



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
VEGETAL



ALINE CAMARGO ROSA

ÓRGÃOS SUBTERRÂNEOS DE ESPÉCIES DE *STIGMAPHYLLON* A. JUSS. (MALPIGHIACEAE):
DESENVOLVIMENTO E ASPECTOS FUNCIONAIS

Orientadora: Prof. Dr. Rosani do Carmo de Oliveira Arruda

Coorientador: Prof. Dr. Marcelo Rodrigo Pace

Campo Grande- MS

2018



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
VEGETAL



ALINE CAMARGO ROSA

ÓRGÃOS SUBTERRÂNEOS DE ESPÉCIES DE *STIGMAPHYLLON* A. JUSS. (MALPIGHIACEAE):
DESENVOLVIMENTO E ASPECTOS FUNCIONAIS.

Dissertação apresentada como um dos
requisitos para obtenção do grau de
Mestre em Biologia Vegetal junto
ao Instituto de Biociências.

Campo Grande- MS

2018

BANCA EXAMINADORA



FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS- GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
VEGETAL



Prof. Dr. Adriana Hissae Hayashi

Instituto de Botânica- São Paulo

Prof. Dr. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori

Instituto de Biociências - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Prof. Dr. Arnildo Pott

Instituto de Biociências - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Prof. Dr. Gisele Catian

Instituto de Biociências - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Prof. Dr. Vivian de Almeida Assunção

Instituto de Biociências - Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Prof. Dr. Rosani do Carmo de Oliveira Arruda

Instituto de biociências- Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

A longo prazo, os homens só alcançam aquilo que almejam. Portanto, mesmo que falassem de imediato, melhor seria que almejassem algo elevado.

Henry David Thoreau

Com muita admiração e amor, dedico este trabalho aos meus pais, fonte inesgotável de exemplo e incentivo.

Órgãos subterrâneos de espécies de *Stigmaphyllon* A. Juss. (Malpighiaceae): Desenvolvimento e Aspectos Funcionais

Aline C. Rosa¹, Marcelo R. Pace², Pablo A. Cabanillas³, Rosani C.O. Arruda⁴

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brazil.

² Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, 10th Street & Constitution Avenue NW. Washington, D.C., U.S.A.

³ Cátedra de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del bosque s/n, CP 1900 La Plata, Argentina

⁴ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brazil

- **Premissa do estudo:** *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) é um gênero constituído por cerca de 120 espécies, ocorrendo amplamente pela América do Sul. O gênero é constituído em sua maioria por lianas que possuem um crescimento secundário particular, gerando uma grande variedade anatômica nos caules. Contudo, pouco se sabe a respeito da anatomia, funções e processos ontogenéticos envolvidos na formação dos sistemas subterrâneos para o gênero. Assim, este estudo se propõe a investigar a função, natureza e origem do espessamento do órgão subterrâneo em *S. macedoanum*, *S. calcaratum*, *S. bonariense*, *S. ellipticum*. e *S. tomentosum*.
- **Métodos:** Os órgãos subterrâneos foram coletados, armazenados e processados seguindo-se os procedimentos usuais em anatomia vegetal, incluindo análises histoquímicas e de açúcares (Dosagem de açúcares redutores e Cromatografia em camada delgada).
- **Resultados:** A natureza das estruturas subterrâneas de todas as espécies é secundária e constitui um órgão que contém água, carboidratos e compostos fenólicos. Todos os órgãos constituem uma raiz, sendo que *S. tomentosum* constitui-se também em uma porção caulinar. O espessamento é originado através da formação de novos câmbios vasculares “câmbios interxilemáticos” gerados a partir da proliferação do parênquima xilemático, produzindo tecidos vasculares adicionais e abundância de parênquima axial não lignificado. Gemas endógenas, pontoações guarneçadas, cristais prismáticos no xilema e drusas no floema, foram observadas em todas as espécies avaliadas.
- **Conclusões:** A ocorrência de tecidos de reserva com carboidratos e de gemas sugere que as estruturas subterrâneas das espécies de *Stigmaphyllon* investigadas representam uma

estratégia importante para o armazenamento de nutrientes, para a propagação vegetativa e proteção do órgão diante de períodos adversos.

Palavras chave: Liana; raízes tuberosas; reserva; órgãos subterrâneos; variação cambial.

Underground organs of species of *Stigmaphyllon* A. Juss. (Malpighiaceae): Development and Functional Aspects

Aline C. Rosa¹, Marcelo R. Pace², Pablo A. Cabanillas³, Rosani C.O. Arruda⁴

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brazil.

² Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, 10th Street & Constitution Avenue NW. Washington, D.C., U.S.A.

³ Cátedra de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del bosque s/n, CP 1900 La Plata, Argentina

⁴ Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Cidade Universitária, CEP 79070-900, Campo Grande, MS, Brazil

- *Premise of the study:* *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) is a genus consisting of about 120 species, occurring widely in South America. The genus is composed mainly of lianas that have a particular secondary growth, generating a great anatomical variety in the stems. However, little is known about the anatomy, functions and ontogenetic processes involved in the formation of underground systems for the genus. Thus, this study intends to investigate the function, nature and origin of the thickening of the underground organ in *S. macedoanum*, *S. calcaratum*, *S. bonariense*, *S. ellipticum* and *S. tomentosum*.
- *Methods:* Underground organs were collected, stored and processed following usual procedures in plant anatomy, including histochemical and sugar analysis (Dosing of reducing sugars and thin layer chromatography).
- *Key results:* The nature of the underground organs of all species is secondary and constitutes an organ that contains water, carbohydrates and phenolic compounds. All the organs constitute a root, being that *S. tomentosum* also constitutes in a caulinar portion. Thickening originates through the formation of new vascular cambium “interxylary cambia” generated by the proliferation of the xylem parenchyma, producing additional vascular tissues and abundance of non-lignified axial parenchyma. Endogenous buds, vestured pits, prismatic crystals on the xylem and druses on the phloem were observed in all species evaluated.
- *Conclusions:* The occurrence of carbohydrate and buds reserve tissues suggests that the subterranean structures of the investigated *Stigmaphyllon* species represent an important strategy for nutrient storage, for vegetative propagation and protection of the organ against adverse periods.

Key words: Liana; tuberous roots; storage; underground organs; cambial variant.

Stigmaphyllon A. Juss. é um gênero de Malpighiaceae, pantropical, dentre as 120 espécies reconhecidas para o gênero, 92 são restritas aos neotrópicos (Almeida, 2016), do Sul do México ao Norte da Argentina (Anderson, 2011) constituído majoritariamente por lianas, menos frequente por subarbustos (Anderson, 2011; Almeida, 2016) com representantes na África, sudeste da Ásia, Australásia, Índia Ocidental e América. No Brasil é representado por 46 espécies amplamente distribuídas por todos os biomas ao longo dos rios da Floresta Amazônica (Anderson, 1997), na Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado (Almeida, 2013). As espécies do gênero geralmente possuem folhas amplas, cordadas, de pecíolos longos, duas glândulas conspícuas na inserção com o limbo, estigmas foliolados que dão nome ao gênero, fruto do tipo esquizocárpico, que se divide em três samaróides alados dorsais (Anderson, 1997).

Espécies de *Stigmaphyllon* têm sido estudadas quanto ao seu potencial farmacológico (Trentin et al., 2011; Costa, 2016), ontogenia e estrutura anatômica em caules (Pace et al. 2018) e Guimarães et al. (2016) que descreveu anatomicamente os órgãos vegetativos de *S. auriculatum*, *S. ciliatum* e de *S. paralias*, especialmente de seus órgãos subterrâneos, que permanecem desconhecidos para muitas espécies do gênero.

Estruturas subterrâneas distribuídas em algumas famílias, incluem xilopódios associados a raízes tuberosas (*Mandevilla velutina* e *M. illustris* (Apocynaceae, Appezzato-Da-Glória e Estelita, 2000) *Lessingianthus grandiflorus*, *L. bardanoides*, *L. glabratus*, *Pterocaulon angustifolium* (Asteraceae, Hayashi e Appezzato-da-Glória 2007) e *Vernonia oxylepis*, somente raiz tuberosa (Vilhalva & Appezzato-da-Glória 2006).

Xilopódios geralmente não são classificados como estruturas de reserva, contudo, possuem alto potencial gemífero (Rizzini e Heringer, 1961, 1962; Coutinho, 1990; Appezzato-Da-Glória e Estelita, 2000; Appezzato-da-Glória, et al. 2008), sendo considerados uma estratégia de permanência e sobrevivência da espécie que o possui em ambientes sujeitos a altas temperaturas, secas prolongadas ou queimadas (Vilhalva e Appezzato-Da-Glória, 2006). Castro et al. (1998), Delitti et al. (2001) observaram que plantas herbáceas e subarbusivas afetadas pelo fogo, no Cerrado, investem parte de sua energia para alocar nutrientes em seus órgãos subterrâneos, podendo ocorrer variações sazonais quando associadas a parâmetros climáticos.

Investigações realizadas em campos sulinos revelaram que várias espécies apresentam capacidade de regeneração pós-distúrbios, devido ao rebrotamento a partir das gemas observadas nos xilopódios ou rizomas, abaixo do nível do solo, indicando o importante papel ecológico destes órgãos para sobrevivência das plantas (Fidelis, 2008). Estes órgãos são extremamente rígidos e possuidores de alta capacidade gemífera (Appezzato- Da- Glória, 2015). Em sistemas subterrâneos de espécies de Asteraceae, verificou-se o acúmulo de grandes quantidades de frutanos, que além de atuarem com um composto de

reserva, estariam relacionados com a tolerância de algumas espécies sujeitas a estresse ambiental (Figueiredo-Ribeiro, et al., 1986; Tertuliano e Figueiredo-Ribeiro, 1993). Estes polissacarídeos são amplamente difundidos entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas, sendo que sua ocorrência já foi registrada para a família Malpighiaceae (Chodat e Vischer, 1917; Clifford e Kofi, 1981; Stevens e Verh e, 2004). Esses carboidratos sol veis agem protegendo as plantas em baixas temperaturas, congelamento e estresse h drico (Moraes et al. 2016), e ocorrem normalmente em  rg os de reserva especializados (Isejima e Figueiredo-Ribeiro, 1993).

Outros exemplos de estruturas subterr neas s o os s boles, sistemas difusos, de natureza caulinar, complexos, dotados de diversas partes superficiais dispostas paralelamente   superf cie do solo. Outro sistema difuso, mas de natureza radicular, s o denominados de ra zes gem feras, descritos por Rizzini e Heringer (1966) como  rg os permanentes no Cerrado. Os rizomas tamb m s o  rg os de reserva em geral de origem a partir da pl mula, caule que costuma ser espesso e rico em reservas, tendo como caracter stica marcante n s e entren s, consist ncia carnosa, suculenta ou fibrosa e emiss o de folhas e de flores. Os tub rculos s o  rg os de reserva que ainda causam certa confus o, pois s o confundidos com estruturas tuberificadas de origem radicular, no entanto, s o restritos   estrutura caulinar encontrada na batata (*Solanum tuberosum* Bert. ex Walp.). Por fim, temos outro  rg o subterr neo de armazenamento de  gua e reservas nutritivas, as ra zes tuberosas,  rg os resistentes, de consist ncia macia, devido   prolifera o e domin ncia de par nquima, resultado do crescimento secund rio da raiz prim ria, advent cia ou secund ria (Appezato-Da-Gl ria, 2003).

A presen a de  rg os subterr neos especializados n o   comumente citado para lianas, tamb m chamadas de trepadeiras lenhosas, plantas que utilizam outras como suporte para chegar   luz (Gentry, 1991; Spicer e Groover, 2010). As lianas s o componentes chave das florestas tropicais, influenciando sua din mica, interferindo na distribui o dos nutrientes e da  gua, reduzindo a umidade dispon vel no solo durante os per odos de seca sazonais (Powers et al., 2004; Andrade et al., 2005; Van der Heiden e Phillips, 2009), al m de afetar o recrutamento e distribui o de esp cies de  rvores tropicais, por competi o (Schnitzer et al., 2000, 2005; Schnitzer e Carson, 2010).

Outro fator singular observado em lianas   o padr o vascular, cujo xilema possui poucas fibras e grande quantidade de par nquima n o lignificado, o que garante a condu o de  gua e nutrientes por toda a planta e confere a esta not vel flexibilidade, devido   varia o no crescimento secund rio, com a atividade de um ou m ltiplos c mbios (Angyalossy et al., 2015). Varia es cambiais est o presentes em outros g neros e esp cies de Malpighiaceae, como em *Diplopterys* e *Mezia* (Pace, 2015), *Callaeum* (Cabanillas et al., 2017) e *Banisteriopsis* (Pace et al., 2018), contudo, ainda s o imprecisas investiga es sobre quais os tipos de varia o, como se originam ontogeneticamente, se compartilham est gios de desenvolvimento, sua fun o e distribui o.

Embora as raízes de uma liana possam equivaler à metade de seu tamanho, raramente são estudadas, a maioria das investigações é aplicada à anatomia do caule (Angyalossy et al., 2012, 2015; Cabanillas et al., 2017, Pace et al., 2018). Tais formas de vida levaram à combinação de um conjunto de características, que permitiu cunhar o termo “Síndrome vascular lianescente”, que corresponde a um conjunto de características anatômicas, geralmente encontradas em caules de lianas, como a presença de variação cambial, dimorfismo de vasos e proliferação de parênquima não lignificado (Solereeder, 1908; Carlquist, 1981; Angyalossy et al., 2012).

Os órgãos subterrâneos em *Stigmaphyllon* foram classificados como rizomas lenhosos, evidentes em *S. calcaratum*, *S. diversifolium*, *S. emarginatum*, *S. paralias* e *S. sangraeanum*, rizomas tuberosos em *S. ellipticum* e tubérculos lenhosos em *S. arenicola*, *S. bonariense*, *S. ciliatum*, *S. finlayanum*, *S. jatrophifolium*, *S. panamense* e *S. sinuatum* (Anderson, 1997).

Estudos anatômicos realizados no caule aéreo de espécies lianescentes de *Stigmaphyllon*: *S. ciliatum*, *S. lalandianum* e *S. acuminatum* mostraram um tipo de crescimento secundário muito particular, derivado do parênquima do xilema secundário não-lignificado, originando novos câmbios vasculares, o que Pace (2015; Pace et al., 2018) chamou de “câmbios interxilemáticos”, proporcionando mais eficiência e flexibilidade em sua escalada, nunca registrado para outras plantas. Estudos recentes em Bignoniaceae (Victorio e Angyalossy, 2014) e em Malpighiaceae (Guimarães et al., 2016) revelaram similaridades anatômicas entre o caule e órgãos subterrâneos, corroborando observações feitas por Schenck (1893).

Heteropterys aphrodisiaca (sinônimo de *H. tomentosa*) possui raiz tuberosa, cilíndrica com abundância de parênquima no córtex, drusas, polifenóis e grande número de fibras gelatinosas no xilema (Marques et al., 2007). Estudo realizado com *Stigmaphyllon sagittatum* e *S. convolvulifolium* revelou a presença de iridóides nas raízes tuberosas e na casca (Devioud et al., 1984). Guimarães et al. (2016), avaliando órgãos subterrâneos de três espécies de *Stigmaphyllon*, observaram a presença de idioblastos fenólicos, xilema fissurado, alta dilatação do parênquima, fibras gelatinosas e açúcares redutores, a partir desses órgãos originavam-se brotos, raízes adventícias e raízes tuberosas, levando-os à conclusão que se tratavam de rizomas lenhosos, enfatizando que só foi possível identificá-los adequadamente com ajuda dos atributos anatômicos.

Em *Stigmaphyllon* é comum a ocorrência de órgãos subterrâneos, cuja origem e função são desconhecidas para maiorias das espécies, portanto, observações baseadas apenas na morfologia externa são insuficientes para identificar sua natureza e origem, desse modo, o trabalho se propõe a: 1) caracterizar a anatomia do órgão subterrâneo de espécies de *Stigmaphyllon*, 2) investigar a função, natureza e 3) esclarecer a origem do espessamento.

MATERIAL E MÉTODOS

Material botânico– O estudo foi realizado com as seguintes espécies: *Stigmaphyllon macedoanum*, *S. calcaratum*, *S. bonariense*, *S. ellipticum* e *S. tomentosum*. Ramos férteis foram herborizados e depositados nos herbários SPF da Universidade de São Paulo e no COR da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul em Corumbá. Na Tabela 1 estão os dados sobre locais de coleta, coletores e seus respectivos números de coleta.

Tabela 1. Espécies coletadas, seus respectivos locais de coleta.

Espécies	Locais de coleta	Coletor e número da coleta
<i>Stigmaphyllon bonariense</i> Hook. & Arn.) C.E. Anderson	Isla Martín García, La Plata, Buenos Aires, Argentina	Cabanillas 119
<i>Stigmaphyllon calcaratum</i> N.E. Br. A. Juss.	Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil	Pace 588
<i>Stigmaphyllon ellipticum</i> (Kunth) A. Juss.	Jalcomulco, Veracruz, México	Pace 403
<i>Stigmaphyllon macedoanum</i> C.E Anderson	Ladário, Mato Grosso do Sul, Brasil	Camargo-Rosa 1
<i>Stigmaphyllon tomentosum</i> A. Juss.	Bertioga, São Paulo, Brasil	Pace 566, 570

Análise morfológica e anatômica– As estruturas subterrâneas foram coletadas de indivíduos adultos com raízes primárias e laterais (Figura 1). O material fresco de *S. bonariense*, *S. ellipticum* e *S. tomentosum* foram coletados e fixados em FAA 50 (Johansen, 1940); *S. calcaratum* e *S. macedoanum* foram fixados em FNT (Lillie 1965), durante quarenta e oito horas. Posteriormente os materiais foram desidratados em série etanólica e conservados em etanol 70%. Para avaliação morfológica, as estruturas foram fotografadas e as terminologias utilizadas para as descrições foram realizadas conforme citadas em Anderson (1997), Rizzini e Heringer (1966) e Appezzato-da- Glória (2003).

As amostras das estruturas subterrâneas foram seccionadas a mão livre com auxílio de uma navalha em sua porção proximal, mediana e distal (Figura 1), as amostras foram então incluídas em parafina e seccionadas em micrótomo rotativo e coradas em safranina e azul de alcião etanólicos (Bukatsch, 1972). Para confecção das lâminas foram empregados segmentos

retirados das regiões citadas acima, em secções transversais, longitudinal radiais e longitudinal tangenciais, após desidratação em etanol, passagem por acetato de butila e montagem em resina sintética.

Para verificação do tipo de compostos estruturais e de reserva nos órgãos subterrâneos das espécies selecionadas foram realizados testes histoquímicos com Lugol (Sass, 1951) para detecção de amido, Sudan IV (Sass, 1951) para lipídios, reagente de Schiff, PAS (O'Brien & McCully, 1981) para verificação da presença de açúcares, Floroglucinol Clorídrico (Sass, 1951) para lignina, Ácido Clorídrico 10% (Strasburger, 1924) e Formalina com Sulfato Ferroso (Kraus & Arduin, 1997) para fenóis. O procedimento foi realizado com material fixado, seccionados a mão livre e em micrótomo rotativo com espessura de 15µm, em plano transversal. Os cortes montados ao natural permitiram a observação dos conteúdos celulares sem qualquer alteração.

Todo registro fotográfico foi realizado no fotomicroscópio Leica DMLB, acoplado ao sistema de captura de imagem e câmara fotográfica Leica DC 300F, com sistema de captura de imagens, utilizando-se escalas micrométricas indicativas das dimensões das estruturas.

Dosagem de açúcares redutores (DNS) e cromatografia em camada delgada (CCD)– Foram utilizadas duas amostras não fixadas (10 g) das estruturas tuberosas de *S. macedoanum*, uma das amostras foi congelada e macerada (extrato intracelular) e a segunda amostra foi obtida através da extração do sumo (extrato extracelular). Os extratos obtidos foram então centrifugados para coleta do sobrenadante e posteriormente fervidos por 10 minutos.

Para detecção de açúcares redutores foi utilizado 200µL do sobrenadante fervido por 10 minutos com 200 µL de DNS conforme o método de Miller (1959) e realizada leitura de absorbância em leitor de microplaca (marca MOLECULAR DEVICES, modelo SPECTRAMAX PLUS 384) em 540 nm.

Para cromatografia em camada delgada foram utilizados 50 µl dos extratos intra e extracelular tratados com 5 µL TCA 100 % para precipitação das proteínas e demais impurezas (proteínas podem interferir na corrida e demais impurezas). Foram utilizados 3 µL das soluções tratadas com TCA 100 % e aplicadas em placa de cromatografia em camada delgada de sílica (ALUGRAM® Xtra SIL G/UV₂₅₄). Como padrões foram utilizados glicose 5 mg/mL, sacarose 5 mg/mL e frutose 5 mg/mL. A fase móvel consistiu de butanol:etanol:água na proporção de 7:3:1. A revelação foi realizada por pulverização de solução composta de metanol:ácido sulfúrico na proporção de 9:1 contendo 0,2 % de orcinol. O aparecimento das bandas ocorreu após incubação em estufa a 100 °C.

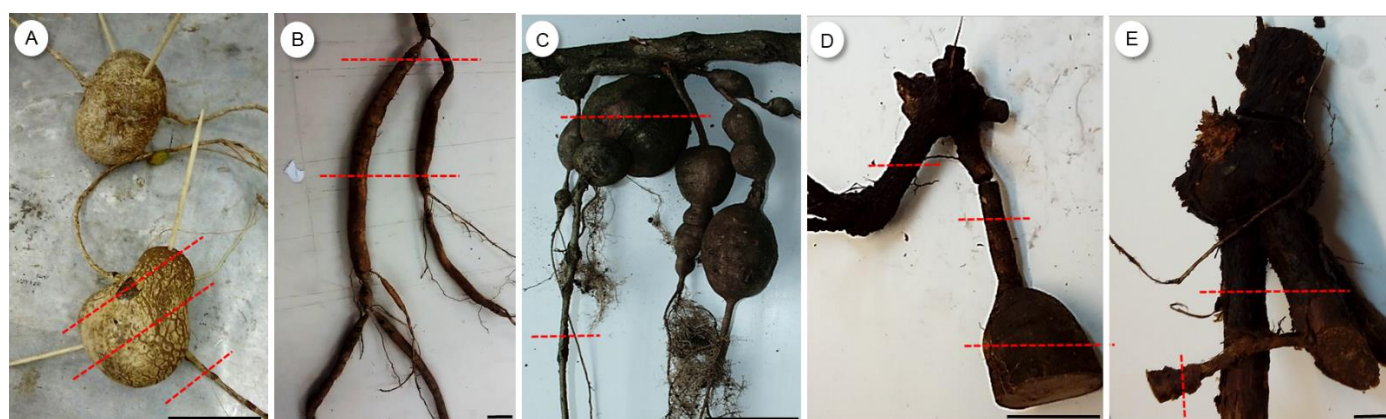


Figura 1. Regiões de seccionamento dos sistemas subterrâneos (linha tracejada) de *Stigmaphyllon* para o estudo anatômico. **A.** *S. macedoanum*, porção proximal, mediana e distal. **B.** *S. calcaratum*, porção mediana e distal. **C.** *S. bonariense*, porção subterrânea tracejada (mediana e distal), porção aérea disposta horizontalmente. **D.** *S. ellipticum*, porção proximal e mediana do órgão tuberoso e região mediana do ramo. **E.** *S. tomentosum*, região mediana da raiz tuberosa e de um dos ramos. Escalas= A, 1,8cm; B, 0,3cm; C, 1,5cm; D, 1,2cm; E, 0,5cm.

RESULTADOS

Stigmaphyllon calcaratum. As estruturas subterrâneas são raízes fusiformes, segmentadas, delgadas em direção ao ápice, espessas próximo à base. A tuberização ocorre na raiz principal e lateral (Fig. 2-A), e também porções não tuberizadas em todas as espécies.

Stigmaphyllon bonariense. Trata-se de uma planta sobolífera, com sistemas caulinares dispostos horizontalmente ao solo (sóboles), dos quais partem raízes gemíferas, tuberizadas de formato esférico a irregulares (Fig. 2-B).

Stigmaphyllon ellipticum. Raízes fusiformes, não segmentadas, de textura suculenta; tuberização da raiz principal associadas a uma estrutura mais rígida de natureza radicular que emite outras raízes (Fig. 2-C).

Stigmaphyllon tomentosum. Órgãos subterrâneos lignificados, intumescidos e de onde partem eixos caulinares. As raízes principais e laterais são tuberizadas e delgadas (Fig. 2-D).

Stigmaphyllon macedoanum. Raízes principais tuberizadas, esféricas, de diâmetro variado, espessas, de textura suculenta e não segmentadas (Fig. 2-E).

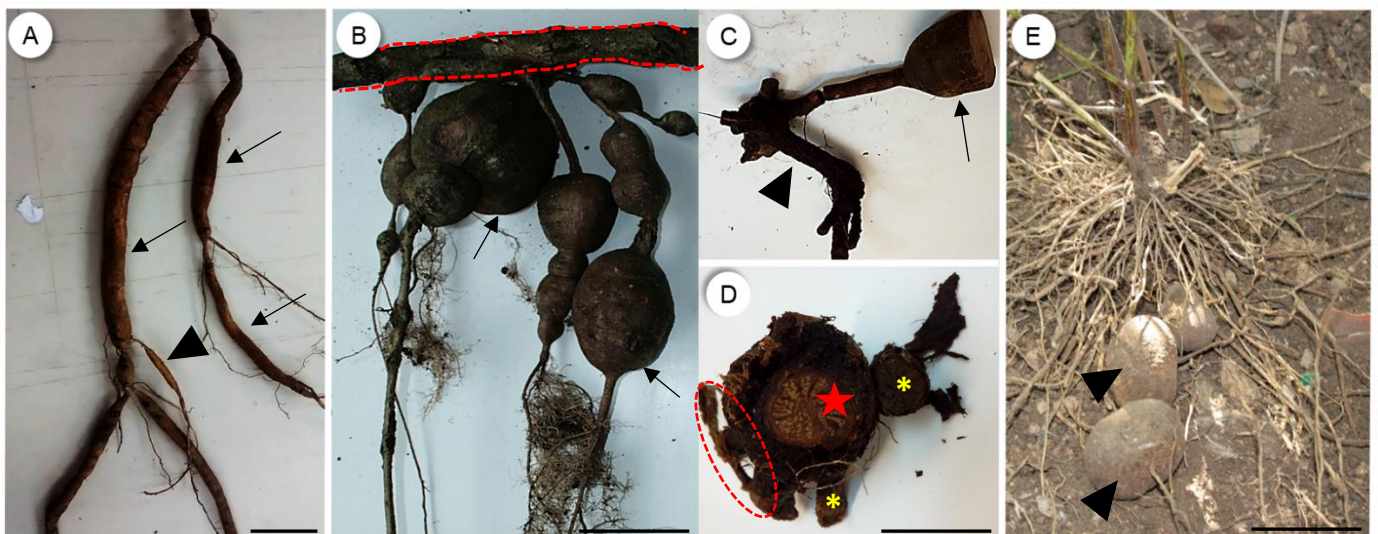


Figura 2. Morfologia dos órgãos subterrâneos em *Stigmaphyllon*. **A-** *S. calcaratum*, exibindo raízes fusiformes e delgadas (setas), tuberização ocorrendo na raiz primária e lateral (ponta da seta). **B-** *Stigmaphyllon bonariense*, dispostos horizontalmente estão os sóboles que se localizam abaixo do nível do solo (tracejado), dos quais partem raízes gemíferas tuberizadas de morfologia esférica abaixo do nível do solo (setas). **C-** *Stigmaphyllon ellipticum*, órgãos fusiformes de consistência macia, tuberização da raiz principal (setas), associada a uma estrutura rígida que emite outras raízes (ponta da seta). **D-** *Stigmaphyllon tomentosum*, órgão subterrâneo lignificado de onde partem eixos caulinares (asteriscos) e raízes principal (estrela) e lateral (elipse tracejada) tuberizadas. **E-** *Stigmaphyllon macedoanum*, raízes esféricas, de consistência suculenta e com alta tuberização da raiz principal (ponta da seta). Escalas= A, 0,4cm; B, 0,5cm; C, 1,0cm; D, 1,8cm; E, 1,4cm.

Descrição anatômica

Natureza dos órgãos subterrâneos. O estudo anatômico demonstra que todas as espécies apresentam sistemas subterrâneos complexos e com diferenças relevantes entre si, sendo que os órgãos tuberculizados de *S. bonariense*, *S. calcaratum*, *S. macedoanum*, *S. ellipticum* e *S. tomentosum* são raízes, o centro da estrutura é ocupado pelo protoxilema em posição exarca (Fig. 3, E). As raízes emitem ramos com protoxilema endarco, sendo os ramos caulinares (Fig. 3F).

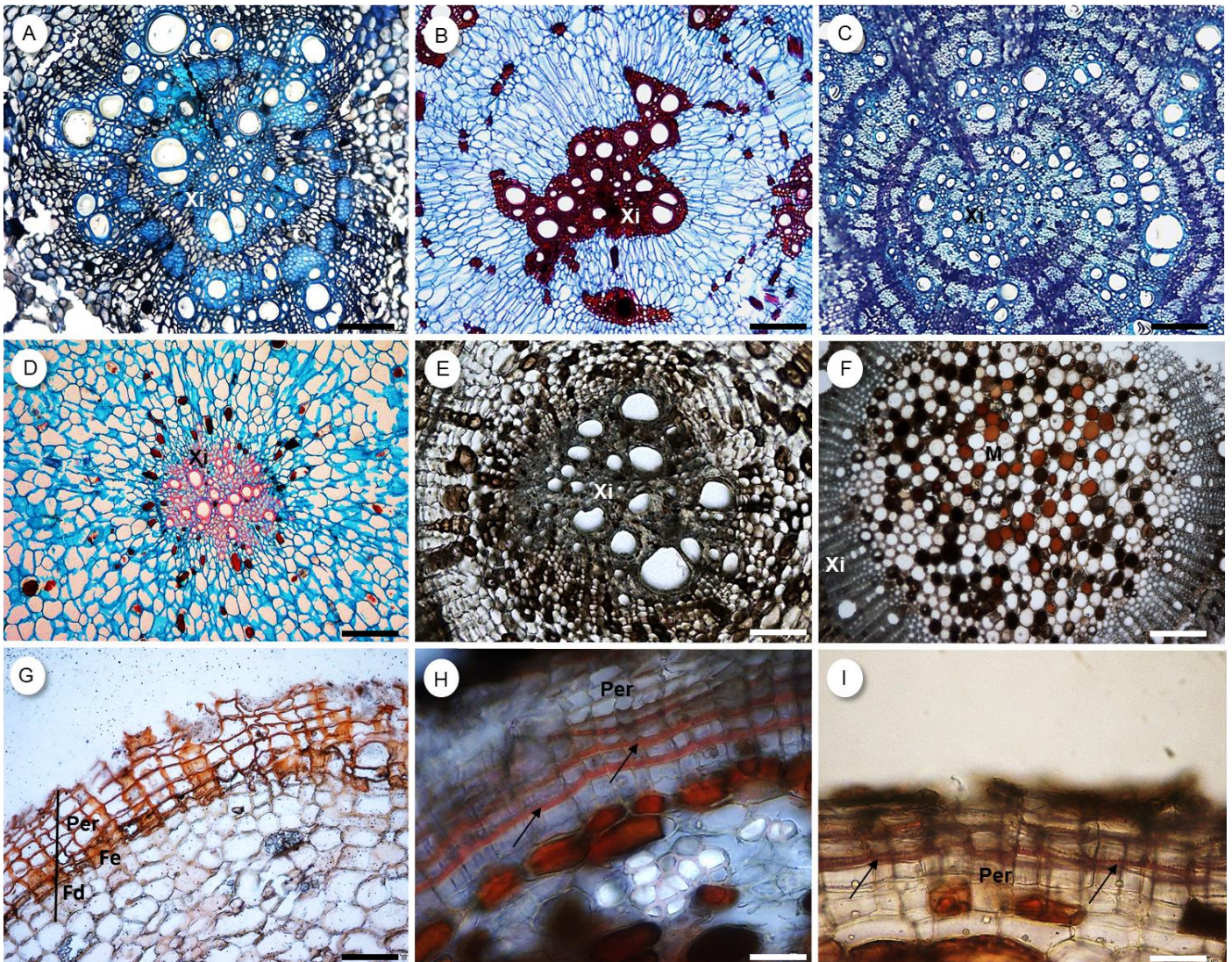


Figura 3. Posição exarca do protoxilema em seções transversais dos órgãos subterrâneos de *Stigmaphyllon*. (A) *S. bonariense*, (B) *S. calcaratum* em fase de fragmentação do cilindro vascular. (C) *S. ellipticum*, raiz em crescimento secundário com cilindro vascular não fragmentado por expansão e divisão celular. (D) *S. calcaratum*, órgão com xilema secundário fragmentado, raiz tetrarca. (E) *S. tomentosum*, cilindro vascular completo. (F) *S. tomentosum*, caule com protoxilema em posição endarca. (G) *S. bonariense*, periderme suberizada. (H) *S. macedoanum*, periderme com células suberizadas e com espessamento da parede tangencial em formato de “u” (setas). (I) *S. calcaratum*, espessamento em formato de “u” (setas). **Xi**= xilema secundário, **Per**= periderme, **Fe**= felogênio, **Fd**= feloderme. Escalas= A, D, E, F 50 µm; B e C, 100 µm; G, 30 µm; H, 10 µm; I, 10 µm.

Sistema vascular dos órgãos subterrâneos

Atividade do câmbio– Em atividade inicial, o câmbio vascular produz xilema e floema regularmente (Fig. 3A, C, E), no centro da raiz encontra-se o protoxilema em posição exarca. Dado o início da tuberização do órgão, ocorre grande proliferação e expansão de parênquima xilemático não lignificado e dos raios, fragmentando as porções lignificadas do cilindro vascular, isolando os vasos e fibras (Fig. 4F, G, H). Em estágios mais avançados, a proliferação do parênquima avança partindo da região central para o córtex (Fig. 5A). Inicialmente predominam divisões periclinais do parênquima xilemático, que começa a se alongar e expandir, inclusive no parênquima radial, resultando posteriormente na união com os parênquimas do floema e córtex, isolando unidades vasculares com xilema e floema secundários (Fig. 5D).

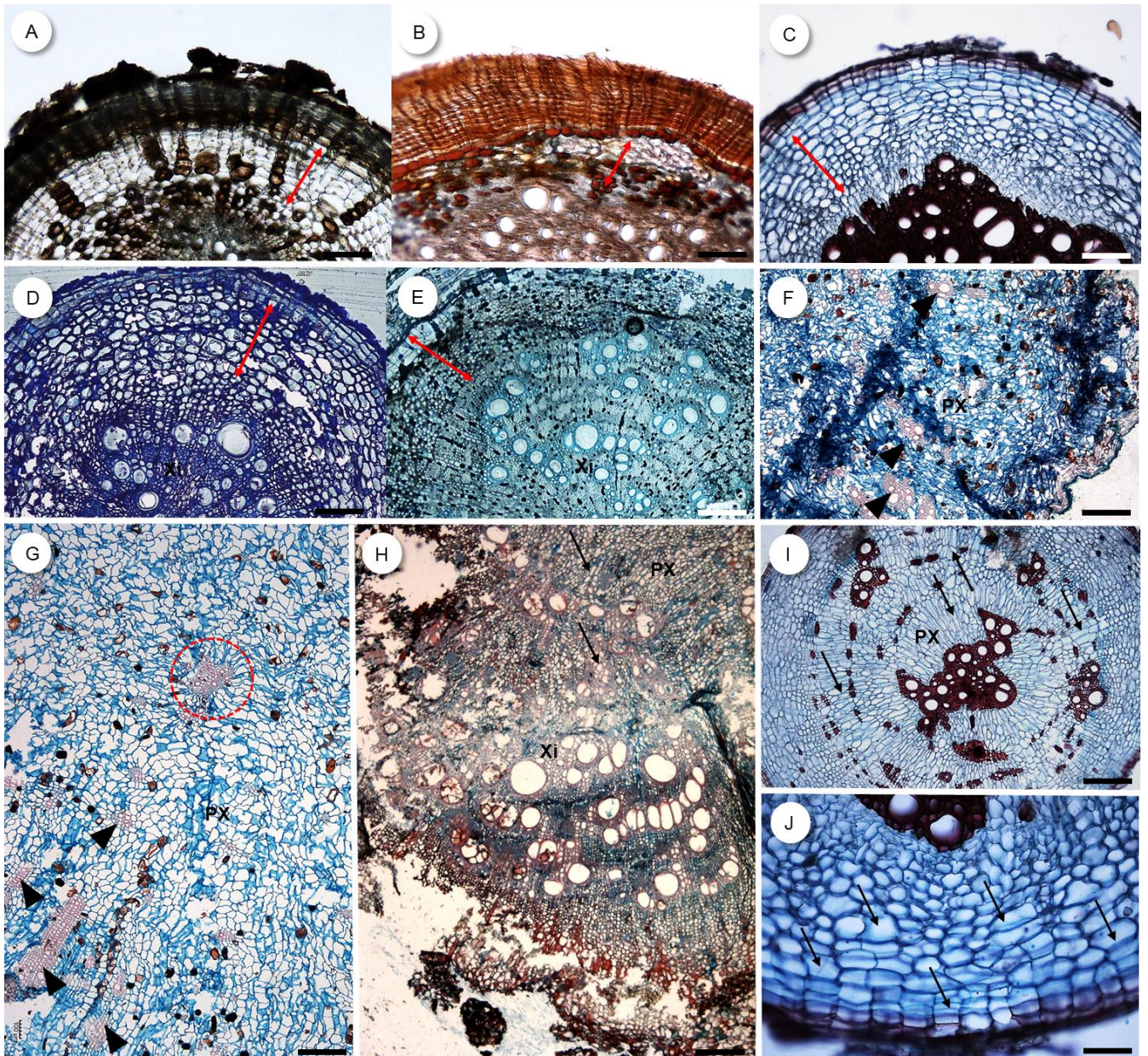


Figura 4. Córtex e fragmentação do xilema secundário das raízes de *Stigmaphyllon*, seções transversais. (A) *S. tomentosum*, córtex contendo idioblastos (seta dupla). (B) *S. macedoanum*, córtex contendo idioblastos e drusas (seta dupla). (C) *S. calcaratum*, córtex com células expandidas e volumosas (seta dupla). (D) *S. bonariense*, córtex em expansão (seta dupla). (E) *S. ellipticum*, córtex contendo drusas e idioblastos (seta dupla). (F-G) *S. calcaratum*, xilema secundário totalmente fragmentado de dispersos pelo parênquima xilemático (Ponta da seta), centro da raiz intacta (círculo tracejado). (H) *S. bonariense*, cilindro vascular fragmentado, com proliferação de parênquima na região medular (setas). (I- J) *S. calcaratum*, xilema secundário em fragmentação, evidenciando a proliferação de parênquima do órgão, expansão celular e divisão das células da feloderme (setas). **Xi**= xilema secundário, **Px**= parênquima xilemático. Escalas= A, B, C, J, 50 μ m; D, E, F, G, H e I, 100 μ m.

Formação dos novos câmbios– Diferenciam-se novos câmbios na estrutura tuberizada, na matriz de parênquima xilemático (Fig. 5B, F). Além disso, alguns fragmentos isolados de xilema secundário também possuem um câmbio ativo (Fig. 5C) produzindo pouco ou nenhum floema secundário, xilema secundário e grande número de células de parênquima em várias direções, sobretudo em *S. macedoanum* e *S. bonariense* (Fig. 5E). Tratam-se de novos câmbios de origem desse parênquima em extensa proliferação, interxilemáticos, adicionando células parenquimáticas de xilema secundário ao cilindro vascular, sendo responsável pelo intumescimento do órgão subterrâneo (Fig. 5B).

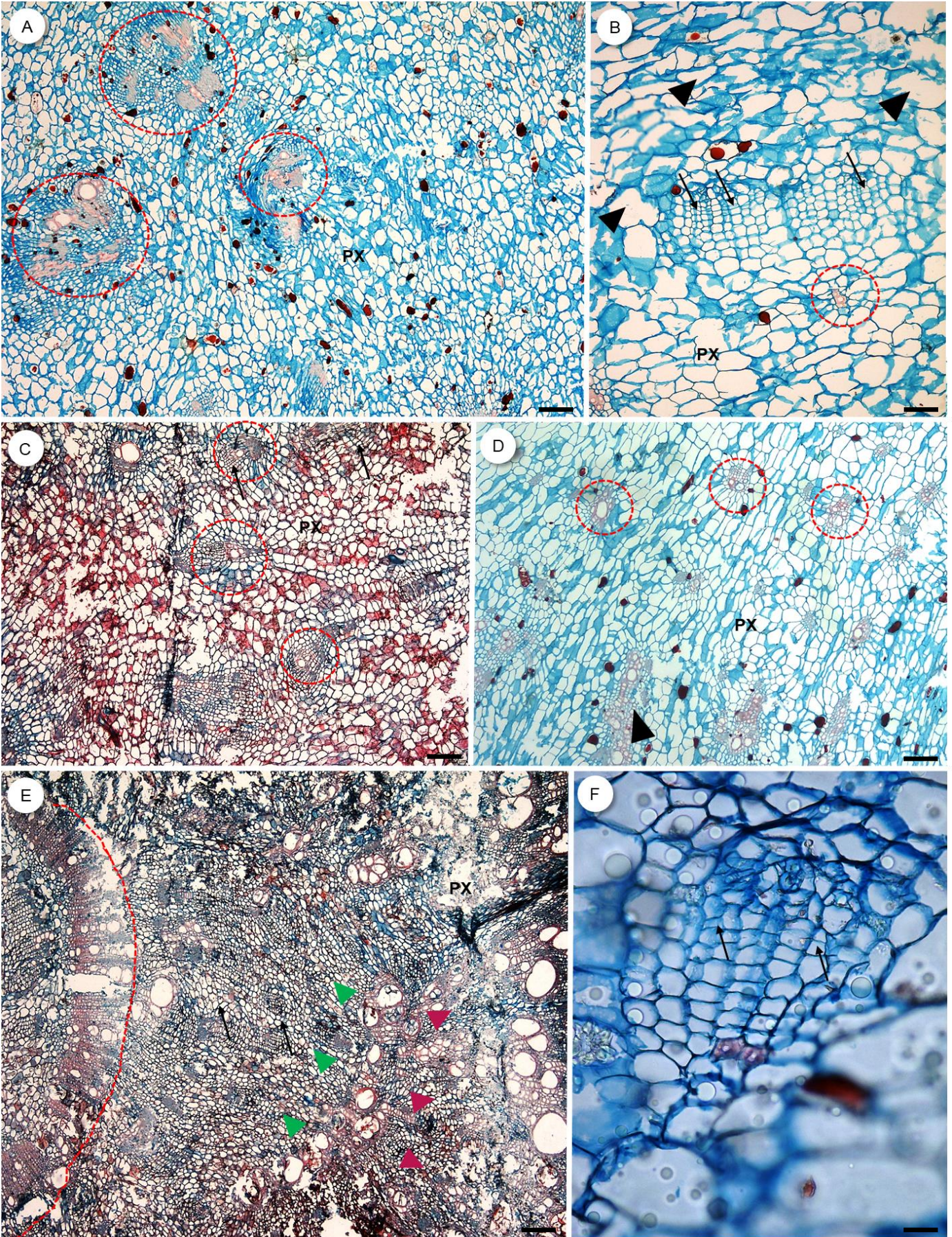


Figura 5. Proliferação de parênquima e formação de novos câmbios em secções transvesais dos órgãos subterrâneos. *S. macedoanum* (A, B e F) raiz altamente tuberizada pela proliferação de parênquima formando ilhas de xilema secundário com câmbio ativo (círculo tracejado); Câmbio em divisão (setas) com diferenciação de células xilemáticas (círculo tracejado) mergulhados em células parenquimáticas altamente expandidas (ponta da seta). (C) Divisão e diferenciação celular em *S. tomentosum* (círculo tracejado). (D) ilhas de xilema imersos no parênquima xilemático (ponta da seta) e formação de novos elementos vasculares (círculo tracejado) em *S. calcaratum* (E) raiz tuberizada de *S. bonariense*, divisão celular em várias direções (ponta das setas coloridas); faixa de xilema secundário intacta (linha tracejada). **PX**= parênquima xilemático. Escalas= A, C e D, 100 µm; B, 30 µm; E, 50 µm; F, 10 µm.

Xilema e floema secundário

Camadas de crescimento indistintas, sobretudo dada a grande proliferação de parênquima axial não lignificado, que fragmenta porções lignificadas do xilema secundário (fibras e vasos). Os vasos não apresentam nenhum arranjo particular, entretanto, o dimorfismo de vasos ocorre em todas as espécies, principalmente em *S. ellipticum* e *S. tomentosum* (Fig. 4D, F, H-I). Placas de perfuração simples, pontoações alternas e guarnecidas (Fig. 6C). Grupos de fibras gelatinosas (Fig. 6B) e parênquima estão dispostas pelo xilema de todas as espécies (Fig. 4F, G, H, I). Tilos foram registrados em *S. bonariense*, expõe na região medular a proliferação de parênquima, originando uma “falsa medula”.

O floema secundário está sempre associado ao xilema secundário, as perfurações são simples e placas crivadas levemente inclinadas (Fig. 6A). É possível observar estratos diferentes, sendo o floema logo

acima do câmbio, o condutor e no estrato acima, o não condutor, apresentando elementos de tubo crivado colapsadas (Fig. 4D), dilatação do parênquima axial e radial (Fig. 5B).

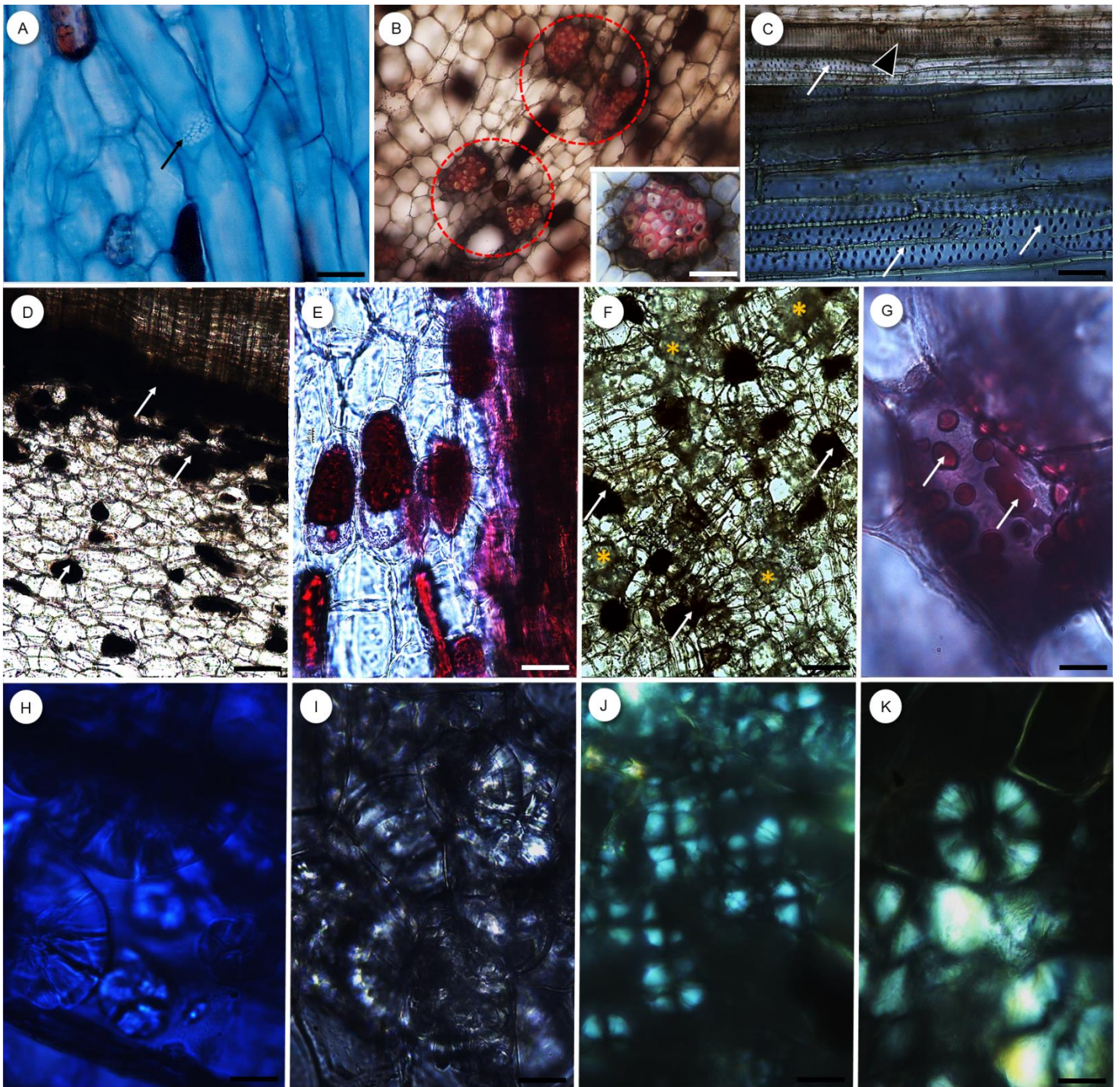


Figura 6. Conteúdo celular e detalhes do sistema axial dos órgãos subterrâneos. (A) *S. tomentosum*, secção longitudinal evidenciando a placa crivada no floema secundário (seta). (B) *S. calcaratun* em secção transversal, teste com floroglucina evidenciando os grupos de fibras gelatinosas (círculo tracejado). (C) *S. tomentosum* em secção longitudinal, pontoações guarneçadas (setas) e elementos de vaso com espessamento escalariforme (ponta da seta). Secções transversais (D-E) *S. calcaratun*, reação positiva com para fenóis (cloreto férrico) e carboidratos (PAS), principalmente na periderme e córtex (setas). (F-G) *S. bonariense*, reação positiva com para fenóis (cloreto férrico) e carboidratos (PAS), principalmente na periderme e córtex (setas) e drusas (asterisco). (H) *S. bonariense*, agrupamento de esferocristais no córtex (reagente azul do nilo). (I) *S. macedoanum*, esferocristais no córtex. (J) *S. calcaratun*, esferocristais sob luz polarizada. (K) *S. macedoanum*, observado sob luz polarizada. FI= floema secundário. Escalas= A, B, C, G, H, I e K, 10 µm; B detalhe, 16 µm; D, E e F, 100 µm; J, 20 µm.

Formação e origem das gemas nas raízes –As secções anatómicas revelam que as gemas observadas em *S. calcaratatum* são adicionais (endógenas), originadas a partir da atividade cambial com células dispostas radialmente, com traços unidos ao centro da raiz e primórdios foliares (Fig. 7A, B). Em *S. bonariense* observam-se raízes laterais (Fig. 7C) além de meristemóides corticais delimitados externamente pela periderme (Fig. 7D).

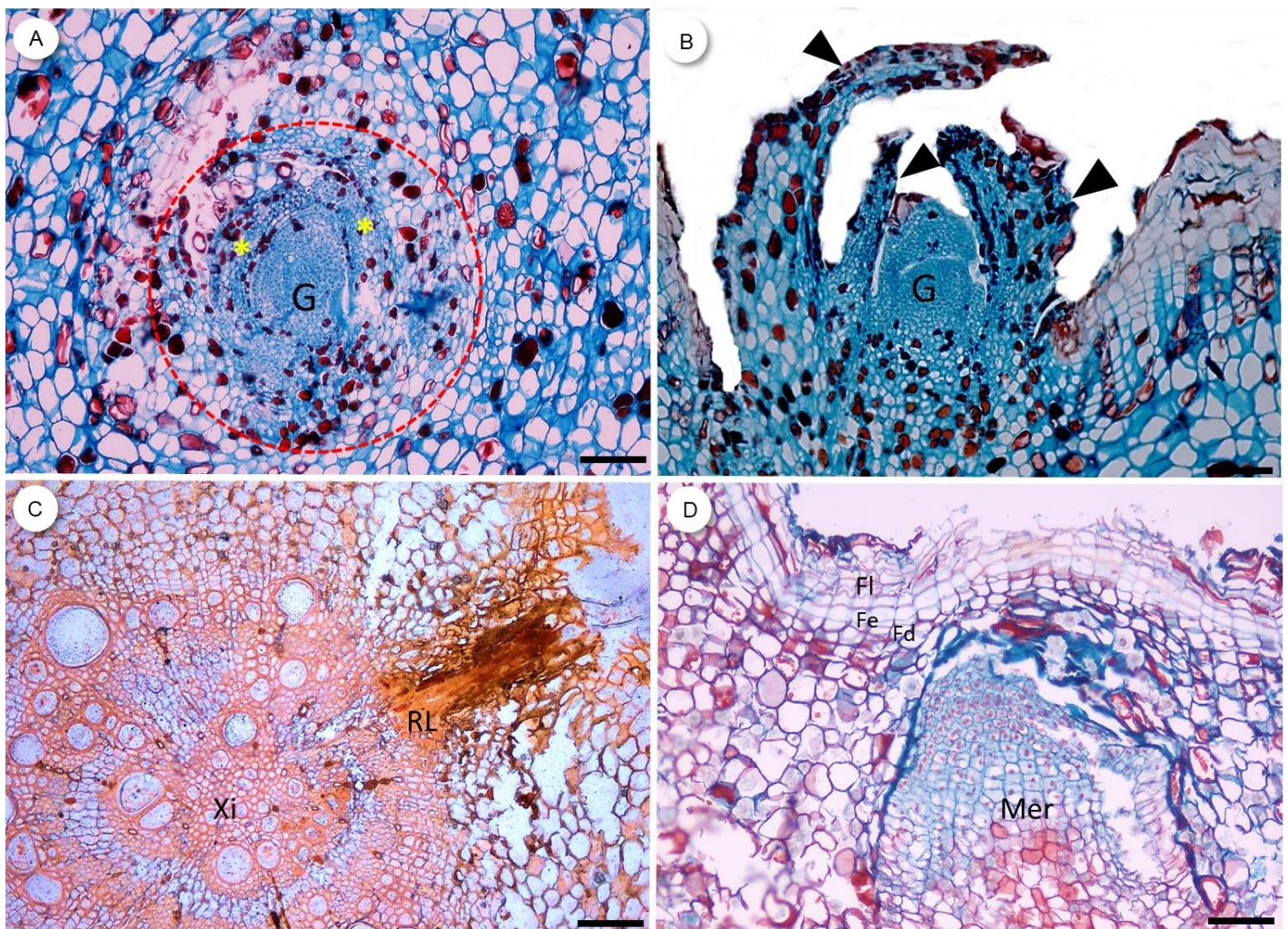


Figura 7. Origem das gemas e raízes laterais em raízes de *Stigmaphyllon*, secções transversais. (A) Gema endógena de *S. calcaratatum* com primórdios foliares (asterisco). (B) Gema endógena de *S. calcaratatum* rompendo a periderme envolta por seus primórdios foliares (ponta da seta). (C) Raiz lateral em *S. bonariense* com a periderme rompida. (D) Meristemóide cortical em *S. bonariense* delimitado pela periderme. **G**= gema, **Xi**= xilema secundário, **RL**= raiz lateral, **Fl**= felema, **Fe**=felogênio, **Fd**= feloderme, **Mer**=Meristemóide cortical. Escalas= A, B, C, D, E, 50 μ m.

Periderme e córtex– Produzida pelo felogênio, na região delgada que mantém a organização típica dos tecidos, que não iniciou proliferação do parênquima, em *S. bonariense*, composta de 6 a 8 camadas de células de formato irregular, suberizadas, compactas e com espessamento da parede tangencial em formato de “U” (Fig. 3-G). *Stigmaphyllon calcaratum* apresenta periderme com 3 a 6 camadas de células (Fig. 3-I), enquanto *S. tomentosum* de 5 a 12 camadas de células e *S. ellipticum* com 8 a 20 camadas de células com superfície levemente sinuosa, formato irregular, suberizadas, e compactas, todas as espécies apresentam espessamento em formato de “U” em sua parede tangencial (Fig. 3-H) não são estratificadas. O córtex de *S. macedoanum* e *S. tomentosum* é composto de 8 a 15 camadas de células, em *S. calcaratum*, *S. bonariense*, *S. ellipticum* e o parênquima cortical ultrapassa 15 camadas de células, com abundância de idioblastos fenólicos e cristalíferos, essa região expande-se em divisões periclinais e anticlinais, tornando as células volumosas e achatadas (Fig. 4A, B, C, D, E).

Conteúdo celular– Os testes histoquímicos revelam a presença de idioblastos fenólicos em todas as espécies (Fig.6 D, F), predominantemente no parênquima cortical, floema secundário e raio; periderme suberizada, abundância de drusas (Fig. A, F) e ausência de amido. Os testes de DNS e CCD realizados com *S. macedoanum* confirmaram a presença de açúcares redutores, glicose, frutose e sacarose (Fig. 8). Sob luz polarizada foram observados esferocristais no parênquima e nos elementos de vaso, distribuídos em contínuos agrupamentos (Fig.6 H, I, J, K).

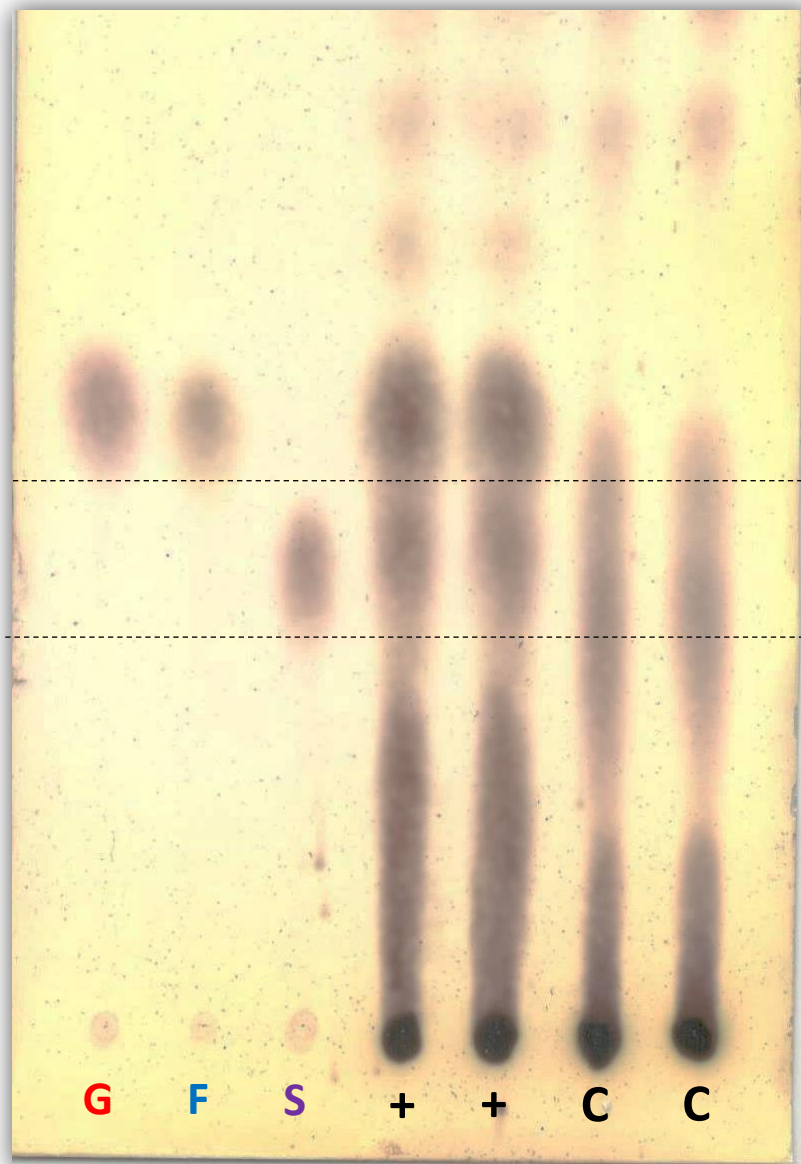


Figura 8. Cromatografia em camada delgada. Padrões de glicose, frutose e sacarose encontrados nas raízes de *Stigmaphyllon macedoanum*. G= glicose, F= frutose, S= sacarose, += solução com tratamento e C= controle.

DISCUSSÃO

Apesar da ocorrência de 92 espécies restritas aos Neotrópicos, o foco das pesquisas em *Stigmaphyllon* contempla estudos taxonômicos e filogenéticos, farmacológicos, e raríssimos estudos anatômicos acerca de estruturas subterrâneas, permanecendo ainda desconhecidas para o gênero. Em sua monografia para o gênero *Stigmaphyllon*, Anderson (1997) destaca a existência de “rizomas lenhosos” para *S. calcaratum*, “tubérculo lenhoso” para *S. bonariense* e “rizoma tuberoso” em *S. ellipticum*. De acordo com essa nomenclatura, assumir-se-ia que todos esses órgãos subterrâneos são de natureza caulinar. Entretanto, os resultados deste estudo demonstram que as estruturas subterrâneas das cinco espécies de *Stigmaphyllon* tratam-se de raízes, sendo que *S. tomentosum* constitui-se também em uma porção caulinar. Essas raízes apresentam espessamento secundário, exibem estruturas altamente tuberizadas e gemas, indicando sua capacidade gemífera e de regeneração.

Relatos na obra de Schenck (1893) apontam a relação existente entre variações no crescimento secundário, quando ocorrem nos caules, também ocorrem nas raízes. Por outro lado, Bastos et al. (2016) constata em seu estudo com raízes de seis gêneros de Sapindaceae (*Cardiospermum*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea*) que essas variações não se manifestam em todos os casos, sendo que o caule e raiz não necessariamente possuem mesma arquitetura geral. Contudo, as autoras encontram semelhanças quanto a detalhes no sistema vascular, sobretudo no xilema secundário, com a presença de dimorfismo de vasos, respaldando a descrição exposta no presente estudo.

Embora as variações cambiais sejam caracteres comuns em lianas (Carlquist, 2001), são relatadas há até mais de um século em obras clássicas como a de Schenck (1893), Pfeiffer (1926) e Obaton (1960). Estudos recentes apóiam a mesma condição, como em espécies de Bignoniaceae com a presença de cunhas de floema em caules e raízes (Victorio e Angyalossy, 2014) e câmbios sucessivos em Menispermaceae (Tamaio, 2006), Aizoaceae (Carlquist, 2007) e Polygonaceae (Rajput, 2015).

Mesmo em dias atuais ainda existe certa confusão terminológica na literatura, causada, principalmente, pela ampla variedade de sistemas subterrâneos, que, embora morfológicamente semelhantes, só podem ser identificados e classificados através da anatomia e ontogenia (Appezato-da-Glória, 2003). A grande variabilidade na anatomia da raiz deve-se principalmente às diferentes origens do câmbio e de seus produtos (Carlquist, 2001; Basconsuelo et al., 2011). Raízes tuberosas são órgão de reserva intumescidos e de consistência suculenta, decorrentes da tuberização do órgão devido à alta proliferação de parênquima possuindo a função de armazenamento (Rizzini e Heringer, 1961). Tal proliferação pode ter origens diferentes, através da formação de câmbios adicionais como em *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae) e *Pachyrhizus ahipa* (Fabaceae, Milanez e Moraes-Dallaqua, 2003), desdiferenciação de células floemáticas em *Rhynchosia edulis* e *R. prostrata* (Fabaceae, Basconsuelo, 2001, 2004; Kraus e

Basconsuelo, 2009), proliferação do periciclo em *Vernonia brevifolia* e *V. oxylepis* (Asteraceae, Hayashi e Appezzato-da-Glória, 2007; Vilhalva e Appezzato-da-Glória, 2006), *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae, Machado et al., 2004) e câmbios interxilemáticos como em *Stigmaphyllon* e *Banisteriopsis nummifera* (Pace et al., 2018), sendo que nas estruturas subterrâneas de *Stigmaphyllon* deste estudo, a tuberização é decorrente da proliferação do parênquima xilemático axial não lignificado.

As características anatômicas que permitem a denominação “síndrome vascular lianscente” (Pace e Angyalossy, 2013), como a associação entre vasos largos e estreitos (dimorfismo de vasos) e abundância de parênquima axial não lignificado, é estabelecida pelo hábito de escalada das lianas, ou seja, seu hábito caulinar. Entretanto, essas mesmas características conservaram-se nas raízes das cinco espécies avaliadas. De acordo com as investigações de Carlquist (1985) e Angyalossy et al. (2015), essas características estão associadas à eficiência hidráulica por possuírem uma vascularização mais eficiente, que, combinadas com tecidos mais maleáveis e as células rígidas do xilema secundário (Ménard et al., 2009), tornam-se um eficiente sistema de transporte e sustentação (de caules).

Rizzini (1965) e Goyder & Morillo (1994), verificaram reserva de substâncias em espécies de Apocynaceae do Cerrado (*Marsdenia virgultorum*) e da Caatinga (*M. megalantha*) que ocorrem em afloramentos rochosos e estão sujeitas à sazonalidade, propondo que a capacidade de armazenamento e predisposição gemífera são padrões morfo-anatômicos associados à sobrevivência de espécies sujeitas a fatores edáficos e climáticos. Lopes (2007) concluiu que o armazenamento das raízes laterais tuberosas de *M. atroviolaceae* contribui para a sobrevivência dos indivíduos em afloramentos rochosos sob forte pressão de estresse hídrico.

Associações entre órgãos ricos em reservas e a capacidade de produzir gemas são componentes fundamentais que garantem a sobrevivência de plantas após distúrbios. A regeneração de plantas e a manutenção de suas populações pode ser ordenada pela sua capacidade de rebrotamento (Alonso e Machado, 2007), que depende dos traços anatômicos e do estado fisiológico da planta (Drewa et al., 2002, Clarke et al., 2013). Embora tenham sido encontradas gemas adicionais de origem endógena em *S. calcaratum*, não foram realizados testes de potencial gemífero, portanto, são insuficientes para a categorização do órgão subterrâneo em “especializado” (Appezzato-da-Glória, 2003; Appezzato-da-Glória et al., 2008; Bosela e Ewers, 1997). Raízes gemíferas foram primeiramente descritas por Rizzini e Heringer (1966), baseados na morfologia, fundamentadas em análises anatômicas por Hayashi *et al.* (2001), que confirmaram a ocorrência de raízes gemíferas em espécies arbóreas de floresta tropical, sendo que a capacidade de formar gemas em raízes é um processo natural que pode ocorrer em várias espécies herbáceas e arbóreas (Sommer e Brown, 1974; Bosela e Ewers, 1997).

Na periderme, recobrando todos os órgãos subterrâneos, o felema se destaca apresentando espessamento da parede tangencial em formato de “u”, característica altamente diagnóstica em plantas (Esau, 1969; Roth, 1981; Evert, 2006), também citado como espessamentos em forma de ferradura no súber de plantas tropicais (Angyalossy et al., 2016). Outras características anatômicas pontuais, retratadas para Malpighiaceae, tais como placas de perfuração simples, fibras gelatinosas e pontoações guarnecidas, têm sido reportados em diversos estudos (Solereeder, 1908; Metcalfe e Chalk, 1950; Domingues, 2008; León, 2009; Pace, 2015; 2018; Cabanillas et al., 2017). Pontoações guarnecidas, além de conter fortes sinais filogenéticos, são eficazes sistemas hidráulicos em plantas que se desenvolvem em ambientes quentes e com secas periódicas ou contínuas (Jansen et al., 2003).

Outra característica de reconhecimento das espécies é a presença e localização das fibras gelatinosas, dispostas em faixas e aglomerados no xilema, que Guimarães et al. (2016) investigaram em *S. auriculatum*, *S. ciliatum* e *S. paralias*, descrevendo as fibras como abundantes no xilema e próximas aos vasos, diferindo apenas em quantidade e localização, entre as espécies. Atributos semelhantes também foram descritos em *Heteropterys serrata* e *H. nitida* (Amorim et al., 2017). No que se refere às drusas, Metcalfe e Chalk (1985) estabeleceram-nas como caráter diagnóstico para Malpighiaceae, distribuídas principalmente no parênquima cortical e floema, concordando com os estudos de *Byrsonima* (Record e Hess, 1949; León e Williams, 2006), *Banisteriopsis* e *Malpighia* (León e Williams, 2006) e *Stigmaphyllon* (Guimarães et al., 2016).

Raízes tuberosas atuando como fonte de reservas e armazenando água, compostos fenólicos e açúcares desempenham papel fundamental no metabolismo das plantas. Guimarães et al. (2016) observaram que o armazenamento dessas reservas localizava-se principalmente no parênquima cortical das raízes tuberosas de *Stigmaphyllon auriculatum* e *S. ciliatum*. Rizzini e Heringer (1966) constataram que essas estruturas estão diretamente relacionadas com a sobrevivência de espécies no Cerrado brasileiro, sendo que nas Restingas permitem o desenvolvimento de novos órgãos aéreos. Vários trabalhos com estruturas subterrâneas têm sido executados no Cerrado, principalmente com a família Asteraceae (*Lessingianthus bardanoides*, *L. glabratus*, *Pterocaulon angustifolium* e *Vernonia grandiflora* (Hayashi e Appezzato-da-Glória, 2007), *Vernonia oxylepis* (Vilhalva e Appezzato-da-Glória, 2006) com Apocynaceae (*Mandevilla velutina* e *Mandevilla illustris* (Appezzato-da-Glória e Estelita, 2000), relacionando-as com crescimento, floração e regeneração pós-distúrbios.

Raízes tuberosas de *Ichthyothere terminalis* (Asteraceae, Abdalla et al., 2016) dispõem de um parênquima vascular associado ao acúmulo de reserva de frutanos, dos quais carboidratos solúveis compreendem cerca de 10% da massa seca da raiz. Destes, 80% consistem em frutose, constatando a função de armazenamento dessas raízes. Dentre os principais carboidratos não-estruturais de plantas estão sacarose, amido e frutano (Souza et al., 2005). A sacarose fornece substrato para síntese de outros

carboidratos de reserva, atua como molécula sinalizadora do metabolismo e desenvolvimento vegetal, servindo também como moduladora da expressão de genes específicos ligados à tuberização (Vreudenhil e Helder, 1992). Em sua obra, Chodat e Vischer (1917) citaram a presença de inulina nas raízes de Malpighiaceae; Meier e Reid (1982) e Stevens (2004) também relataram a ocorrência de frutanos para mesma família. Os frutanos são polímeros de frutose (Abdalla e Moraes, 2017) Embora não tenha sido realizado o teste específico para verificar a presença de inulina neste estudo, os resultados obtidos constataam a presença de frutose, além dos esferocristais, outra característica de reconhecimento dos cristais de inulina.

Os resultados deste estudo evidenciaram a diversidade morfo-anatômica existente entre os órgãos subterrâneos de espécies de *Stigmaphyllon*, sua capacidade de reserva e potencial gemífero, demonstrando que o espessamento e tuberização das raízes ocorre devido à proliferação de parênquima mediante ação de um câmbio interxilemático, representando uma estratégia importante de armazenamento de água e carboidratos, além de proteger esses órgãos após períodos adversos.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, especialmente ao laboratório de anatomia vegetal e a técnica Tamires Yule, excelente profissional, por ter me ensinado todas as técnicas laboratoriais e por todos os conselhos e palavras amigas, muito obrigada! À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pelos dois anos de bolsa concedida.

Aos meus pais, Celso Calixto da Rosa e Antônia Camargo da Rosa, pelo amor e incentivo incondicional.

Ao meu companheiro Talys Barreto, por toda compreensão, apoio e carinho em todos os momentos.

À minha orientadora Prof. Dr. Rosani Arruda, por toda trajetória de companheirismo e parceria e por todo conhecimento em anatomia vegetal compartilhado.

Ao meu coorientador Prof. Dr. Marcelo Pace, por ter me conectado com o desconhecido e incrível universo anatômico dos sistemas subterrâneos, pela ajuda com as coletas e por partilhar seu conhecimento em prol deste trabalho.

Muito obrigada!

Ao prof. Dr. Pablo Cabanillas pelo auxílio nas coletas e pela disponibilidade em contribuir com este trabalho.

À Dr. Rosa Helena pelo auxílio nas coletas em Corumbá e pela ajuda na identificação das plantas.

Aos meus professores da graduação e pós-graduação que contribuíram imensamente para minha formação acadêmica e científica, principalmente à Prof. Dr. Ângela Bagnatori Sartori, Dr. Flávio Macedo Alves, Dr. Arnildo Pott, Msc. Vali Joana Pott.

À Dr. Adriana Hissae Hayashi pelas correções do texto da qualificação e principalmente pelas contribuições acerca dos testes com carboidratos.

Ao laboratório de Bioquímica, às professoras Fabiana Zanoelo e Giovana Giannesi e ao meu querido amigo John Maidana, pelo auxílio com as análises de carboidratos.

Aos meus companheiros de laboratório e queridos amigos conquistados durante esses seis anos de estrada: Lauany Pelissari, Suziele Galdino, Angélica Guerra, Priscila Passala, João Pedro, Karina Araújo e Ana Sales.

Gratidão!

LITERATURA CITADA

- ABDALLA, D. F. et al. 2016. Morpho-anatomy and fructans in the underground system of *Apopyros warmingii* and *Ichthyothere terminalis* (Asteraceae) from the cerrado rupestre, *The Journal of the Torrey Botanical Society* 143: 69-86.
- ALMEIDA, R., FRANCENER, A., SEBASTIANI, R. New records on endangered and endemic species of *Stigmaphyllon* A. Juss. (Malpighiaceae) in Brazil. *Check List* 9: 1084-2013.
- ALMEIDA, R. F. 2016. *Stigmaphyllon occidentale* (Malpighiaceae), a new endemic species from Central Brazil. *Phytotaxa* 288: 145.
- ALONSO, A. A., and MACHADO, S. R. 2007. Morphological and developmental investigations of the underground system of *Erythroxylum* species from Brazilian cerrado. *Australian Journal of Botany* 55: 749-758.
- AMORIM, A. M., MARINHO, L. C., PESSOA, C., PACE, M. R. 2017. A new *Heteropterys* (Malpighiaceae) from semideciduous forest, with notes on wood anatomy. *Plant Systematics and Evolution* 303: 177-185.
- ANDERSON, C. E. 1997. Monograph of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Systematic Botany Monographs* 51: 1-313.
- ANDERSON, C., 2011. Revision of *Ryssopterys* and transfer to *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Blumea* 56: 73-104.
- ANDRADE, J. L., MEINZER, F. C., GOLDSTEIN, G., SCHNITZER, S. A. 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees: Structure and Function* 19: 282-289.
- ANGYALOSSY, V., ANGELES, G., PACE, M. R., LIMA, A. C., DIAS-LEME, C. L., LOHMANN, L. G., and MADERO-VEGA, C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity* 5: 167-182.
- ANGYALOSSY, V. PACE, M. R, LIMA, A. C. 2015. Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. In: Schnitzer, SA, Bongers F, Burnham R, Putz FE, eds. *Ecology of Lianas*. Wiley-Blackwell Publishers, Oxford.
- ANGYALOSSY, V. et al. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA Journal* 37: 517-615.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; ESTELITA, M. E. 2000. Development, structure and distribution of colleters in *Mandevilla illustris* and *M. velutina* (Apocynaceae). *Brazilian Journal of Botany* 23: 113-120.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2003. Morfologia de sistemas subterrâneos: histórico e evolução dos conhecimentos no Brasil. A.S. Pinto, Ribeirão Preto. 80p.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B., CURY, G., SOARES, K. M., M., ROCHA, R., e HAYASHI, A. H. 2008. Underground systems of Asteraceae species from the Brazilian Cerrado. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 135: 103-113.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2015. Morphology of plant underground systems. Belo Horizonte: 3i editora.
- BASCONSUELO, S. 2001. Morfología de los sistemas radicales en *Phaseoleae* (Leguminosae) en el área serrana de la Provincia de Córdoba - Doctoral dissertation, Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.
- BASCONSUELO, S. 2004. Root system of *Rhynchosia* and *Galactia* species (Leguminosae). Morphology and anatomy. *Beitr zur Biol Pfl.* 73: 25-34.
- BASCONSUELO, S. et al. 2011. Comparative root anatomy of papilionoid legumes. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 799-807.
- BASTOS, C. L., TAMAIO, N., and ANGYALOSSY, V. 2016. Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae. *Annals of botany* 118: 733-746.

- BOSELA, M., and EWERS, F. 1997. The mode of origin of root buds and root sprouts in the clonal tree *Sassafras albidum* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 84: 1466-1466.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Microkosmos* 61: 255.
- CABANILLAS, P. A., PACE, M. R., and ANGYALOSSY, V. 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA Journal* 38: 49-66.
- CASTRO, E. A., KAUFFMAN, J. BOONE. 1998. Ecosystem structure in the Brazilian Cerrado: a vegetation gradient of aboveground biomass, root mass and consumption by fire. *Journal of tropical ecology* 14: 263-283.
- CARLQUIST S. 1981. Wood anatomy of Nepenthaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 108: 324-330.
- CARLQUIST, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 11: 139-157.
- CARLQUIST S. 2001. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood, 2nd edn. New York: Springer.
- CARLQUIST S. 2007. Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Botanical Journal of the Linnean Society* 153: 141-155.
- CHODAT, R., VISCHER, W., 1917. La végétation du Paraguay: résultats scientifiques d'une mission botanique suisse au Paraguay. V. Malpighiacées. *Bulletin de la Société Botanique de Genève* 9: 55-107.
- CLARKE, P. J. et al. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19-35.
- CLIFFORD, J. P. and KOFI, S. A. 1981. Fructose Oligosaccharides: Possible Markers of Phylogenetic Relationships among Dicotyledonous Plant Families. *Biochemical Systematics and Ecology* 9: 69-78.
- COSTA, R. P. C., 2016. Estudo anatômicos, microquímicos e prospecção da atividade antimicrobiana e antioxidante de três espécies do gênero *Stigmaphyllon* A. Juss (Malpighiaceae) de restingas do Rio de Janeiro. Dissertação de mestrado- Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- COUTINHO, L. M. 1990. Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: Fire in the tropical biota. Springer, Berlin, Heidelberg. p. 82-105.
- DELITTI, W. B. C, PAUSAS, J. G., BURGER, D. M. 2001. Belowground biomass seasonal variation in two neotropical Savannas (Brazilian Cerrados) with different fire histories. *Annals of Forest Science* 58: 713-721.
- DAVIOUD, E. BAILLEUL, F. DELAVEAU, P. JACQUEMIN, H. 1984. Iridoids of Guyanese Species of *Stigmaphyllon*. *Planta medica* 1: 78.
- DOMINGUES, D. F. 2008. Anatomia foliar e caulinar do gênero *Heteropterys* Kunth (Malpighiaceae). Tese de doutorado- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- DREWA, P. B., PLATT, W. J., & MOSER, E. B. 2002. Fire effects on resprouting of shrubs in headwaters of southeastern longleaf pine savannas. *Ecology* 83: 755-767.
- ESAU, K. 1969. Pflanzenanatomie. *Anzeiger für Schädlingskunde* 42: 78-78.
- EVERT, R. F. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. John Wiley & Sons.
- FIDELIS A. 2008. Fire in subtropical grasslands in Southern Brazil: effects on plant strategies and vegetation dynamics. Doctoral dissertation- Technische Universität München, Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan. 150 p.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. et al. 1986. Reserve carbohydrates in underground organs of native Brazilian plants. *Revista Brasileira de Botânica* 9: 159-166.

- GENTRY, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F. E. & Mooney, H. A. (eds). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press.
- GOYDER, D., and MORILLO, G. 1994. A new species of *Marsdenia* (Asclepiadaceae) from NE Brazil. *ASKLEPIOS* 63: 18-20.
- GUIMARÃES, A. A. L., COSTA, R. P. C., CABRAL, L. M., and de MACÊDO VIEIRA, A. C. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Flora* 224: 30-41.
- HAYASHI, A. H., PENHA, A. S., RODRIGUES, R. R., and APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2001. Anatomical studies of shoot bud-forming roots of Brazilian tree species. *Australian Journal of Botany* 49: 745-751.
- HAYASHI, A. H., and APPEZZATO-da-GLÓRIA, B. 2007. Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50: 979-988.
- ISEJIMA, E. M., FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. 1993. Dynamics of fructans in tuberous roots of *Viguiera discolor* Baker (Asteraceae) as influenced by phenology. *Plant Cell Physiology* 34: 723-727.
- JANSEN, S., BAAS, P., GASSON, P., and SMETS, E. 2003. Vestured pits: do they promote safer water transport. *International Journal of Plant Sciences* 164: 405-413.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc.; London.
- KRAUS, J. E., & ARDUIN, M. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal* (p. 198). Seropédica: Edur.
- KRAUS, T., and BASCONSUELO, S. 2009. Secondary root growth in *Rhynchosia edulis* Griseb. (Leguminosae): Origin of cambia and their products. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204: 635-643.
- LEÓN, H., WILLIAMS J., 2006. Anatomía de la Madera de 17 especies de la familia Malpighiaceae Juss. *Acta Científica Venezuelana* 57: 49-58.
- LEÓN, W. J. H. 2009. Anatomía de la madera de 20 especies de lianas del lote boscoso el Dorado-Tumeremo (Estado Bolívar, Venezuela). *Ernstia* 19: 137-170
- LILLIE, R.D. 1965. *Histopathologic technic and practical histochemistry*. 3ed., McGraw-Hill, New York.
- LOPES, K. L. B. 2007. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Mandevilla atrovilacea* (Stadelm.) Woodson (Apocynaceae, Apocynoideae) em um afloramento rochoso no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro MG. Dissertação de mestrado- Universidade Federal de Viçosa.
- MACHADO, S. R., OLIVEIRA, D. M., DIP, M. R., e MENEZES, N. L. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). *Brazilian Journal of Botany* 115-123.
- MARQUES, L. C. PIERE, C. ROMAN-JÚNIOR, W.A. CARDOSO, M. L. C. MILANEZE-GUTIERRE, M. A. MELLO, J. C. P. 2007. Controle farmacognóstico das raízes de *Heteropteris afrodisiaca* O. Mach. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 17: 604- 615.
- MÉNARD, L., MCKEY, D., ROWE, N., 2009. Developmental plasticity and biomechanics of treelets and lianas in *Manihot aff. quinquepartita* (Euphorbiaceae): a branch-angle climber of French Guiana. *Annals of Botany* 103: 1249-1259.
- METCALFE, C. R., and CHALK, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. The Clarendon Press; Oxford.
- METCALFE, C. R.; CHALK, L. 1985. *Anatomy of the Dicotyledons: Wood Structure and Conclusion of the General Introduction*. 2: Great Britain: The Clarendon.
- MILANEZ, C. R., and MORAES-DALLAQUA, M. A. 2003. Ontogeny of the subterranean system of *Pachyrhizus ahipa* (Wedd.) Parodi (Fabaceae). *Brazilian Journal of Botany* 26: 415-427.
- MILLER, G. L. (1959). Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. *Analytical chemistry* 31: 426-428.

- MORAES, M. G. et al. 2016. Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *BioScience*. 66: 107-117.
- OBATON M. 1960. Les lianes ligneuses a structure anormale des forets denses d'Afrique Occidentale. *Annales des Sciences Naturelles* 12: 1-220.
- O'BRIEN, T. P.; FEDER, N. and MCCULLY, M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue o. *Protoplasma* 59: 368-373.
- PACE, M. R., ANGYALOSSY, V. 2013. Wood anatomy and evolution: a case study in the Bignoniaceae. *International Journal of Plant Sciences* 174: 1014–1048.
- PACE, M. P. 2015. Evolution of the Vascular System in Lineages That Contain Lianas. Tese de Doutorado- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Botânica.
- PACE, M. R., ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P., AMORIM, A. M., and ANGYALOSSY, V. 2018. Ontogeny, structure and occurrence of Interxylary Cambia in Malpighiaceae. *Flora* 241: 46-60.
- PFEIFFER H. 1926. Das Abnorme Dickenwachstum – Handbuch der Pflanzenanatomie, Band IX. Berlin: Gebru'der Borntraeaeger.
- POWERS, J. S., KALICIN, M., NEWMAN, M. 2004. Tree species do not influence local soil chemistry in a species-rich Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 587-590.
- RAJPUT, KS. 2015. Comparative study on secondary xylem and formation of successive cambia in stems and roots of *Antigonon leptopus* Hook. & Arn. (Polygonaceae). *Flora* 217: 131-137.
- RECORD, S. J., and HESS, R. W. 1949. Timbers of the new world.
- RIZZINI, C. T. and HERINGER, E. P. 1961. Underground organs of plants from some southern Brazilian savannas, with special reference to the xylopodium. *Phyton* 17: 105-124.
- RIZZINI, C. T. and HERINGER, E. P. 1966. Estudo sobre os sistemas subterrâneos difusos de plantas campestres. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 38: 85-112.
- RIZZINI, C. T. 1965. Experimental studies on seedling development of cerrado woody plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, p. 410-426.
- RIZZINI, C. T, HERINGER, E. P. 1962. Studies on the underground organs of trees and shrubs from some southern Brazilian savannas.
- ROTH, I. 1981. Structural patterns of tropical barks.
- SASS, J. E. 1951. Botanical microtechnique. Ames, Iowa state university.
- SCHENCK H. 1893. Beitrage zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Theil. Beitrage zur Anatomie der Lianen. In: Schimper AFW, ed. Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Jena: Gustav Fisher, 1-271.
- SCHNITZER, S. A., CARSON, W. P. 2010 Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13: 849-857.
- SCHNITZER, S. A., DALLING, J. W., CARSON, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: Evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.
- SCHNITZER, S. A., KUZEE, M., BONGERS, F. 2005. Disentangling above- and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93: 1115-1125.
- SOLEREDER, H., and SCOTT, D. H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany (Vol. 2). Clarendon Press.

- SOMMER, H., and C. BROWN. 1974. Plantlet formation in pine tissue cultures. *American Journal of Botany*. 61 (Suppl.): I I.
- SOUZA, A., de MORAES, M. G., and RIBEIRO, R. D. C. L. F. 2005. Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos. *Acta botânica brasileira* 19: 81-90.
- SPICER, R., GROOVER, A. 2010. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist* 186: 577-592.
- STEVENS, C.; VERHÉ, R. 2004. Renewable Bioresources: Scope and Modification for Non-Food Applications. John Wiley & Sons, 328p.
- STRASBURGER, E. 1924. Handbook of practical botany. London: g. Allen & nonwin, p. 533.
- TAMAIIO N. 2006. Anatomia do caule e da raiz em Menispermaceae. Tese de Doutorado- Universidade de São Paulo, Brazil.
- TERTULIANO, M. F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. 1993. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. *New Phytologist* 123: 741-749.
- TRENTIN, D. S., GIORDANI, R. B., ZIMMER, K. R., SILVA, A. G., SILVA, M. V., CORREIA, M. T. S., BAUMVOL, I. J. R., MACEDO, A. J., 2011. Potential of medicinal plants from the Brazilian semi-arid region (Caatinga) against *Staphylococcus epidermidis* planktonic and biofilm lifestyles. *Journal of Ethnopharmacology*, 137 (1), 327–335.
- VAN DER HEIJDEN, G. M. F., PHILLIPS, O. L. 2009. Environmental effects on Neotropical liana species richness. *Journal of Biogeography* 36: 1561-1572.
- VICTORIO, M. P., ANGYALOSSY, V. 2014. Cambial variants in roots of Bignoniaceae (Bignoniaceae). Dissertação de mestrado- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- VILHALVA, D. A. A, APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2006. Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. in Mart. ex Baker-Asteraceae. *Acta Botânica Brasileira*. 20: 591-598.
- VREUGDENHIL, D., and HELDER, H. 1992. Hormonal and metabolic control of tuber formation. In Progress in plant growth regulation. *Springer, Dordrecht* 393-400.