy. Pergamon Press, New York.

- Fang C-H, Clair B, Gril J, Liu S-Q. 2008. Growth stresses are highly controlled by the amount of G-layer in poplar tension wood. *IAWA Journal* 29, p.237-246.
- Fisher JB, 2008. Anatomy of axis contraction in seedlings from a fire prone habitat. *American Journal of Botany* 95, p.1337-1348.
- Fisher JB, Stevenson JW. 1981. Occurrence of reaction wood in branches of Dicotyledons and its role in tree architecture. *Botanical Gazette* 142, p.82-95.
- Fortuna-Perez AP, Cândido ES, Silva MJ, Vargas W, Bezerra LMPA, Vatanparast M, 2018. A Noteworthy New Species of *Eriosema* (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) from Goiás State, Brazil, Including an Identification Key. *Systematic Botany* 43, p.198-205.
- Fortuna-Perez AP, Lewis GP, Cândido ES, Bezerra LMPA, Tozzi AMA. 2013. *Eriosema hatschbachii* (Leguminosae, Papilionoideae), a new species from Minas Gerais, Brazil. *Kew Bulletin* 68, p.641-645.
- Fortuna-Perez AP, Silva MJ, Cândido ES, Vargas W, Monteiro TC, Vatanparast M. 2017. *Eriosema elegans* (Leguminosae, Papilionoideae): A new species from the Highlands of Goiás State, Brazil. *Phytotaxa* 296, p.81-87.
- Ghislain B, Clair B. 2017. Diversity in the organisation and lignification of tension wood fibre walls – A review. *IAWA Journal* 38, p.245-265.
- Ghislain B, Nicolini E-A, Romain R, Ruelle J, Yoshigana A, Alford MH, Clair B. 2016. Multilayered structure of tension wood cell walls in Salicaceae *sensu lato* and its taxonomic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 182, p.744-756.
- Gierlinger N, Sapei L, Paris O. 2008. Insights into the Chemical Composition of *Equisetum hyemale* by High Resolution Raman Imaging. *Planta* 227, p.969-980.
- Gierlinger N, Schwanninger M. 2006. Chemical imaging of poplar wood cell walls by confocal Raman microscopy. *Plant Physiology* 140, p.1246-1254.
- Gorshkova TA, Brutch N, Chabbert B, Deyholos M, Hayashi T, Lev-Yadun S, Mellerowicz EJ, Morvan C, Neutelingsi G, Pilate G, 2012. Plant fiber formation: state of the art, recent and expected progress, and open questions. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31, p.201-228.

- Gorshkova TA, Chemikosova SB, Salnikov VV, Pavlencheva NV, Gurjanov OP, Stolle-Smits T, van Dam JEG. 2004. Occurrence of cell-specific galactan coinciding with bast fibre developmental transition in flax. *Industrial Crops and Products* 19, p.217-224.
- Gorshkova TA, Chernova T, Mokshina N, Ageeva M, Mikshina P. 2018. Plant ‘muscles’: fibers with a tertiary cell wall. *New Phytologist* 218, p.66-72.
- Gorshkova TA, Gurjanov OP, Mikshina PV, Ibragimova NN, Mokshina NE, Salnikov VV, Ageeva MV, Amenitskii SI, Chernova TE, Chemikosova SB. 2010. Specific type of secondary cell wall formed by plant fibers. *Russian Journal of Plant Physiology* 57, p.328-341.
- Gorshkova TA, Morvan C. 2006. Secondary cell-wall assembly in flax phloem fibres: role of galactans. *Planta* 223, p.149-158.
- Gorshkova TA, Salnikov VV, Pogodina NM, Chemikosova SB, Yablokova EV, Ulanov, AV, Ageeva MV, van Dam JEG, Lozovaya VV. 2000. Composition and distribution of cell wall phenolic compounds in the flax (*Linum usitatissimum* L.) stem tissues. *Annals of Botany* 85, p.477-486.
- Graciano-Ribeiro D, Hashimoto-Freitas DY, Nassar NMA. 2016. Comparative petiole anatomy of cassava (*Manihot*) species. *Genetics and Molecular Research* 15, gmr.15017495.
- Grear JW. 1970. A revision of the American species of *Eriosema* (Leguminosae-Lotoideae). *Mem. New York Botanical Garden* 20, p.1-98.
- Guerra A, Scremin-Dias E. 2018. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. *Brazilian Journal of Botany* 41, p.131-144.
- Hirschmann GS, De Arias AR. 1990. A survey of medicinal plants of Minas Gerais. Brazil. *Journal of Ethnopharmacology* 29, p.159-172.
- IAWA-Committee. 1964. Multilingual glossary of terms used in wood. Winterthur: Konkordia.

- Joseleau JP, Imai T, Kuroda K, Ruel K. 2004. Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides*. *Planta* 219, p.338-345.
- Jourez B. 1997. Le bois de tension. 1. Définition et distribution dans l'arbre. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 1, p.100-112.
- Kaku T, Serada S, Baba K, Tanaka F, Hayashi T. 2009. Proteomic analysis of the G-layer in poplar tension wood. *Journal of Wood Science* 55, p.250-257.
- Kokwaro JO. 2009. Medicinal plants of East Africa. 3rd edition. University of Nairobi Press, Nairobi.
- Lehringer C, Gierlinger N, Koch G. 2008. Topochemical investigation on tension wood fibres of *Acer* spp., *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. *Holzforschung* 62, p.255-263.
- Lev-Yadun S. 1999. Eccentric deposition of secondary xylem in stems of the climber *Ephedra campylopoda* (Gnetales). *IAWA Journal* 20, p.165-170.
- Lewis G, Schrire BP, MacKinder B, Lock M. 2005. Legumes of the World. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Love GD, Snape CE, Jarvis MC, Morrison IM. 1994. Determination of phenolic structures in flax fibre by solid state <sup>13</sup>C NMR. *Phytochemistry* 35, p.489-492.
- Luchi A. 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica* 27, p.271-280.
- Lyshede OB. 1978. Xeromorphic features of three stem assimilants in relation to their ecology. *Botanical Journal of the Linnean Society* 78, p.85-98.
- Ma WG, Fukushi Y, Hostettmann K, Tahara S. 1998. Isoflavonoid glycosides from *Eriosema tuberosum*. *Phytochemistry* 49, p.251-254.
- Magellan TM, Griffith MP, Ricciardi A, Huggett BA, Tomlinson PB. 2018. A novel type of fiber in the leaves of the *Cycad dioon*. *International Journal of Plant Sciences* 179, p.231-240.

- Marcati CR, Angyalossy-Alfonso V, Benetati L. 2001. Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 24, p.311-320.
- Mellerowicz EJ, Baucher M, Sundberg B, Boerjan W. 2001. Unraveling cell wall formation in the woody dicot stem. *Plant Molecular Biology* 47, p.239-274.
- Mellerowicz EJ, Gorshkova TA. 2012. Tensional stress generation in gelatinous fibres: a review and possible mechanism based on cell wall structure and composition. *Journal of Experimental Botany* 63, p.551-565.
- Meloche CG, Knox JP, Vaughn KC. 2007. A cortical band of gelatinous fibers causes the coiling of redvine tendrils: a model based upon cytochemical and immunocytochemical studies. *Planta* 225, p.485-498.
- Metcalf CR, Chalk L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons: 2nd edition: vol. 2. Wood structure and conclusion of the general introduction.* Oxford, Clarendon Press.
- Milanez CRD, Marcati CR, Machado SR. 2016. Trabeculae and Al-accumulation in the wood cells of Melastomataceae species from Brazilian savana. *Botany* 95, p.521-530.
- Nakagawa K, Yoshinaga A, Takabe K. 2012. Anatomy and lignin distribution in reaction phloem fibres of several Japanese hardwoods. *Annals of Botany* 110, p.897-904.
- Nakagawa K, Yoshinaga A, Takabe K. 2014. Xylan deposition and lignification in the multi-layered cell walls of phloem fibres in *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae). *Tree Physiology* 34, p.1018-1029.
- Ojewole JAO. 2007. "African Traditional Medicines for Erectile Dysfunction: Elusive Dream or Imminent Reality?" *Cardiovascular Journal of Africa* 18, p.213-215.
- Pace MR, Soffiatti P. 2013. Esclerênquima. *In Anatomia das plantas de Esau, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento* (RF Evert). 3ª edição. São Paulo. Edgard Blücher Ltda.
- Paviani TI. 1974. Sobre a ocorrência de fibras gelatinosas em *Plathymenia reticulata* Benth. *Ciência e Cultura* 26, p.783-786.

- Paviani TI. 1978. Anatomia vegetal e cerrado. *Ciência e Cultura* 30, p.1076-1086.
- Pilate G, Chabbert B, Cathala B, Yoshinaga A, Leplé JC, Laurans F, Lapiere C, Ruel K. 2004. Lignification and tension wood. *Comptes Rendus Biologies* 327, p.889-901.
- Piva TC, Machado SR, Scremin-Dias E. Anatomical and ultrastructural studies on gelatinous fibers in non-woody xerophytic and hydrophytic species. *Botany* 97, p.529-536.
- Plomion Ch, Leprovost G, Stokes A. 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology* 127, p.1513-1523.
- Rodrigues VEG, Carvalho DA. 2001. Levantamento etnobotânico de plantas medicinais no domínio do cerrado na região do Alto Rio Grande - Minas Gerais. *Revista Ciência e Agrotecnologia* 25, p.102-123.
- Ruelle J, Beauchene J, Thibaut A, Thibaut B. 2007. Comparison of physical and mechanical properties of tension and opposite wood from ten tropical rainforest trees from different species. *Annals of Forest Science* 64, p.503-510.
- Ruelle J, Yoshida M, Clair B, Thibaut B. 2007. Peculiar tension wood structure in *Laetia procera* (Poepp.) Eichl. (Flacourtiaceae). *Trees* 21, p.345-355.
- Ruelle J. 2014. Morphology, Anatomy and Ultrastructure of Reaction Wood. *In The Biology of Reaction Wood*. (B Gardiner, J Barnett, eds.). Ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Sachsse H. 1962. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Zellwandstruktur von Zugholzfasern. *Holz als Roh- und Werkstoff* 20, p.429-433.
- Sachsse H. 1964. Der submikroskopische Bau der Faserzellwand beim Zugholz der Pappel. *Holz als Roh- und Werkstoff* 22, p.169-174.
- Sachsse, H. 1965. Untersuchungen über Eigenschaften und Funktionsweise des Zugholzes der Laubbäume. *Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät Göttingen*. Band 35, p.110.
- Santos MG, Almeida VG, Avelar-Freitas BA, Graef CFF, Gregório LE, Pereira WF, Brito-Melo GEA. 2016. Phytochemical screening of the dichloromethane ethanolic

extract of *Eriosema campestre* var. *macrophyllum* roots and its antiproliferative effect on human peripheral blood lymphocytes. *Revista Brasileira Farmacognosia* 26, p.464-470.

Scatena VL, Scremin-Dias E. 2012. Parênquima, Colênquima e Esclerênquima. *In* Anatomia Vegetal (B Appezzato-da-Gloria, SM Carmello-Guerreiro). 2ª edição. Viçosa: Editora UFV.

Schreiber N, Gierlinger N, Putz N, Fratzl P, Neinhuis C, Burgert I. 2010. G-fibres in storage roots of *Trifolium pratense* (Fabaceae): tensile stress generators for contraction. *Plant Journal* 61, p.854-861.

Schrire BD. 2005. Tribe Phaseoleae, *In* Legumes of the world (G Lewis, BD Schrire, B Mackinder, M Lock, eds.), Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew.

Seixas DP, Fortuna-Perez AP, Rodrigues TM. 2019. Leaf anatomical features of the *Eriosema campestre* Benth. (Leguminosae, Papilionoideae, Phaseoleae) complex and potential taxonomic implications. *Flora* 253, p.107-115.

Silva JR. 2011. Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de Leguminosae lenhosas do Chaco brasileiro. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.

Singh AP, Donaldson LA. 1999. Ultrastructure of tracheid cell walls in radiate pine (*Pinus radiata*) mild compression wood. *Canadian Journal of Botany* 77, p.32-40.

Snegireva AV, Ageeva MV, Amenitskii SI, Chernova TE, EbskampM, Gorshkova TA, 2010. Intrusive growth of sclerenchyma fibers. *Russian Journal of Plant Physiology* 57, p.342-355.

Sperry JS. 1982. Observations of reaction fibers in leaves of dicotyledons. *Journal of the Arnold Arboretum* 63, p.173-185.

Timell TE. 1967. Recent progress in the chemistry of wood hemicelluloses. *Wood Science Technology* 1, p.45-70.

Toghraie ND, Parsapajouh H, Ebrahimzadeh B, Thibaut J, Gril HR, Yazdani M. 2006. Tension wood in eucalypt trees. *Journal of Scientific Computing* 32, p.13-22.

- Tomlinson PB, Magellan TM, Griffith MP. 2014. Root contraction in *Cycas* and *Zamia* (Cycadales) determined by gelatinous fibers. *American Journal of Botany* 101, p.1275-1285.
- Tomlinson PB. 2003. Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales). *American Journal of Botany* 90, p.965-972.
- Wardrop AB, Dadswell HE. 1955. The nature of reaction wood. IV. Variation in cell wall organization of tension wood fibres. *Australian Journal of Botany* 3, p.177-189.
- Wardrop AB. 1964. The reaction anatomy of arborescent angiosperms, *In* The formation of wood in forest trees (MH Zimmermann, eds.). Academic Press.
- Washusen R, Evans R. 2001. The association between cellulose crystallite width and tension wood occurrence in *Eucalyptus globulus*. *IAWA Journal* 22, p.235-243.
- Yoshida M, Ohta H, Okuyama T. 2002. Tensile growth stress and lignin distribution in the cell walls of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Journal of Wood Science* 48, p.99-105.
- Yule TS. 2012. Anatomia do sistema subterrâneo em leguminosas herbáceas e sub-arbustivas do Chaco brasileiro. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

---

- As condições ambientais do Cerrado parecem atuar na diferenciação de fibras gelatinosas no eixo vegetativo de *Eriosema*, e a alta frequência de fibras gelatinosas nessas plantas pode ser um mecanismo adaptativo associado com armazenamento temporário de água, além de suporte mecânico.
- A presença de lignificação da camada-G, caracterizando a ocorrência de uma camada-G composta, possibilita novas interpretações para o papel fisiológico das fibras gelatinosas.
- A combinação de métodos histoquímico e imunohistoquímico abre novas perspectivas na compreensão da arquitetura e composição das paredes das fibras gelatinosas.
- Análises ultraestruturais das paredes das fibras gelatinosas sob o ponto de vista ontogenético são necessárias para compreender os processos de síntese, deposição e formação da camada-G composta.
- Estudos futuros com abordagem experimental podem elucidar os fatores que atuam na formação da camada-G composta nas fibras gelatinosas.