



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO

FUNDAÇÃO UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



VINÍCIUS MANVAILER GONÇALVES

**PLASTICIDADE NA ANATOMIA DO LENHO DE *INGA VERA* WILLD. SUBSP.
AFFINIS (DC.) T.D. PENN. (FABACEAE) E INTERPRETAÇÕES ECOLÓGICAS**

Campo Grande

Março de 2017

**Plasticidade na anatomia do lenho de *Inga vera* Willd. ssp. *affinis* (DC.) T.D. Penn.
(Fabaceae) e interpretações ecológicas**

Candidato: Vinícius Manvailer Gonçalves

Orientação: Edna Scremin Dias

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, vinculado ao Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Campo Grande

Março de 2017

*Dedico este trabalho a minha mãe
Christina Chicof Manvailer. Pessoa
fundamental no meu crescimento.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela infraestrutura e a CAPES pela bolsa concedida para o desenvolvimento deste trabalho.

Diversas vezes enfrentamos grandes momentos de decisão que marcam o nosso caminho e influenciam na conquista de nossos sonhos. Na aventura de crescer profissionalmente, esses momentos comumente são marcados por muita angustia e insegurança, mas quase sempre rendem um amadurecimento inestimável a quem os vive. Nesta minha aventura, inúmeros momentos como esses trouxeram novos horizontes e possibilidades, e estes não seriam tão construtivos sem a interação com pessoas chaves que trazem razão, empatia e suavizam nossas angustias trazendo mais fluidez para a vida. Aqui deixo meus mais sinceros agradecimentos a todos aqueles que me ajudaram em mais essa aventura.

Agradeço a professora Edna Scremin Dias por ter aceitado participar da minha construção profissional e por propiciar incríveis novas oportunidades e um ambiente confortável para meu crescimento profissional.

Aos professores do PPG em Biologia Vegetal Arnildo Pott, Geraldo Damasceno, Rosani Arruda, Ângela Sartori e Flávio Macedo. Agradeço imensamente o tempo disponibilizado e pelas discussões e reflexões propostas para o melhor desenvolvimento deste trabalho. Essas discussões trouxeram mais segurança para tomada de diversas decisões.

A Tamires Yule (ou Taminara) com quem dividi inúmeras dúvidas e discussões sobre os mais diversos assuntos. Além dos ensinamentos técnicos, sua compreensão e humor diário sempre me divertiram muito e trouxeram mais alegria no meu processo de construção do conhecimento.

Ao técnico João Fabri pela disposição em me auxiliar nas coletas. Um profissional que contribui muito para o PPGBV da UFMS.

A Gisele Catian pelas conversas, trabalhos e diversas outras contribuições que me rederam muitos ensinamentos.

A todos os colegas de laboratório e da turma do mestrado que de alguma forma contribuíram com discussões e no compartilhamento de experiências. Em especial: Nina Camargo, João Pedro Bento, Suzieli Galdino.

Àquele com que eu consigo desenvolver meus pensamentos mais abstratos e que me traz conforto para tomar diversas decisões difíceis. Uma das minhas principais referências

profissionais e que se tornou um amigo inestimável. Muito obrigado Thales Henrique Dias Leandro.

Existem ainda aqueles que suavizam o peso das responsabilidades acadêmicas dando suporte incondicional e me ajudando na minha construção pessoal. Aqueles que formam minha base emocional e trazem sentido para buscar os sonhos mais distantes.

Aos meus mais antigos laços de amizade que entre idas e vindas sempre me trouxeram momentos de muitas risadas e diversão que possibilitaram aliviar qualquer dificuldade encontrada pelo caminho. Agradeço ao Sergio Souza, Adriano Fernandes, Leonardo Kanno e Jéssica Lacerda.

Ao Felipe Tanganeli Buziquea por me ensinar a ver a vida de forma mais crítica e de forma menos impulsiva. Na razão encontrei formas incríveis de construir bons sentimentos para com os outros e comigo mesmo.

Ao Vinícius Gonçalves de Barros com quem tenho um dos laços mais sólidos de amizade e que me ensinou que o combustível do sucesso é o sonhar. Minha vida ganhou grandeza depois que te conheci, muito obrigado.

Ao trevo de quatro folhas que me lembra todos os dias que a sorte está em ser parte de um todo e que quando nos conectamos podemos mais. Muito obrigado Renan Domingues, Marie Louise e Renata Kuninari.

Aquela que me ensinou a não se abater pelas dificuldades da vida. Que acima de tudo e todos, venceu com a bondade e que nunca mediu esforços para dar o suporte que eu precisei. A minha mãe agradeço por sempre ter acreditado em mim e por mostrar que sempre existe um lugar melhor para nós. Amo você mãe.

Ao meu padrasto Irani que sempre trouxe valores sólidos e firmeza para nossa família. Obrigado pela compreensão, paciência e suporte. Você foi essencial em todo meu crescimento.

Agradeço aquela que trouxe razão para meu crescimento pessoal desde o início, e que nos erros da vida me trouxe oportunidades de crescer pessoalmente e espiritualmente. Com quem eu divido meus mais profundos sentimentos e quem eu compartilho os momentos mais simples e importantes do meu dia. Muito obrigado Ariane Nogueira.

Obrigado pai pela oportunidade que você nos trouxe de aprender que a vida pode ser muita mais dura do que imaginamos e que temos que estar preparados para vencer nossos monstros internos. Obrigado pelos seus esforços nessa vida e por ensinar a expressar e tocar os outros pela música. Tenho certeza que ficaria orgulhoso deste trabalho. Descanse em paz.

O futuro pertence aqueles que acreditam na beleza de seus sonhos

Eleanor Roosevelt

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	1
LISTA DE TABELAS	1
RESUMO	2
ABSTRACT.....	4
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	6
Anatomia Ecológica.....	6
Condução de água	9
Plasticidade fenotípica e o xilema.....	15
<i>Inga vera</i> Willd. ssp. <i>affinis</i> (DC.) TD Pennington	16
REFERÊNCIAS.....	18
INTRODUÇÃO GERAL.....	24
Pergunta	27
Hipótese	27
Objetivo	27
MATERIAL E MÉTODOS	28
Ambientes e as áreas de ocorrência da espécie.....	28
Dados Climáticos	32
Análises estatísticas	38
RESULTADOS.....	38
Descrição e plasticidade na anatomia do lenho.....	38
Anatomia quantitativa.....	48
DISCUSSÃO	51
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	60
REFERÊNCIAS.....	61

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. A- Mapa do estado de Mato Grosso do Sul com pontos de coleta	31
Figura 2. Diagramas climáticos segundo Walter e Lieth com dados das estações meteorológicas de Corumbá e Campo Grande coletados no período de 2012-2015	33
Figura 3. Aspecto das áreas de coleta e dos indivíduos coletados em ambos os ambientes	35
Figura 4. Corte transversal do caule de <i>I. vera</i> de ambos os ambientes	42
Figura 5. Aneis de crescimento em indivíduos do Cerrado	43
Figura 6. Vasos	44
Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura da parede externa e interna de elemento de vaso	45
Figura 8. Microscopia eletrônica de varredura demonstrando os padrões das guarnições da parede interna de elemento de vaso	46
Figura 9. Fibras e parênquima	47
Figura 10. Comparação das variáveis mensuradas para os indivíduos de <i>I. vera</i> ssp. <i>affinis</i> provenientes de diferentes ambientes – Elemento de vaso	49
Figura 11. Comparação das variáveis mensuradas para os indivíduos de <i>I. vera</i> ssp. <i>affinis</i> provenientes de diferentes ambientes – Fibras e parênquima	50

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Informações das estações meteorológicas que geraram os dados utilizados no presente estudo	32
Tabela 2. Representantes de <i>I. vera</i> ssp. <i>affinis</i> indicando as áreas de procedência, espessura do troco, altura e registro de incorporação no Herbário CGMS/UFMS	36
Tabela 3. Valores médios e respectivos desvios padrões dos parâmetros da anatomia da madeira de <i>I. vera</i> ssp. <i>affinis</i> obtidos para espécimes dos ambientes estudados – Pantanal e Cerrado.....	48

RESUMO

A variedade de formas, dimensões e tipos celulares do lenho é muito conhecida por estar correlacionada com os fatores ambientais, fornecendo um dos primeiros passos para elucidar a relação estrutura-função nas plantas. A capacidade de uma planta em responder às variações nas condições ambientais é de especial importância, uma vez que estas não podem se mover em busca de condições mais favoráveis. Ambientes tropicais como o Pantanal e o Cerrado possuem diferentes condições ambientais, como tipo de solo, precipitação, topografia, entre outros fatores; e estes ambientes estão sujeitos a marcadas variações sazonais na temperatura e disponibilidade hídrica. Além disso, o Pantanal possui um pulso de inundação anual que pode alagar a planície durante um período que pode variar de algumas semanas até vários meses. Árvores que habitam esses ambientes devem ajustar sua morfologia e fisiologia, de forma a persistirem durante períodos de alterações ambientais, tanto a curto quanto a longo prazo. Compreender como as árvores respondem às variações nas condições ambientais fornecem conhecimentos importantes, tanto para avaliar o efeito das mudanças climáticas nas plantas quanto para auxiliar na gestão adequada do ecossistema. *I. vera* é uma espécie endêmica da região neotropical que, embora prefira ambientes mais úmidos, pode ocorrer em condições variadas. Essa característica nos induziu a pensar que esta espécie pudesse apresentar plasticidade em sua anatomia considerando sua amplitude ecológica. Assim, esta espécie pode revelar-se uma boa candidata para avaliar as características anatômicas-chave para cada ambiente na qual se estabelece. O presente estudo teve como objetivo avaliar comparativamente a anatomia do lenho de indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* que ocorrem em mata ciliar do Pantanal, no Rio Paraguai, e indivíduos que ocorrem em mata ciliar (mata de galeria) do bioma Cerrado. Hipotetizamos que os indivíduos do Pantanal podem ter variações em sua anatomia do lenho para lidar com o período de inundação e seca fisiológica; principalmente variações nas dimensões dos elementos de vaso. As amostras foram coletadas

a partir do tronco principal de indivíduos de ambos os ambientes utilizando-se métodos não destrutivos. Técnicas usuais em anatomia da madeira foram empregadas para análise dos parâmetros quali-quantitativos. As informações anatômicas da madeira foram correlacionadas com dados ambientais. *I. vera* possui a anatomia do lenho muito especializada para a condutividade, com predominância de vasos grandes e solitários (55%) e baixa densidade de vasos. Assim, possui alto índice de vulnerabilidade sendo considerada muito sensível à baixa disponibilidade hídrica. No entanto, observamos também agrupamento de até 16 vasos e dimorfismo de vasos com vasos marcadamente estreitos que poderiam conferir resistência na condução. Guarnições encontradas nas pontoações e paredes internas dos elementos de vaso de ambas as populações provavelmente servem para auxiliar na resistência á repetidos períodos de baixa precipitação, e auxiliar também na prevenção a embolia. Indivíduos do Pantanal apresentaram ainda pontoações areoladas coalescentes que também podem auxiliar a evitar e/ou reverter a embolia nos vasos. O parênquima paratraqueal abundante armazenar amido e ajuda a restabelecer o fluxo de água em vasos embolizados. Conclui-se que *Inga vera* ssp. *affinis* têm uma anatomia altamente especializada para a eficiência na condução e parece investir, principalmente, em estratégias de evitação de embolia e reestabelecimento do fluxo de vasos embolizados. A anatomia da madeira desta espécie pode explicar o porquê ela cresce rapidamente e pode se estabelecer em uma variedade de ambientes.

Palavras-chave: Adaptação; Alagamento; Anatomia Ecológica; Cerrado; Guarnição; Pantanal.

ABSTRACT

The variety of wood cell types, shapes, dimensions and arrangements are well known to correlate with environmental factors providing one of the first steps in the path to elucidate the structure-function relationship in plants. The ability of a plant to respond to variations in environmental conditions is especially important since they cannot move in search of more favorable conditions. Tropical environments such as the Pantanal and the Cerrado possess different environmental conditions such as soil type, precipitation, topography, among other factor; and are subjected the marked seasonal variations of temperature and water availability. Moreover, the Pantanal also possess an annual flood pulse that can inundate the floodplain lasting for a few weeks to several months. Trees that inhabit these environments must adjust their morphology and physiology in order to strive through changes in the abiotic factors; both in the short and long term. Understand how trees respond to variations in environmental conditions provides a very important knowledge both to evaluating the effect of climate change on plants and to aid in the adequate management of ecosystem. *I. vera* is a species endemic to the neotropics that, although it prefers more wet environments, it can occur in a variety of conditions and was thought to be very plastic in its anatomy given its ecological range. Thus, this species may prove to be a good candidate to assess key anatomical characteristics for each environment in which it occurs. The present study aimed to comparatively evaluate the wood anatomy of individuals of *I. vera* that occur in the riparian forest of Pantanal, in the Rio Paraguay, and individuals occurring in the gallery forests of the Cerrado biome. We hypothesized that individuals from Pantanal may have variations in its wood anatomy in order to cope with the flooding period and the physiological drought imposed by it; mainly variations in vessel dimensions. We collected non-destructive samples from the main stem of individuals from both environments and analyzed wood anatomical parameter using usual methods for wood anatomy. The anatomical information was correlated with environmental data. *I. vera*

possess a wood anatomy very specialized for conductive efficiency. It presents mostly large solitary vessels (55%) and low density of vessels. Thus, it possesses markedly high vulnerability index and is thought to be very sensitive to low water availability. However, we also observed vessel grouping of up to 16 vessels, and vessel dimorphism showing markedly narrow vessels occurring along larger ones. Vestures (both in the pits and vessel lumen wall) found for both populations are thought to aid in the resistance to dry periods. Individuals from Pantanal also showed coalescent bordered pits that are also thought to help in keeping vessels from embolize. Abundant paratracheal parenchyma store starch and help in reestablish water flux in embolized vessel. We conclude that *Inga vera* ssp. *affinis* has a highly-specialized anatomy for conductive efficiency and it seems to invest, heavily, in strategies to refill embolized vessels and to avoid cavitation. The wood anatomy of this species might explain why it grows rapidly and why it can stablish itself in a variety of environments.

Key words: Adaptation; Cerrado; Ecological Anatomy; Flooding; Pantanal; Vestures.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

O estudo anatômico do xilema secundário em plantas lenhosas teve grande desenvolvimento com estudos aplicados a identificação de espécies de importância econômica para indústria madeireira (Carlquist 1975). Anteriormente a isso, os trabalhos de Solereder (1908) e Metcalfe e Chalk (1957) juntamente com as tendências estabelecidas por Bailey e Tupper (1918), Frost (1930a; 1930b; 1931), e Kribs (1935) para elementos traqueais e raios, compreendiam a maior parte do conhecimento em anatomia da madeira. Nesse contexto os caracteres do xilema secundário eram analisados comparativamente buscando distinções e relações entre as diferentes espécies estudadas, porém, desconsiderando a função das diferentes organizações e tipos celulares do tecido. No entanto, a partir da década de 70, alguns estudos passaram a considerar a função dessas células e relacioná-las com o ambiente (Carlquist 1966; Baas 1973; Van Der Graaff e Baas 1974). Esta nova linha de pesquisa trouxe grandes avanços no entendimento das relações entre estrutura e função dos diferentes tipos celulares das plantas, bem como no entendimento de como este tecido evolui e responde as variações no ambiente (Carlquist e Hoekman 1985; Baas et al. 2000; Hacke e Sperry 2001; Carlquist 2012). Novas questões possibilitaram diversas interações entre as diferentes áreas da botânica - fisiologia, morfologia e ecologia - com abordagens interdisciplinares que tem guiado novas descobertas.

Anatomia Ecológica

Os diferentes tipos celulares, bem como os seus diferentes padrões de organização nos tecidos da planta, desempenham funções específicas que estão relacionadas as demandas funcionais desse indivíduo vegetal e a disponibilidade de recursos no ambiente (Evert 2006). A evolução das espécies vegetais nos diferentes ambientes, proporcionou o desenvolvimento de diversas estratégias de aquisição e utilização dos recursos do ambiente (Carlquist 1966; Hacke e Sperry 2015). Dessa forma, avaliando as estruturas anatômicas das espécies é possível

inferir como os indivíduos podem existir nos diversos ambientes. Este é o ramo da anatomia ecológica que visa elucidar questões adaptativas das plantas relacionadas com seu ambiente.

As estruturas anatômicas estão relacionadas com a função do órgão onde ocorrem. O caule por exemplo é um dos órgãos vegetativos da planta e possui três principais funções, são elas: sustentação, condução e armazenamento (Hacke e Sperry 2015). Este foi um dos principais componentes na evolução das plantas que permitiu a conquista do ambiente terrestre; sustentando as folhas para máxima exposição ao sol e conduzindo água e nutrientes capturados pelas raízes no solo. Assim, em plantas lenhosas, distinguem-se três grupos celulares básicos que cumprem estas funções no caule: os elementos traqueais, responsáveis pela condução de água e sais das raízes para as folhas; as fibras, que possuem função de sustentação e; o parênquima, que serve como tecido de armazenamento, transporte a curtas distâncias e comunicação celular.

Embora esses grupos celulares possam apresentar variantes e influenciarem aspectos funcionais da planta além dos exemplos citados, esta análise forma a base para o estudo da anatomia ecológica de plantas lenhosas. Carlquist (1966) trouxe uma das primeiras análises que aliava anatomia do lenho com base em aspectos ecológicos. Este estudo descreve espécies lenhosas da família Asteraceae relacionando-as com seu ambiente e também no que diz respeito as relações filogenéticas da família. Os resultados trouxeram os primeiros indicativos de quais elementos celulares variam em função das condições ambientais e estabeleceu uma clara tendência desses tipos celulares em relação à umidade. Ambientes mais úmidos em geral apresentaram elementos de vaso mais largos e mais longos, e menor número de vasos por agrupamento em comparação com ambientes secos.

Outro grande estudo deste autor que avalia a flora da Austrália reforçou a relação entre elementos vasculares e o nível de umidade do ambiente (Carlquist 1977). Neste trabalho uma

nova análise foi utilizada para estudar os padrões anatômicos das espécies em relação ao ambiente, o índice de vulnerabilidade (IV). Este índice considera dois parâmetros que estão fortemente correlacionados com o ambiente:

$$V = \left(\frac{\text{média do Diâmetro de Vaso}}{(\text{média do No. de Vasos})/(\text{mm}^2)} \right)$$

Esta equação surgiu a partir da hipótese de que vasos mais estreitos resistiriam maiores tensões na condução e embolizariam menos, e, quanto maior a quantidade de vasos menor a chance de um vaso desabilitado por embolismo causar danos a planta. Assim este valor indicaria quanto uma espécie está vulnerável a embolia, sendo valores altos indicando alta vulnerabilidade, ou seja, alta probabilidade de ocorrer embolia. Este é um exemplo de como conceitos da fisiologia (*e.g.* embolia, que será explicado mais adiante) foram sendo incorporados aos estudos da anatomia ecológica da madeira.

Ainda outro índice também foi utilizado para permitir a comparação entre diferentes trabalhos, o índice de mesomorfia (IM) (Carlquist 1977). Este último incorpora o valor médio de comprimento de vaso à equação de vulnerabilidade. Essa inclusão ocorreu devido a observação de que valores mais altos para comprimentos de vaso estavam associados a ambientes mais mesomorfos.

$$IM = \left(\frac{\text{média do Diâmetro dos Vasos}}{(\text{média do No. de Vasos})/(\text{mm}^2)} \right) \times \text{média do Comprimento dos Vasos}$$

Os trabalhos subsequentes adicionaram mais evidências a essas interpretações e levantaram novas questões relacionadas a influência dessas alterações para a fisiologia da planta. Qual o significado ecológico das variações na estrutura celular? Qual o mecanismo de ação das diferentes alterações encontradas? Como essas informações se relacionam com as tendências evolutivas estabelecidas por Bailey, Tupper, Frost e Kribs? A medida que novas

evidências foram encontradas, novas hipóteses que utilizariam conhecimentos da fisiologia surgiram para explicar o significado ecológico das estruturas anatômicas do lenho (Van Der Graaff e Baas 1974; Carlquist 1982; Baas et al. 1983; Braun 1984; Carlquist and Hoekman 1985; Hargrave et al. 1994 (Cochard et al. 2013).

Condução de água

O desenvolvimento de novas hipóteses criou uma demanda por novas teorias e trabalhos experimentais, especialmente no que se refere aos processos de condução da água nas plantas incorporando, inclusive, as interpretações anatômicas para entender como diferenças estruturais influenciam a condução (e as outras funções do caule), e como isso pode ter valor adaptativo para a espécie.

A água é absorvida nos pêlos absorventes das raízes de onde é conduzida até o caule atingindo as folhas ou caules verdes que, a partir da abertura dos seus estômatos perdem água por evaporação – estomatal e/ou cuticular -, que e retorna ao ambiente (Campbell et al. 2008). Embora este movimento seja amplamente conhecido as razões que permitem a movimentação da água em grandes distâncias nem sempre foram claras. A problemática surge quando observamos árvores muito altas como as sequoias na Califórnia com mais de 100 m de altura que precisam movimentar quantidade absurdas de água pelos seus troncos (Tyree and Zimmermann 2002). As primeiras ideias envolviam explicação baseadas em pressão positiva, gerada pelas raízes, capilaridade, osmose, entre outras (Brown 2013). No entanto, as seguintes explicações facilmente derrubaram essas ideias: a pressão gerada nas raízes não é suficiente para erguer a coluna a grandes alturas pois o próprio peso da coluna d'água gera uma pressão para baixo maior que a pressão gerada para cima; a quantidade de água movida pela força da capilaridade varia em função do diâmetro do conduíte, sendo que um conduíte de 10 μm é capaz de erguer a coluna d'água apenas 3 m de altura, e quanto maior o conduíte menor a altura

alcançada; por último, o custo para movimentar solutos e a velocidade de condução de água pela osmose, não são compatíveis com as observações nas plantas, que conduzem água a velocidades muito maiores (Steudle 2000; Brown 2013).

A teoria mais aceita do movimento da água nas plantas hoje é conhecida como teoria de Tensão-Coesão proposta por Dixon e Joly em 1894. Esta teoria compilou alguns conhecimentos da física e sofreu muitas críticas e discussões até ser revisada por Zimmerman em 1983 e novamente mais tarde em sua segunda edição em 2002. De acordo com esta teoria a força que movimenta a coluna d'água está na interface entre a água e o ar (menisco) no interior das folhas e a principal energia para este processo é oriunda do sol. Ainda, segundo essa teoria, com a incidência da radiação solar sobre as folhas das plantas, é gerada energia suficiente para superar o calor latente de evaporação da água. Assim, as ligações de hidrogênio se quebram na região do menisco e as moléculas de água evaporam para o ambiente, processo biológico da planta conhecido como transpiração. A evaporação da água na região do menisco reduz o ângulo de curvatura entre o menisco e parede da célula, e a tensão superficial da água gera uma pressão negativa nos elementos condutores e nas moléculas de água logo adjacentes a região do menisco. Esta pressão força a retração do menisco a sua posição anterior.

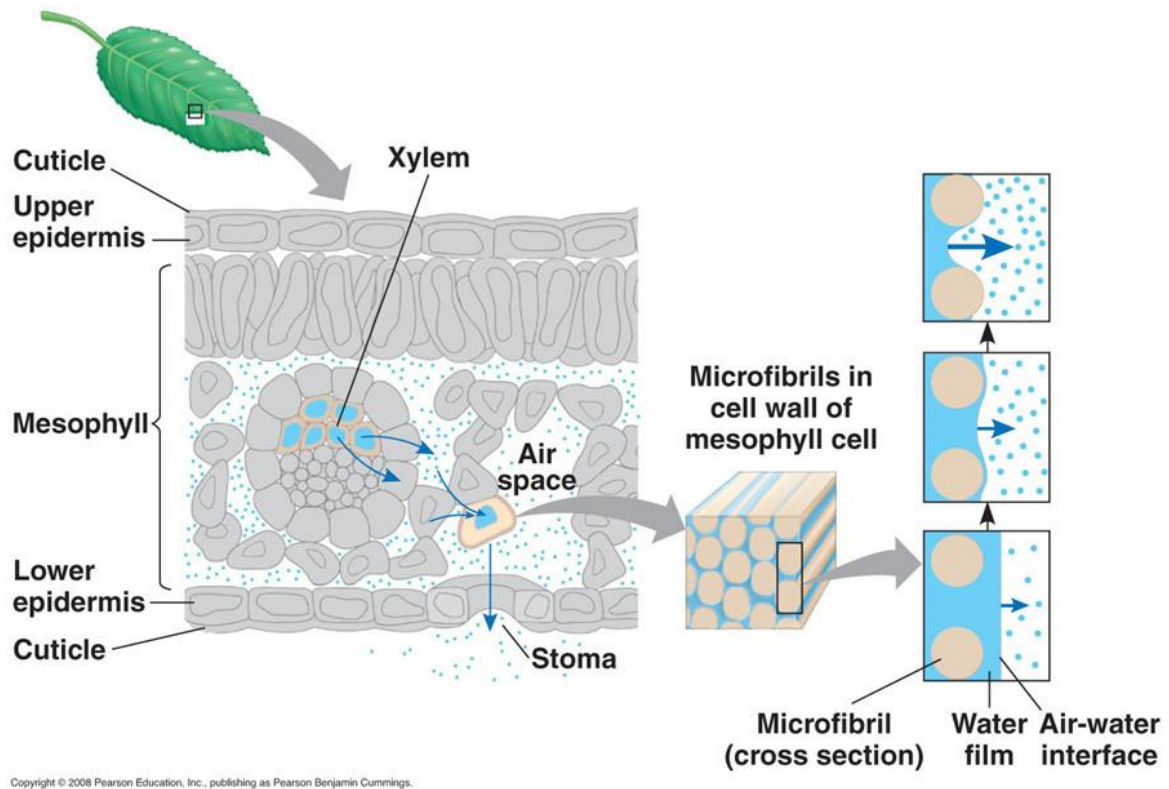


Figura 2. Esquema demonstrando localização das microfibrilas em corte transversal da folha, e alterações do menisco na interface água-ar. Imagem (Campbell et al. 2008).

A pressão negativa gerada pela tensão superficial da água (coesão) e pela aderência das moléculas de água nas paredes dos vasos (coesão) é transmitida por toda a coluna d'água (tensão) até as raízes (Cruiziat et al. 2002). Neste ponto, a diferença de pressão entre o potencial hidráulico das raízes e o do solo, faz com que água se movimente para dentro das raízes. A contínua evaporação da água nas folhas na região do menisco, mantém a coluna d'água em movimento e a absorção de água pela planta.

Figure 36.13

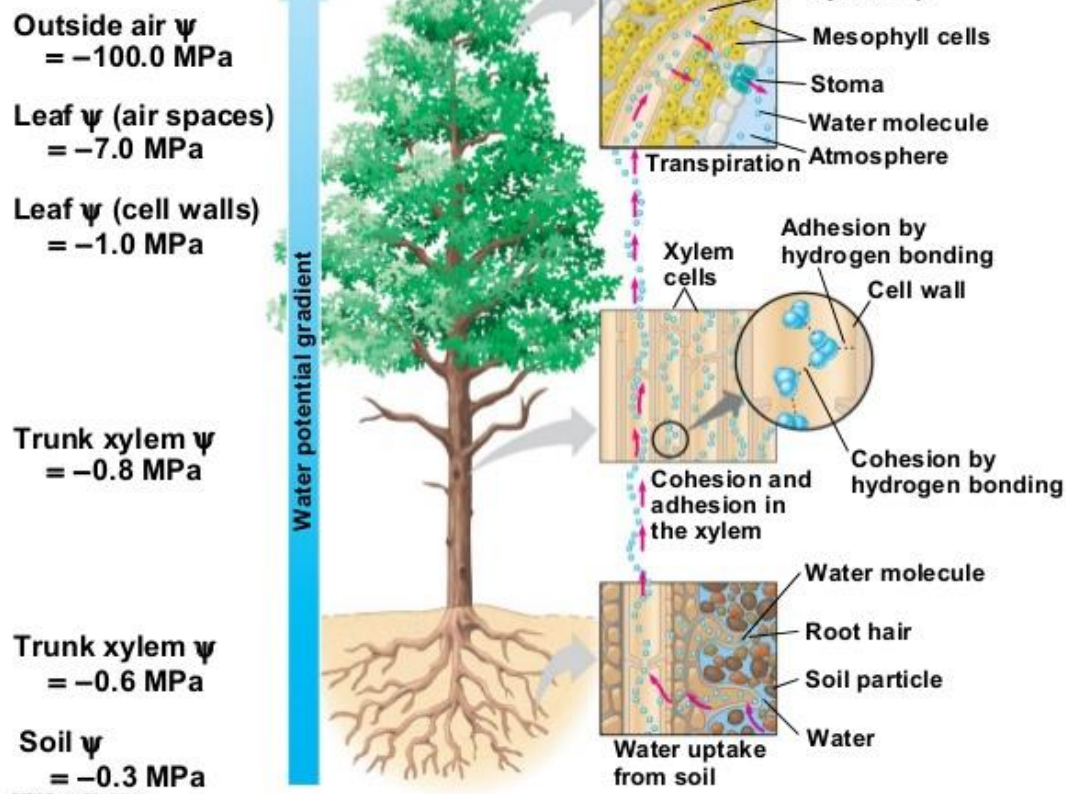


Figura 3. Esquema demonstrando movimentação no contínuo solo-plantas-atmosfera e a longo do gradiente de potencial hídrico. Força de adesão e coesão das moléculas de água entre si e nas paredes do vaso permitem que a coluna de água sustente pressões hidráulicas negativas sem mudar de estado líquido para gasoso. Imagem (Campbell et al. 2008).

Esta teoria demonstra como o processo de condução de água nas plantas é passivo e não necessita de energia, um ponto muito importante na evolução destes organismos. No entanto, um dos aspectos que foi alvo de muita controvérsia, foi o fato de a teoria assumir que a água pode existir em estado líquido sob pressões negativas, ou seja, abaixo do vácuo perfeito (0 Mpa) (Cruiziat et al. 2002). Se colocarmos a água em um contêiner a temperatura ambiente e diminuirmos a pressão deste contêiner gradativamente, após 0.0023 Mpa de pressão, a água entraria em ebulição. Portanto como pode a água existir em estado líquido em pressões negativas? Este estado ocorre dentro da planta devido as forças de adesão das moléculas de

água e sua ligação com a parede das células que possuem diâmetro muito pequeno (máximo em torno de 0.5 mm) (Tyree e Zimmermann 2002). Nestas circunstâncias a água é considerada estar uma condição metaestável (Tyree e Zimmermann 2002). No entanto, se continuarmos a diminuir a pressão, a tensão nas moléculas de água será o suficiente para quebrar a coluna d'água e formar um espaço com vapor d'água (Tyree e Zimmermann 2002). Este processo explosivo é denominado de cavitação e o espaço gerado pode ser preenchido com ar e resultar em embolia (Tyree e Zimmermann 2002). Os processos de cavitação e embolia consistem em um grande problema em sistemas hidráulicos pois interrompem o fluxo de água até que valores de pressão sejam restaurados aqueles acima da pressão de ebulição da água (Tyree e Zimmermann 2002).

Nas plantas os processos de embolia e cavitação podem ocorrer devido a diversos fatores como por exemplo: congelamento, seca, injúrias e patógenos (Tyree e Zimmermann 2002). E independente da origem, a ocorrência de cavitação e embolia afeta a condutividade da planta e pode comprometer permanentemente o sistema hidráulico, levando a planta a morte (Tyree e Zimmermann 2002). Nesse contexto, algumas plantas conseguem sustentar maiores tensões na coluna d'água do que outras e as características do xilema têm grande influência na frequência e mecanismo pelo qual esses processos ocorrem e em qual intensidade (Sperry et al. 2008; Cai e Tyree 2010; Meinzer e McCulloh 2013).

Variação do diâmetro do vaso e a eficiência na condução hídrica

Variações no diâmetro dos elementos de vaso possuem grande influência no fluxo de condução de água no xilema. Tyree e Zimmermann examinaram alguns detalhes da lei de Hagen Poiseuille que explica como pequenas alterações no diâmetro de um tubo pode ter grandes alterações no volume de água conduzido pelo mesmo (Tyree e Zimmermann 2002). De acordo com esta lei, a taxa fluxo (dV/dt), ou seja, o volume movimentado (dV) pelo tempo

(dt) em um capilar é proporcional ao gradiente de pressão aplicado (dP/dl) e a condutividade hidráulica $K_{capilar}$:

$$\frac{dV}{dt} = -K_{capilar} \frac{dP}{dl}$$

A condutividade hidráulica por sua vez é proporcional a quarta potência do raio do capilar como na formula:

$$K_{capilar} = \frac{r^4 \pi}{8\eta}$$

Em que r é o raio do capilar e η a viscosidade do liquido. A viscosidade da seiva no xilema é desprezível para o cálculo. Assim, observamos que o fluxo de seiva é diretamente proporcional a quarta potência do raio. É importante lembrar que os elementos traqueais diferem de capilares ideais pois apresentam pontoações que podem ser entendidas como irregularidades das paredes internas (Tyree e Zimmermann 2002). Assim, elementos de vaso apresentam maior resistência na condução quando comparados com capilares ideais (Scholz et al. 2013).

Para planta isso significa que pequenas mudanças no diâmetro dos elementos de vaso ocasionam grandes alterações no volume de água transportado até as folhas (Tyree e Zimmermann 2002). Se considerarmos três vasos de tamanho 10 μm , 20 μm e 40 μm na equação de Hagen-Poiseuille sob condições idênticas percebemos que valores finais seguiriam a proporção 1, 16 e 256. Ou seja, um vaso único vaso de 40 μm é capaz de conduzir sozinho o mesmo volume que 256 vasos de 10 μm (Tyree e Zimmermann 2002).

Esta equação tem importantes implicações no estudo da anatomia da madeira, pois traz novas visões sobre a importância das diferenças estruturais já estudadas. Considerando que vasos maiores apresentam maior condutividade, é natural se pensar porque algumas plantas

teriam vasos estreitos. Esta questão foi discutida entre Carlquist e Zimmerman e teve como resultado a criação do índice de vulnerabilidade mencionado anteriormente e é discutida em termos de segurança contra a embolia e eficiência na condução de água (Carlquist 1977). Zimmerman hipotetizou que plantas sob mesmas condições de transpiração, porém com diferenças no diâmetro de vaso, apresentariam diferenças no número de vasos por unidade de área. Dessa forma a planta A, com vasos menores, precisaria de mais vasos para movimentar o mesmo volume de água do que a planta B com vasos maiores e em menor quantidade. No entanto, no evento de uma embolia e consequente desativação de um vaso, a espécie B teria seu fluxo comprometido em maior grau quando comparada a espécie A que possui mais vasos (Tyree e Zimmermann 2002).

Essas e outras ideias foram aprimorando o conhecimento sobre o xilema secundário das plantas e auxiliando na interpretação do significado das diferenças estruturais (Zweypfennig 1978; Carlquist 1982). Trabalhos experimentais comprovaram novas hipóteses e avançaram os estudos de como as plantas respondem às alterações no ambiente (Hacke et al. 2001; Choat et al. 2008; Brodersen et al. 2010).

Plasticidade fenotípica e o xilema

Plasticidade fenotípica é a capacidade de um organismo em apresentar diferentes fenótipos a partir de um mesmo genótipo em resposta a variações no ambiente (Bradshaw 1965; Gratani 2014). Esta característica tem especial importância para plantas que são organismos sésseis e não podem se locomover em busca de melhores condições no ambiente (Sultan 2000). Assim, esta linha de estudo visa caracterizar a amplitude da resposta de indivíduos nas diferentes condições abióticas e/ou bióticas avaliadas buscando entender como esse aspecto influencia a evolução nas plantas (Sultan 1987).

A plasticidade fenotípica de um indivíduo pode ser avaliada por meio de alterações estruturais da planta como tamanho da lamina foliar, tipo de folha, tamanho das células xilema secundário, densidade da madeira entre outros; alterações fisiológicas como taxa de assimilação, condutância estomática e ainda; plasticidade no tempo do seu desenvolvimento, sistema reprodutivo e outros (Cordell et al. 1998; Fuzeto e Lomônaco 2000; Sultan 2000; Cardoso e Lomônaco 2003; Scholz et al. 2014). Todas essas alterações estão relacionadas a heterogeneidade do ambiente que uma planta ou população habita e, portanto, conhecer como plantas respondem a essa heterogeneidade é fundamental para compreender estratégias de sobrevivência e crescimento das plantas (Carter e White 2009).

Avaliando variações dos caracteres anatômicos de populações de uma mesma espécie condicionada a diferentes variações ambientes, pode-se inferir sobre a capacidade plástica de planta e entender seus mecanismos de sobrevivência (Bosio et al. 2010; Cosmo et al. 2010; Scremin-Dias et al. 2011), frente às alterações climáticas globais.

***Inga vera* Willd. ssp. *affinis* (DC.) TD Pennington**

O gênero *Inga* pertence à família Fabaceae, subfamília Mimosoideae contém cerca de 300 espécies subdivididas em 14 seções (Pennington 1997). As espécies do gênero estão restritas a região da América tropical sendo que metade destas espécies ocorrem em áreas não-alagáveis e metade em áreas de mata ciliar periodicamente alagáveis (Pennington 1997). O gênero tem especial importância pela utilização de seu fruto na alimentação e como árvores para sombreamento de plantações de café, cacau e chá (Pennington 1997). Outras funções incluem: controle de ervas daninhas devido a serapilheira produzida pelas folhas, produção de nutrientes devido a capacidade de fixação de nitrogênio e utilização da madeira como combustível (Pennington 1997). O gênero é caracterizado por espécie arbóreas que variam de

poucos metros até 40 m de altura, com folhas compostas paripinadas e presença de nectário extrafloral foliar localizado na raque entre cada par de folíolos (Pennington 1997). As características mais importantes para delimitar as espécies do gênero são: tamanho da estípula, presença e tipo de indumento, presença ou ausência de raque alada, tamanho, formato e número de folíolos, estrutura do nectário foliar, posição da inflorescência, comprimento do pedúnculo, raque floral e pedicelo, proporção relativa das partes florais e tamanho do fruto (Pennington 1997).

Inga vera ssp. *affinis* pertence a seção *Inga* e é caracterizada por apresentar nectário extrafloral foliar sésil com raque foliar alada e frutos quadrangulares com margens completamente expandidas. O indumento das partes jovens é pubescente-enrolado; folíolos normalmente menores que 5 cm de largura; cálice normalmente 7.5-9.5 mm de comprimento; razão comprimento da corola: comprimento do cálice 1.8-2.3 (Pennington 1997). As flores possuem leve fragrância com perianto verde-amarelado, filetes brancos e antera amarela que são visitadas por grande abelhas e beija-flores (Pennington 1997). O amadurecimento dos frutos é marcado pela cor marrom-amarelado, e este é comido por peixes (Pennington 1997). No Brasil o pico da floração ocorre de agosto a novembro e a frutificação de dezembro a janeiro (Pennington 1997).

Está distribuída na América do Sul desde da Colômbia até o Uruguai com alguns registros no América Central, com preferências por área mais úmidas e ocorrendo principalmente em matas ciliares (Pennington 1997; Damasceno-Junior et al. 2005). Esta espécie tem importância ecológica como um dos principais componentes de mata ciliar do Pantanal e Cerrado, como alimento de espécies de aves e mariposas e possui grande potencial para restauração de matas ciliares (Damasceno-Junior et al. 2005; Ragusa-Netto e Fecchio 2006; Stein et al. 2007; Cruz-Neto et al. 2011; Ubessi-Macarini et al. 2011; Cruz Neto et al. 2014).

A anatomia da madeira de espécies desse gênero foi estudada por Bass (1997) e por Baretta-Kuipers (1973) que evidenciaram a grande similaridade dessas espécies no que diz respeito a anatomia do lenho. A última autora tentou a criar uma chave de identificação com base na anatomia, mas não obteve sucesso.

REFERÊNCIAS

- Baas P (1973) The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea* 21:193–258.
- Baas P, Werker E, Fahn A (1983) Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull* 4:141–159. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Baas P, Wheeler E a, Chase M (2000) Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Bot J Linn Soc* 134:3–17. doi: 10.1111/j.1095-8339.2000.tb02343.x
- Bailey I. W, Tupper WW (1918) Size Variation in Tracheary Cells: I. A Comparison between the Secondary Xylems of Vascular Cryptogams, Gymnosperms and Angiosperms. *Proc Am Acad od Arts Sci* 54:149–204.
- Baretta-Kuipers T (1973) Some aspects of wood-anatomical research in the genus *Inga* (Mimosaceae) from the guianas and especially suriname. *Acta Bot Neerl* 22:193–205. doi: 10.1111/j.1438-8677.1973.tb00832.x
- Bosio F, Soffiatti P, Boeger MRT (2010) Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. *IAWA J* 31:179–190. doi: 10.1163/22941932-90000015
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Adv Genet* 13:115–155. doi: 10.1016/S0065-2660(08)60048-6

- Braun H. (1984) The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees.
- Brodersen CR, McElrone a. J, Choat B, et al (2010) The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: In Vivo Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiol* 154:1088–1095. doi: 10.1104/pp.110.162396
- Brown HR (2013) The Theory of the Rise of Sap in Trees: Some Historical and Conceptual Remarks. *Phys Perspect* 15:320–358. doi: 10.1007/s00016-013-0117-1
- Cai J, Tyree MT (2010) The impact of vessel size on vulnerability curves: Data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell Environ* 33:1059–1069. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02127.x
- Campbell NA, Reece JB, Urry LA, et al (2008) *Biology*, 8th editio. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco
- Cardoso GL, Lomônaco C (2003) Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Rev Bras Botânica* 26:131–140. doi: 10.1590/S0100-84042003000100014
- Carlquist S (1975) *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press, Ltd., London, England
- Carlquist S (1966) Wood anatomy of Compositae: A summary, with comments on factor controlling wood evolution. *Aliso* 6:25–44.
- Carlquist S (2012) How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90:901–940. doi: 10.1139/b2012-048

- Carlquist S (1977) Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am J Bot* 64:887–896.
- Carlquist S (1982) Wood anatomy of Onagraceae: further species; root anatomy; significance of vestured pits and allied structures in dicotyledons. *Ann Missouri Bot Gard* 69:755–769. doi: 10.2307/2398995
- Carlquist S, Hoekman DA (1985) Ecological wood anatomy of the woody southern california flora. *IAWA Bull* 6:319–347.
- Carter JL, White D a. (2009) Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiol* 29:1407–1418. doi: 10.1093/treephys/tpp076
- Choat B, Cobb AR, Jansen S (2008) Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytol* 177:608–626. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02317.x
- Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al (1998) Physiological a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia* 113:188–196.
- Cosmo NL, Kuniyoshi YS, Botosso CP (2010) Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. *Acta Bot Brasilica* 24:747–755.
- Cruz-Neto O, Machado IC, Duarte JA, Lopes AV (2011) Synchronous phenology of hawkmoths (Sphingidae) and *Inga* species (Fabaceae-Mimosoideae): Implications for the restoration of the Atlantic forest of northeastern Brazil. *Biodivers Conserv* 20:751–765. doi: 10.1007/s10531-010-9975-x

- Cruz Neto O, Aguiar A V., Twyford AD, et al (2014) Genetic and Ecological Outcomes of *Inga vera* Subsp. *affinis* (Leguminosae) Tree Plantations in a Fragmented Tropical Landscape. PLoS One 9:e99903. doi: 10.1371/journal.pone.0099903
- Damasceno-Junior GA, Semir J, Santos FAM, Leita-Filho HF (2005) Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. Flora 200:119–135. doi: 10.1016/j.flora.2004.09.002
- Frost FH (1930a) Specialization in Secondary Xylem of Dicotyledons. I. Origin of Vessel. Bot Gaz 89:67–94.
- Frost FH (1931) Specialization in Secondary Xylem of Dicotyledons. III. Specialization of Lateral Wall of Vessel Segment. Bot Gaz 91:88–96.
- Frost FH (1930b) Specialization in Secondary Xylem of Dicotyledons. II. Evolution of End Wall of Vessel Segment. Bot Gaz 90:198–212.
- Fuzeto AP, Lomônaco C (2000) Potencial plástico de *Cabralea canjerana* subsp. *polytricha* (Adr. Juss.) Penn. (Meliaceae) e seu papel na formação de ecótipos em áreas de cerrado e vereda, Uberlândia, MG. Rev Bras Botânica 23:169–176. doi: 10.1590/S0100-84042000000200007
- Gasson PE (1997) Wood and Bark Anatomy. In: The Genus *Inga*: Botany. Kew Royal Botanic Garden, Richmond, United Kingdom, p 857
- Gratani L (2014) Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. Adv Bot 2014:17.
- Hacke UG, Sperry JS (2001) Functional and ecological xylem anatomy. Perspect Plant Ecol Evol Syst 4:97–115. doi: 10.1007/978-3-319-15783-2

- Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, et al (2001) Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol* 125:779–786. doi: 10.1104/pp.125.2.779
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994) Conduit Diameter and Drought-Induced Embolism in *Salvia-Mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol* 126:695–705. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb02964.x
- Kribs DA (1935) Salient Lines of Structural Specialization in the Wood Rays of Dicotyledons. *Bot Gaz* 96:547–557.
- Meinzer FC, McCulloh KA (2013) Xylem recovery from drought-induced embolism: Where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiol* 33:331–334. doi: 10.1093/treephys/tpt022
- Metcalf CR, Chalk L (1957) *Anatomy of Dycotiledons - leaves, stem and wood in relation to taxonomy*. Clarendon Press, Oxford
- Pennington TD (1997) *The Genus Inga: Botany*. Kew Royal Botanic Garden, Richmond, United Kingdom
- Ragusa-Netto J, Fecchio A (2006) Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian J Biol* 66:93–99. doi: 10.1590/S1519-69842006000600008
- Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S (2013) How to quantify conduits in wood? *Front Plant Sci* 4:56. doi: 10.3389/fpls.2013.00056
- Scholz A, Stein A, Choat B, Jansen S (2014) How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA J* 35:337–355. doi:

10.1163/22941932-00000070

- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP, Oliveira AKM (2011) The floristic heterogeneity of the Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian J Biol* 71:275–282.
- Solereider H (1908) *Systematic Anatomy of Dicotyledons - A handbook for laboratories of pure and applied botany*, Vol. I. Clarendon Press, Oxford
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell Environ* 31:632–645. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x
- Stein VC, Paiva R, Soares FP, et al (2007) Germinação in vitro e ex vitro de *Inga vera* Willd. subsp. *affins* (DC.) T.D. Penn. *Ciência e Agrotecnologia* 31:1702–1708. doi: 10.1590/S1413-70542007000600015
- Steudle E (2000) Water uptake by plant roots: An integration of views. *Plant Soil* 226:45–56. doi: 10.1023/A:1026439226716
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5:537–542. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01797-0
- Sultan SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. In: Hecht MK, Bruce Wallace, Prance GT (eds) *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, pp 127–178
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Ubessi-Macarini C, Negrelle RRB, de Souza MC (2011) Produtos florestais não-madeiráveis

e respectivo potencial de exploração sustentável, associados à remanescente florestal ripário do alto rio paran, Brasil. *Acta Sci - Biol Sci* 33:451–462. doi: 10.4025/actascibiolsoci.v33i4.5951

Van Der Graaff NA, Baas P (1974) Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22:101–121.

Zweypfennig RCVJ (1978) An hypothesis on the function of vestured pits. *IAWA Bull* 1:13–15.

INTRODUÇÃO GERAL

Estudos do lenho com abordagens ecolgicas e filogenticas so importantes por fornecer caracteres informativos que refletem processos biolgicos em funo s presses seletivas do ambiente (Carlquist 1975; Carlquist & Hoekman 1985; Westoby *et al.* 2002; Olson 2005). Dessa forma as caractersticas anatmicas da madeira so avaliadas sob o ponto de vista funcional, isto , de acordo com as principais funes que desempenham na planta e que so necessrias  sua sobrevivncia. Trabalhos que buscam interpretaes ecolgicas com base em correlaes entre estruturas anatmicas da madeira e condies ambientais (disponibilidade hdrica, altitude, latitude, tipo de solo, entre outras) demonstram que diferentes condies ambientais resultam em diferenas estruturais do lenho (Carlquist 1966; De Micco *et al.* 2008; Longui *et al.* 2009; Bosio *et al.* 2010; Cosmo 2012).

Alteres na morfologia ou fisiologia de um determinado organismo podem ser estudadas sob o enfoque da plasticidade fenotpica. Esta  definida pela capacidade de um mesmo gentipo expressar diferentes fentipos em resposta alteres nas condies ambientais (Sultan 1987; Gratani 2014) e influencia diretamente no padro de distribuio de espcies bem como na seleo natural e diversificao entre populaes, principalmente em

plantas, por estas serem fixa e por não poderem se locomover em busca de condições mais favoráveis (Schlichting 1986; Ghalambor *et al.* 2007). Assim, tanto variações locais nas condições ambientais como variações na história de formação de um ambiente e de vida de uma espécie, podem resultar em alterações fisiológicas e, direcionando processos evolutivos (Miner *et al.* 2005; Ghalambor *et al.* 2007). Neste aspecto, o conhecimento acerca não só das variações interespecíficas, mas também intraespecíficas, tem demonstrado grande contribuição nas respostas de comunidades de plantas a fatores ambientais (Kichenin *et al.* 2013)

Neste contexto, ao se considerar uma espécie com ampla distribuição e que ocorra em ambientes com características abióticas distintas, pode-se inferir que diferentes populações desta espécie podem expressar fenótipos com características morfológicas e anatômicas distintas, em resposta a estes ambientes. Deste modo, a interpretação da constituição dos órgãos e tecidos das plantas em relação ao ambiente para o qual foram selecionados ao longo do curso evolutivo, envolve estudos de anatomia ecológica (Scremin-Dias *et al.* 2011), que auxiliam nas respostas, visando elucidar se as características são meramente adaptativas ou se são reflexo de alterações genéticas (Fahn & Cutler 1992; Larcher 2004).

Dentre espécies que possuem ampla distribuição no Brasil, espécies do gênero *Inga*, que pertencente à família Fabaceae, são muito interessantes a serem estudadas por serem exclusivamente neotropical, estando presente de um extremo ao outro da zona tropical úmida, ocorrendo não só em áreas úmidas mas também em áreas com menos influência de umidade e também em florestas ciliares. Ainda segundo o mesmo autor, nos diversos biomas brasileiros são encontradas espécies que ocorrem exclusivamente nestes biomas indicando grande diversificação do gênero (Pennington 1997). O Pantanal e Pampa são os únicos que não apresentaram espécies exclusivas deste gênero e duas espécies são encontradas em todos os biomas brasileiros, *I. vera* ssp. *affinis* e *I. marginata* Willd. (Lobato *et al.* 2013); com a primeira

ocorrendo no Pantanal em mata ciliar, ocupando diferentes posições topográficas e níveis de alagamento (Damasceno-Junior *et al.* 2004, 2005) e em matas de ciliar dos Cerrados brasileiro (conhecidas como matas de galeria).

A espécie *I. vera* ssp. *affinis* é um dos principais componentes em vegetação de mata ciliar do Pantanal (Damasceno-Junior *et al.* 2004, 2005), e tem importância estratégica nas formações ciliares de vários biomas brasileiros, pois possui interação com outros organismos, oferecendo alimento a diversas aves além de ser um importante componente na regeneração de mata ciliar pela sua característica de rápido crescimento (Ragusa-Netto & Fecchio 2006; Cruz-Neto *et al.* 2011; Oliveira *et al.* 2014).

Esta espécie pode se constituir em um bom modelo para estudos visto sua ampla distribuição em ambientes com características abióticas distintas que, potencialmente pode apresentar fenótipos distintos. Além disso, *I. vera* ssp. *affinis* caracteriza formações ciliares destes dois biomas (Cerrado e Pantanal) que por sua vez possuem grande importância global. Assim, o entendimento da estrutura do lenho desta planta que está adaptada a ambientes com características tão diversas, é importante no contexto atual das mudanças globais em que se busca compreender como as plantas responderão as alterações antrópicas (Gratani 2014).

Pergunta

Espécimes de *I. vera* ssp. *affinis* que cresce em ambientes com distintas características abióticas, apresentam plasticidade na anatomia da madeira? Se sim, qual seria o significado ecológico desses caracteres plásticos?

Hipótese

Devido as formações ciliares do rio Paraguai permanecerem com nível de água acima do solo por no mínimo um mês em cada ciclo sazonal, diferentemente das matas de ciliares do Cerrado (matas de galeria) em que ocorrem apenas variações dos níveis de água, especialmente do lençol freático, os elementos celulares do xilema secundário irão diferir quanto ao diâmetro dos vasos, frequência de vasos por unidade de área entre outros aspectos, com tendência de vasos com menores diâmetros e em maior frequência no lenho da população do Pantanal.

Objetivo

Avaliar a plasticidade na anatomia do lenho de indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* de formação ciliares distintas e inferir possíveis implicações ecológicas dos caracteres plásticos.

Objetivos Específicos

- o Descrever comparativamente a anatomia do xilema secundário de espécimes de *I. vera* provenientes de duas populações que habitam áreas cujas características abióticas são distintas;
- o Quantificar e qualificar as possíveis diferenças para os elementos celulares constituintes do xilema secundário;
- o Interpretar, à luz dos resultados obtidos, as possíveis estratégias adaptativas da espécie para sobreviver ao ambiente;

MATERIAL E MÉTODOS

Ambientes e as áreas de ocorrência da espécie

Pantanal

O pantanal é uma planície alagável de 138.183 km² na sua porção brasileira, localizada no extremo oeste do país que ocupa 38.21% da Bacia do Alto Paraguai (BAP) (Silva and Abdon 1998). O clima da região é tropical subúmido do tipo AW segundo a classificação de Köppen (1931) com regime de chuvas variando de 1436 mm anuais na região norte (Cuiabá) a 1004 mm na região sul do Pantanal (Gonçalves *et al.* 2011). É subdividido em diversas regiões caracterizadas de acordo com o relevo, solo, estrutura e composição da vegetação (Abdon *et al.* 1998; Silva and Abdon 1998) e um dos principais fatores que modela as diferentes paisagens do Pantanal é o pulso de inundação que ocorre anualmente (Junk 1989; Damasceno-Junior *et al.* 2005; Arruda *et al.* 2016). Este pulso ocorre em função do grande volume de chuvas na região do planalto – onde estão as nascentes – e elevam o nível dos rios que extravasam para a planície. Essa dinâmica associada a baixa declividade do terreno e baixa capacidade de drenagem fazem com que a água escoe lentamente sobre a superfície alterando completamente a paisagem por vários meses (Junk *et al.* 1989).

A população de *I. vera* ssp. *affinis* avaliada nesta região ocorre na margem esquerda do Rio Paraguai (sentido de descida do rio) entre os pontos 18°57'34.95"S, 57°39'45.52"W e 18°51'6.32"S, 57°36'56.75"W nas proximidades dos municípios de Corumbá e Ladário, com os indivíduos amostrados no mês Março (Figura 1A-B). Esta formação ciliar é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Aluvial (IBGE 2012). A precipitação média anual da região está em torno de 1040 mm e a temperatura média varia de 29.5 °C nos meses mais quentes a 21.74 °C nos meses mais frios. Em termos gerais a planície alaga quando o nível do rio ultrapassa 4 m de altura na régua da marinha do Brasil localizada em Ladário. Os indivíduos

coletados nesta região estiveram condicionados ao alagamento em diferentes intensidades de acordo com a região topográfica que se encontravam. Foi possível observar no tronco dos indivíduos coletados a marca da altura que o nível da água alcançou na última inundação (2015). Nos indivíduos aqui estudados estas marcas variaram de 0.9 a 1.74 m de altura do solo. Nesta região, isto significa que o solo alagava quando a altura do rio ultrapassava os valores de 2.86 m (valor na régua fluviométrica) para os indivíduos em posições topográficas mais baixas até 3.7 m para os indivíduos em regiões mais baixas. Dessa forma amostramos indivíduos condicionados a diferentes condições de alagamento e, portanto, temos uma melhor representatividade da população.

Cerrado

O Cerrado cobre uma área de cerca de 2.000.000 km², que se estende desde o norte-nordeste do país até parte do centro-oeste e parte do sudeste do país e é caracterizado pela sua sazonalidade forte com verões chuvosos e invernos secos (Eiten 1972; Pennington *et al.* 2000; Amorin & Batalha 2006). Possui diversas formações vegetais que ocorrem principalmente em solos bem drenados e sofrem forte influência da ação do fogo (Goodland & Pollard 1973; Furley & Ratter 1988; Oliveira-Filho & Ratter 1995). Estas são classificadas de acordo com a estrutura do estrato arbóreo e a topografia, com paisagens que variam desde campos gramíneos até florestas densas com árvores de 12-15m de altura (Eiten 1972). No entanto, ao longo dos rios ocorrem também matas de galerias, com espécies relacionadas a uma condição mais úmida e com dossel alto que conecta a copa dos indivíduos de ambos os lados do curso d'água (Eiten 1972; Oliveira-Filho & Ratter 2002; Lenza *et al.* 2015). Há grande variação no regime de chuvas neste bioma, sendo que a precipitação pode variar de 800 mm à 2000 mm anuais (região ao norte de São Paulo) (Eiten 1972). Em geral o solo é ácido, distrófico e rico em alumínio (Furley & Ratter 1988).

Os indivíduos amostrados nesta formação foram coletados na reserva de proteção ambiental da EMBRAPA na margem esquerda de um córrego que atravessa o local, entre os pontos 20° 26' 17.03" S 54° 46' 12.98" O e 20° 26' 57.06" S 54° 43' 26.05", no mês de setembro (Figura 1A-C). O clima é do tipo Aw (Köppen 1931) e região apresenta precipitação anual de 1546.93 mm e temperatura média que varia de 27.2 °C nos meses mais quentes até 20 °C nos meses mais frios.

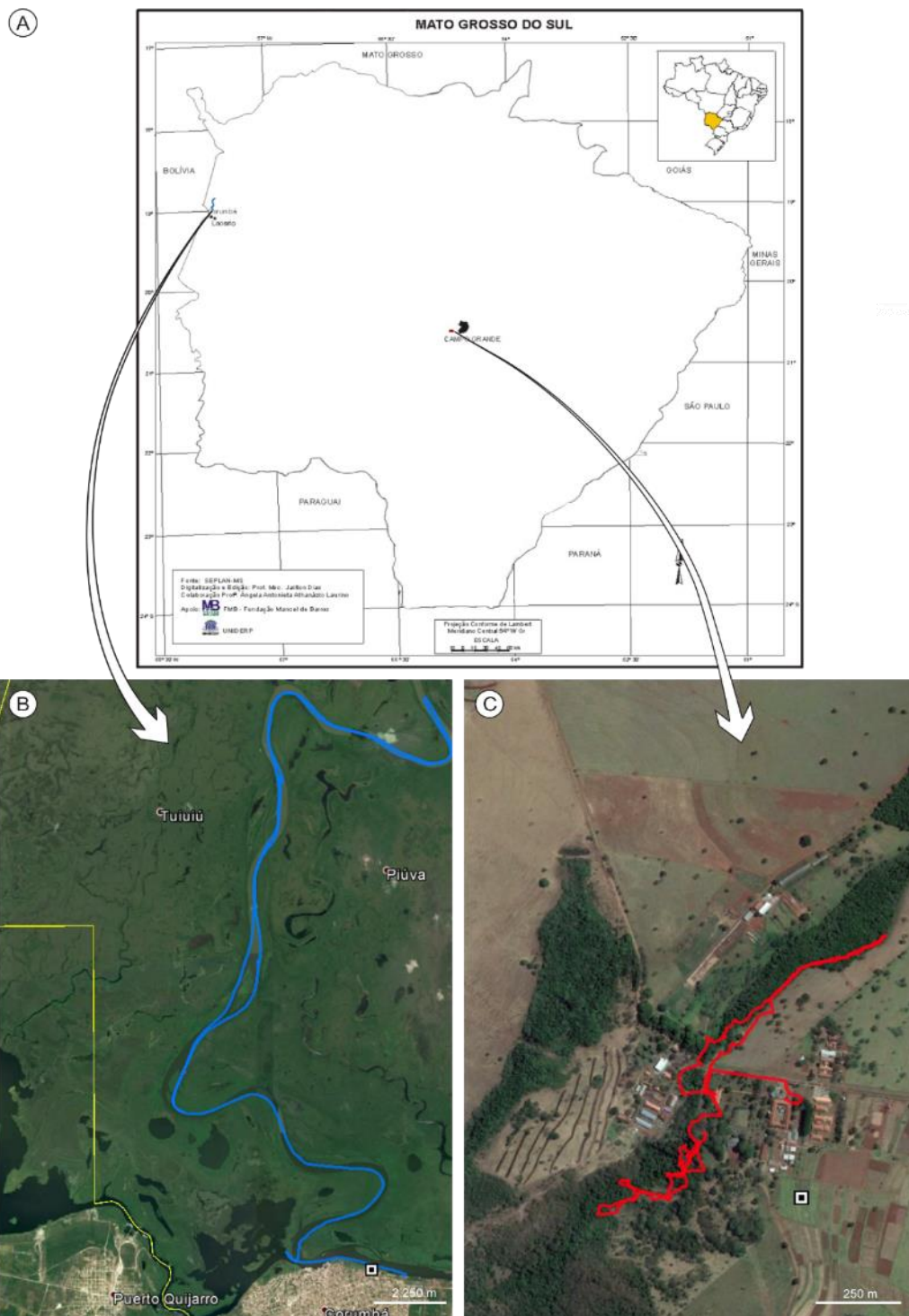


Figura 1. A- Mapa do estado de Mato Grosso do Sul com pontos de coleta. B – Imagem de satélite adquirida com o *software* Google Earth® demonstrando trajeto percorrido durante a coleta. C – Mesmo que B, porém para o Cerrado. Quadrados com ponto no centro indicam local das estações meteorológicas.

Dados Climáticos

Os diagramas climáticos (Figura 2) foram construídos utilizando dados de temperatura e precipitação de estações meteorológicas próximas aos locais de coleta (Figura 1). Estes dados foram adquiridos junto ao Centro de Monitoramento de Tempo, do Clima e dos Recursos Hídricos de Mato Grosso do Sul (CEMTEC-MS) e compreendem médias mensais de dados coletados no período de janeiro de 2013 a dezembro de 2015. As informações sobre as estações meteorológicas podem ser visualizadas na Tabela 1. Os dados do nível do rio Paraguai foram obtidos junto a Marinha do Brasil e representam dados coletados a partir da régua fluviométrica localizada no ponto de coordenada geográfica 19° 00' 07.40" S e 57° 35' 41.50" W.

Tabela 1. Informações das estações meteorológicas que geraram os dados utilizados no presente estudo.

Município	Cód. da estação	Latitude (°)	Longitude (°)	Altitude (m)
Campo Grande	A 702	-20.4471	-54.7226	528
Corumbá	A 724	-18.9966	-57.6375	112

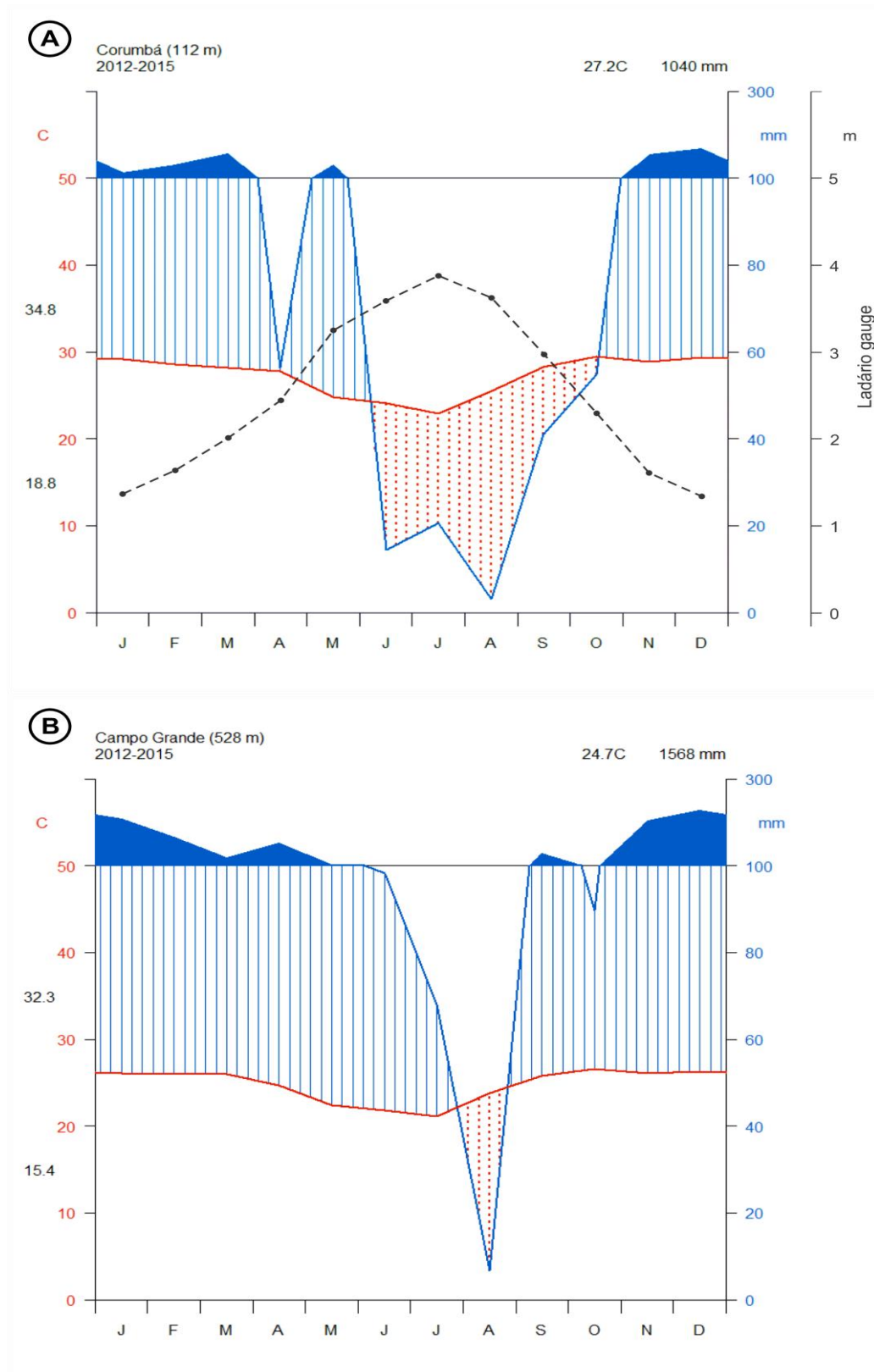


Figura 2. Diagramas climáticos segundo Walter e Lieth com dados das estações meteorológicas de Corumbá - Pantanal (A) e Campo Grande - Cerrado (B) coletados no período de 2012-2015. Linha azul indica precipitação e linha vermelha temperatura. Área preenchida com barras verticais indica período chuvoso e área pontilhada indica período com baixa precipitação. Linha tracejada em A demonstra o nível do rio na régua fluviométrica de Ladário.

Coleta e processamento do material coletado

Durante as expedições a campo, características gerais relacionadas a morfologia externa dos indivíduos foram registradas de forma a auxiliar na interpretação dos dados anatômicos. O aspecto geral dos indivíduos coletados em cada um dos ambientes pode ser observado na [Figura 3](#). Destacam-se: inúmeras ramificações da base do caule apenas para indivíduos amostrados no Pantanal; menor altura dos indivíduos do Pantanal quando comparado aos indivíduos do Cerrado; copa mais baixa e volumosa para o Pantanal em comparação com indivíduos do Cerrado; e presença de lenticelas hipertrofiadas no caule de indivíduos do Pantanal.



Figura 3. Aspecto das áreas de coleta e dos indivíduos coletados em ambos os ambientes. **A, B e C** – Cerrado; **D e E** - Pantanal. Notar altura da copa dos indivíduos do Cerrado em **A**, e afloramento de água do solo em **B**. Ramificação do tronco principal de indivíduos do Pantanal em **E** e presença de lenticelas hipertrofiadas em detalhe.

Para coleta do lenho o método utilizado foi o mesmo empregado por Amano (2007) que utiliza uma furadeira a bateria, formão e martelo. Foram coletadas amostras do caule principal de sete indivíduos em cada um dos ambientes avaliado. Em cada ponto foram escolhidos indivíduos adultos com circunferência do caule à altura do peito maior que 50cm. Para os indivíduos do Pantanal um mesmo indivíduo apresentava diversas ramificações do tronco, não sendo possível a distinção de um tronco principal. Neste caso optou-se pela ramificação de maior diâmetro.

Devido a morfologia vegetativa de espécies do gênero *Inga* serem muito similares e também a grande plasticidade morfológica das espécies do gênero, deu-se especial atenção para identificação dos indivíduos coletados. Os indivíduos foram devidamente identificados seguindo descrições e chaves de determinação do trabalho de Pennington (1997), utilizando-se de órgãos vegetativos e reprodutivos. Indivíduos identificados representantes de cada população foram depositados no Herbário CGMS da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (Tabela 2).

Tabela 2. Representantes de *I. vera* ssp. *affinis* indicando as áreas de procedência, espessura do troco, altura e registro de incorporação no Herbário CGMS/UFMS. CAP= circunferência à altura do peito.

Ambiente	CAP (cm)	Altura (m)	Ramificações do tronco	Coletor	Voucher
Pantanal – Mata Ciliar	43*	10	22	V. Manvailer 37	CGMS 53548
Pantanal – Mata Ciliar	72*	9	22	V. Manvailer 38	CGMS 53549
Cerrado – Mata de Galeria	200	12	1	V. Manvailer 43	-
Cerrado – Mata de Galeria	150	10	1	V. Manvailer 44	-

* Perímetro do maior ramo do indivíduo avaliado. Corresponde ao ramo de onde foram retiradas as amostras.

Cada amostra retirada continha em média 3-5cm³ da madeira da região do alburno que foram imediatamente fixadas em recipientes com FAA 50% por 48-72h (Johansen 1940). Após fixadas, as amostras foram desidratadas em série etanólica e armazenadas em álcool 70%. O material foi então seccionado nos três planos de corte em micrótomo de deslize Leica SM 2000R e clarificados em hipoclorito de sódio 50% (Kraus & Arduin 1997). Os cortes foram

corados com dupla coloração em Azul de Astra e em Safranina, ambos em solução etanólica 50% (Bukatash 1972 apud Kraus & Arduin 1997). Lâminas permanentes foram confeccionadas em resina sintética Permout®. Cortes não clarificados também foram montados em lâminas permanentes para análise de inclusões celulares.

Para a técnica de maceração, pequenas lascas de lenho foram retiradas de cada amostra, colocadas em solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético na proporção 1:1 e acondicionadas em estufa por 48h. Na sequência, os fragmentos foram lavados em água destilada e desidratados em série etanólica para coloração com Safranina 1% (Franklin 1945 modificado apud Kraus & Arduin 1997). Lâminas permanentes foram montadas em resina sintética Permout®.

As descrições anatômicas seguiram as recomendações da IAWA *list of microscopic features for hardwood identification* (1989) e de Carlquist (2001). Os valores de diâmetro de lúmen vaso foram calculados da seguinte forma: (diâmetro tangencial do lúmen + diâmetro radial do lúmen) / 2.

Foram realizados testes com reagente Lugol (Jensen, 1962 apud Kraus & Arduin 1997) que evidencia grãos de amido pela coloração roxo escuro, e com o reagente Vermelho de Rutênio para avaliar a presença de pectina pela coloração rósea brilhante (Johansen 1940).

Para a técnica de microscopia eletrônica de varredura (MEV) as diretrizes seguiram Exley *et al.* (1974) com algumas modificações para visualização das guarnições. Os corpos de prova de aproximadamente 0.6 cm³ foram preparados a partir do material fixado. Destes, foram retiradas pequenas lascas da madeira no plano longitudinal de forma a remover a membrana da pontuação e permitir a visualização das guarnições. Em seguida, as amostras foram desidratadas em série etanólica (até etanol absoluto) e posteriormente submetidas a secagem em ponto crítico. O material foi então metalizado com ouro e armazenado em recipiente

fechado com sílica gel até a análise. As análises foram realizadas no equipamento JOEL JSM-6380LV.

A descrição das guarnições, tanto das pontoações quanto das paredes do lúmen dos elementos de vaso, seguiram o trabalho de Ohtani e Ishida (1976).

Análises estatísticas

Para cada um dos caracteres analisados foram realizadas 30 mensurações por indivíduo. A média dos 30 valores representa um indivíduo (N) e o para o teste t foi considerado apenas o valor representativo de cada indivíduo.

Como preparação para as análises estatísticas de comparação de médias, foram testados os pressupostos necessários de homogeneidade dos dados pelo teste de Levene e de normalidade dos dados pelo teste de Shapiro-Wilk; ambos a 5% de probabilidade. Uma vez confirmado a homogeneidade e normalidade dos dados, aplicou-se o teste t a 5% de probabilidade em cada uma das características avaliadas. Todos os testes foram realizados com o auxílio do software para análises estatísticas R.

RESULTADOS

A análise do lenho das duas populações avaliadas evidenciou que o padrão de organização do xilema secundário de *I. vera* possui considerável variação, tanto intrapopulacional como interpopulacional (Figura 4 A-D).

Descrição e plasticidade na anatomia do lenho

Quase todos os indivíduos, considerando ambos os ambientes, apresentaram delimitações consistentes com anéis de crescimento. A delimitação é marcada principalmente pelo achatamento radial de uma a duas camadas de fibras, bem como pelo espessamento gradativo das paredes das fibras nas últimas camadas do lenho tardio (Figura 5 A-C). Também

foram observados raios dilatados demarcando a camada de crescimento (Figura 5 B). Em cortes não corados alguns indivíduos avaliados apresentaram delimitações marcadas também pela ocorrência de uma a várias camadas de parênquima como que em arranjo tangencial, com depósitos de substância marrom-alaranjada bem como ocorrência de cristais prismáticos na camada de delimitação de crescimento (Figura 5 D-E). A porosidade é difusa com elementos de vaso solitários (60%) circulares (Figura 6 A) ou radialmente elípticos, elementos múltiplos de dois a quatro frequentes (34%) e múltiplos cinco até 13 pouco frequentes (Figura 5 A). Estes últimos podem ser organizados radialmente ou em cachos, sendo mais comum múltiplos radiais (Figura 6 B-C). A placa de perfuração é simples e os elementos podem apresentar dois, um ou nenhum apêndice (Figura 6 D-F). Ocorre dimorfismo dos elementos de vaso, podendo ser largos ou fibreformes (Figura 6 F-H). Este último é caracterizado por elementos com diâmetro marcadamente menores, proporcionalmente mais longos, com paredes terminais oblíquas e, em alguns casos, placa de perfuração lateral ao invés de terminal (Figura 6 H-J).

As pontoações intervasculares de indivíduos de ambas populações são areoladas, alternas, coalescentes, circulares e guarnecidas. A microscopia eletrônica de varredura revelou que a guarnição da pontoação de ambas as populações é predominantemente pequena, ramificada e de formato irregular (Figura 7 A e B). Também foi possível observar a ocorrência de guarnições não só na abertura das pontoações, mas como também por toda a superfície das paredes internas dos elementos de vaso (Figura 7 C e D). Em alguns casos os sulcos que formam a coalescência das pontoações se apresentaram mais pronunciado em espécimes do Pantanal quando comparado com indivíduos do Cerrado (Figura 7 C e D). Enquanto não houve variação intra e interpopulacional aparente na quantidade e morfologia da guarnição da pontoação (Figura 7 A e B), foram observadas variações na quantidade e morfologia das guarnições do lúmen do elemento de vaso (Figura 8 A e B). Ocorrem basicamente dois tipos

morfológicos de guarnições do lúmen do vaso, são eles: guarnições grandes ramificadas, com morfologia coraloide e que se estende em direção ao lúmen do elemento de vaso (tipo 14) (Figura 8 A – detalhe); e guarnições médias ramificadas, com morfologia massiva irregular que se estendem em direção a abertura da coalescência da pontoação (tipo 6) (Figura 8 B – detalhe). Este segundo tipo pode variar em densidade, ocorrendo sempre na borda da coalescência das pontoações. Embora ambos os tipos possam ocorrer em uma mesma amostra, o primeiro tipo ocorreu apenas para população do Pantanal.

As fibras são libriformes septadas, e as pontoações são do tipo “*slit-like*”, que diferem das pontoações simples pelo seu tamanho diminuto e formato achatado no sentido das microfibrilas (Figura 9 A-C). Ocorrem inclusões minerais de cristais prismáticos com vários cristais por célula que podem ocupar quase que totalmente o lúmen celular (Figura 9 A-B). Fibras gelatinosas com diferentes níveis de lignificação, ocorrem nos espécimes de ambos ambientes sem padrão aparente de ocorrência. (Figura 9 D).

A abundância e distribuição do parênquima axial é muito variável (Figura 9 E-H). Em geral ocorrem os tipos confluentes, aliforme losangular e vasicêntrico, sendo que os três tipos podem ocorrer em um mesmo indivíduo. No entanto, quando este tecido é mais escasso observa-se tendência ao padrão aliforme losangular e vasicêntrico (Figura 9 E-F) e, quando mais abundante, o padrão confluyente e losangular (Figura 9 G). Em um indivíduo do Cerrado o parênquima axial se demonstrou muito abundante com fibras distribuídas em pequenos aglomerados que se estendem tangencialmente pelo órgão (Figura 9 H). De modo geral o parênquima axial aparenta ser mais abundante em indivíduos do Cerrado. Também foram observados septos para estas células. Também ocorrem neste tecido, cristais prismáticos em células subdividas do parênquima axial (Figura 9 I). Pontoações radiovasculares possuem bordas distintas com tamanho e formato similar as pontoações intervasculares (Figura 9 J).

Os raios são homogêneos com células procumbentes (Figura 9 J) e variam de 1-4 células de largura. A altura dos raios predominando 4-18 células de altura e, em menor frequência, raios mais curtos (1-3 células de altura). A altura máxima observada foi de 42 células.

O reagente de Lugol confirmou a presença de amido nas células parenquimáticas para indivíduos de ambos os ambientes (Figura 9 L). Cortes não corados de indivíduos de ambos os ambientes apresentam conteúdo marrom-alaranjado nas células do parênquima axial e radial. O teste com Vermelho de Rutênio revelou a natureza pectínica dessa substância (Figura 5 F-G).

Em um dos indivíduos proveniente do Pantanal, foi observada a presença de máculas cujas células apresentaram riqueza de amido (Figura 9 K).

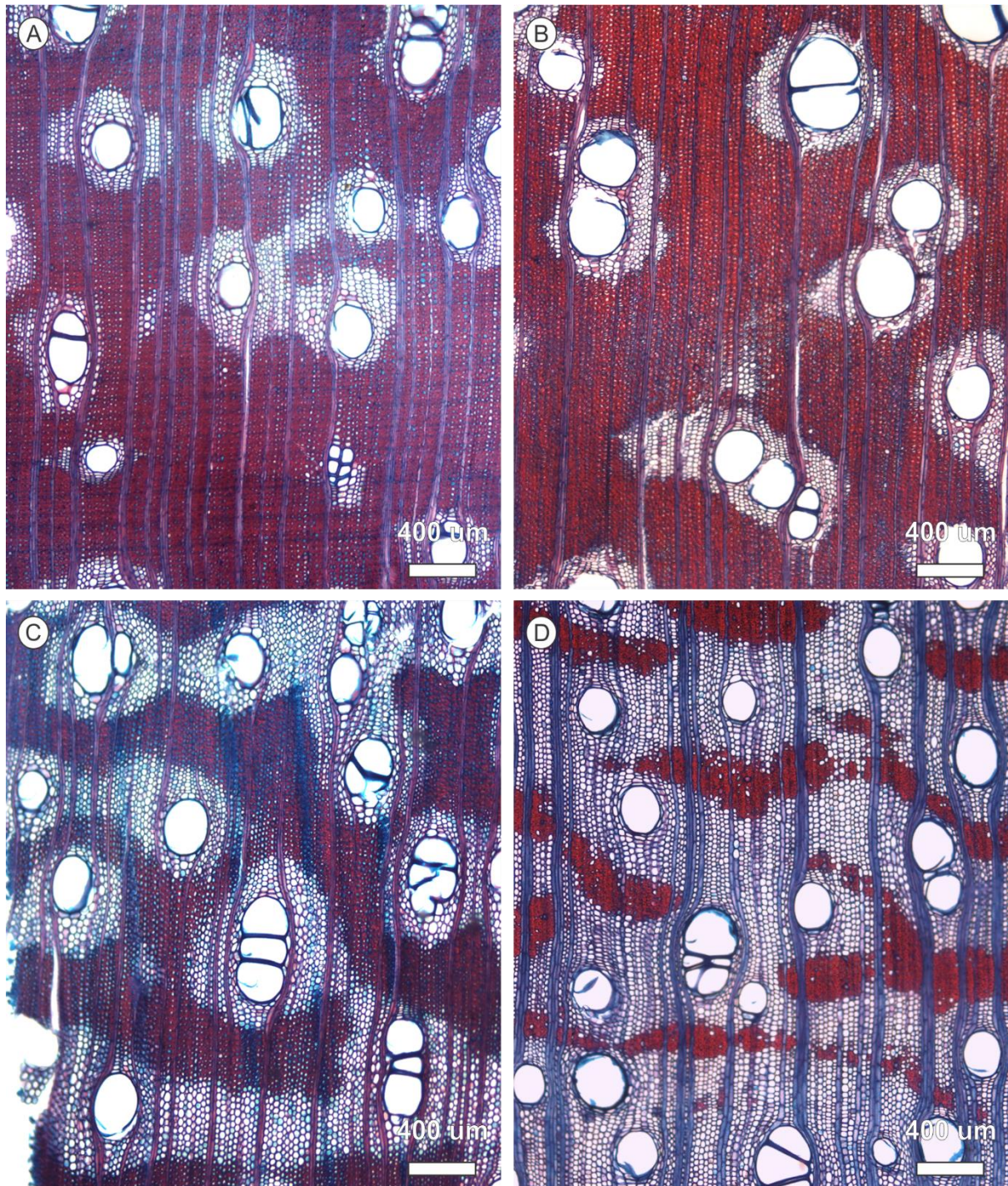


Figura 4. Plano transversal do caule de *I. vera*. **A e C** – Pantanal. **B e D** – Cerrado. Notar diferenças no diâmetro dos vasos e variações na abundância do parênquima axial.

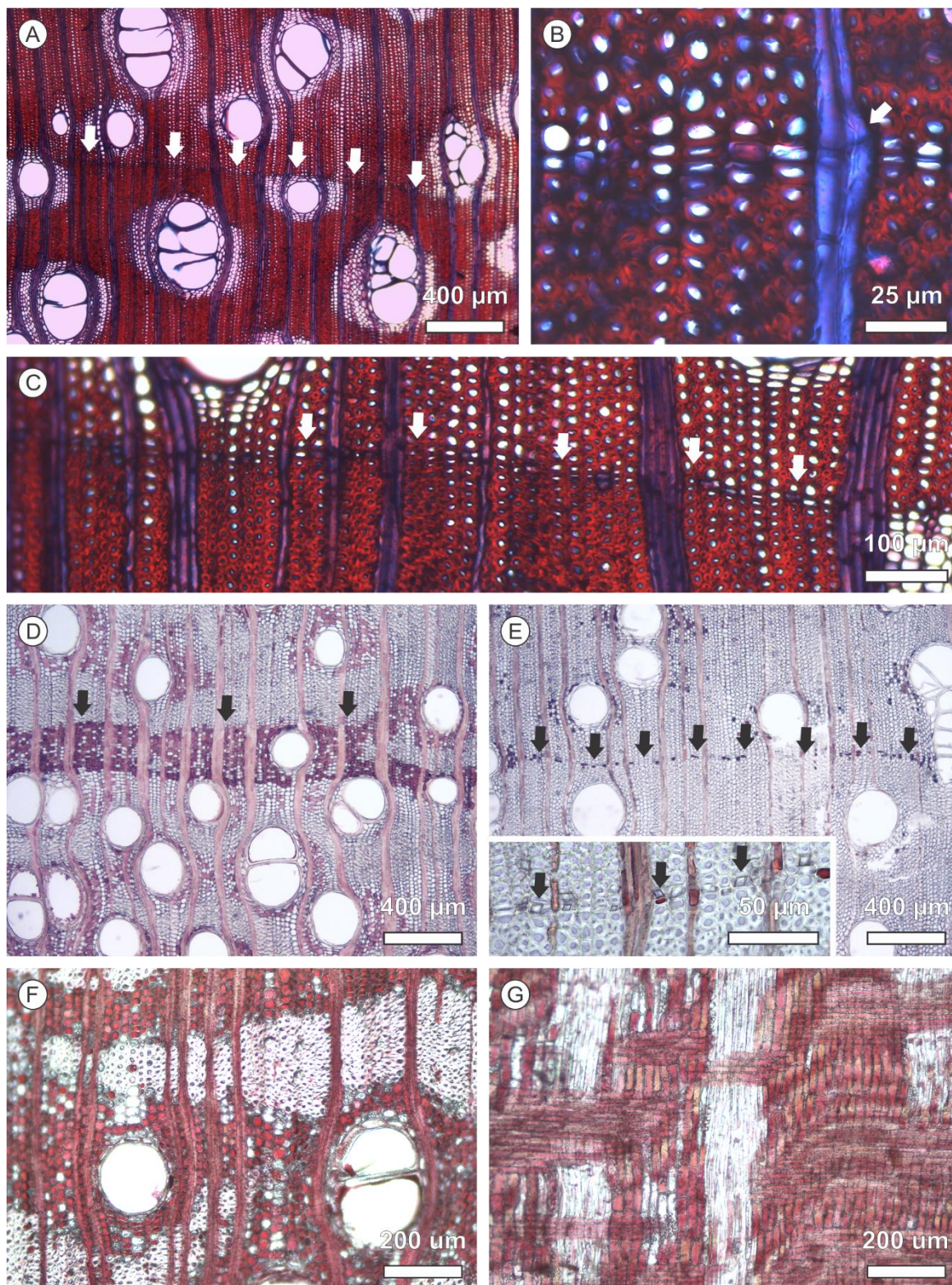


Figura 5. *Inga vera* do Cerrado. **A-F** – Plano transversal. **G** – Plano longitudinal radial. **A** – Camadas de crescimento (seta). **B** – Camadas de fibras achatadas e raio alargado (seta). **C** – Diferenças entre fibras do lenho inicial e lenho tardio. **D-E** – Cortes não corados em plano transversal. **D** – Setas apontam várias camadas de parênquima com depósito de substância marrom-alaranjado. **E** – Uma única camada de parênquima com depósitos; detalhe mostra ocorrência de cristais na camada de delimitação. **F-G** – Coloração com vermelho de rutênio.

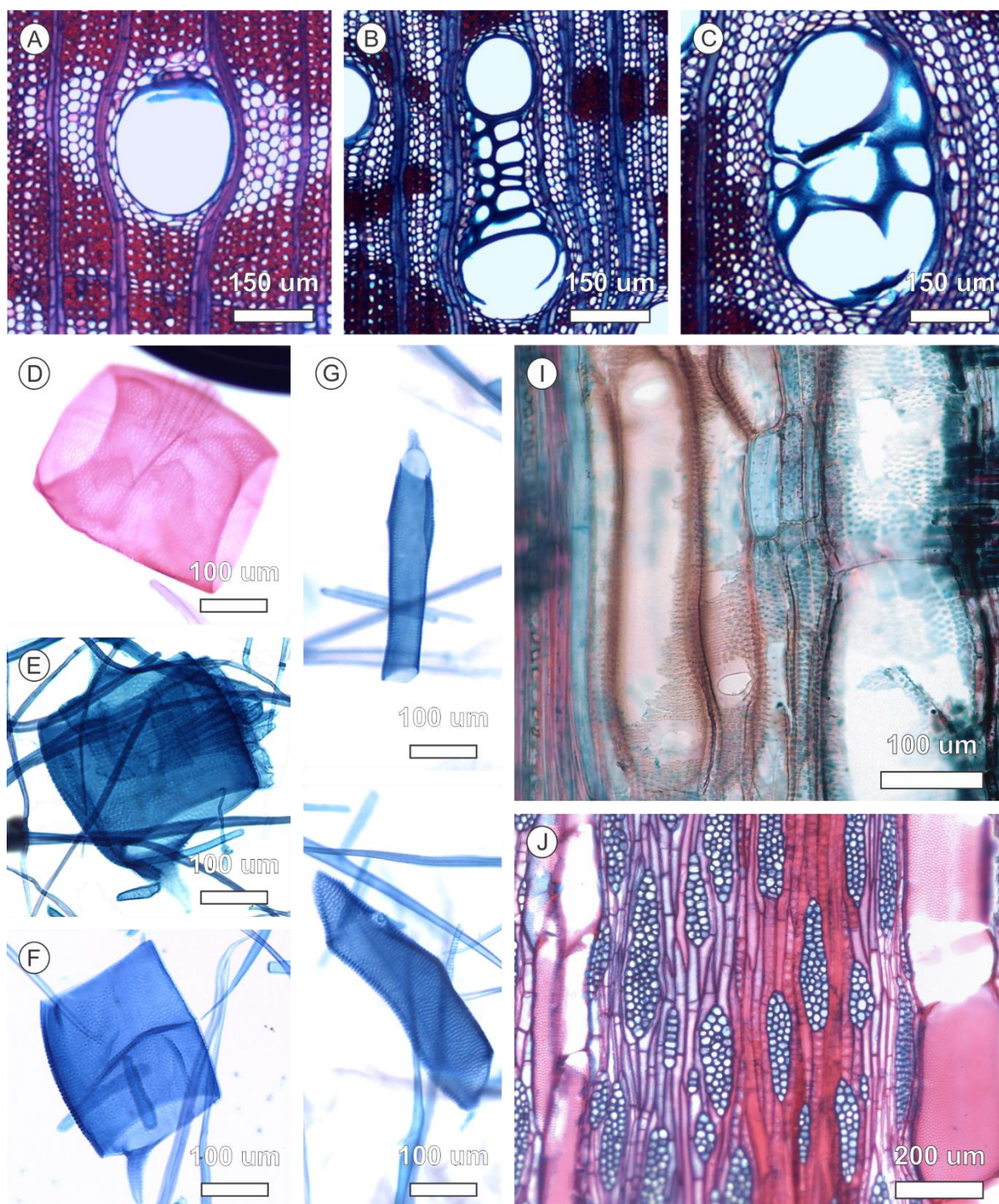


Figura 6. Característica dos elementos de vasos de *I. vera* de ambos os ambientes. **A-C** – Plano transversal; variação no agrupamento de vasos; solitário, radial e aglomerado, respectivamente. **D-F** – Macerado; variação na ocorrência de apêndice; sem apêndices, dois apêndices e um apêndice respectivamente. **G-H** – Macerado; elementos de vaso fibreformes. **I-J** – Elementos fibreformes e largos em plano longitudinal; Pantanal (I) e Cerrado (J).

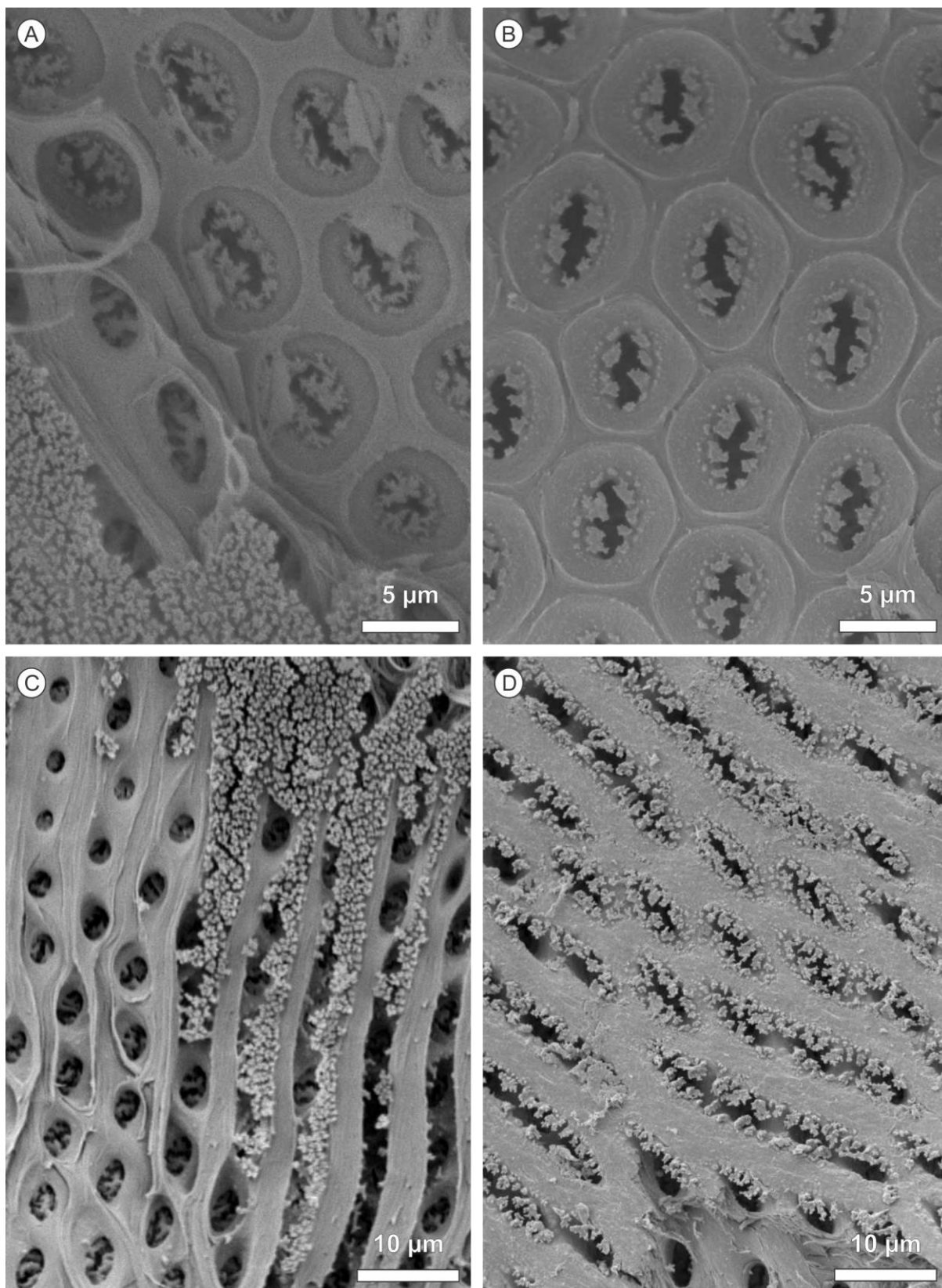


Figura 7. Microscopia eletrônica de varredura da parede externa e interna de elemento de vaso. **A-B** Parede externa do elemento vaso; comparação da morfologia das guarnições das pontoações entre Pantanal (A) e Cerrado (B). **C-D** – Parede interna do elemento de vaso; comparação da coalescência da pontoação entre Pantanal (C) e Cerrado (D).

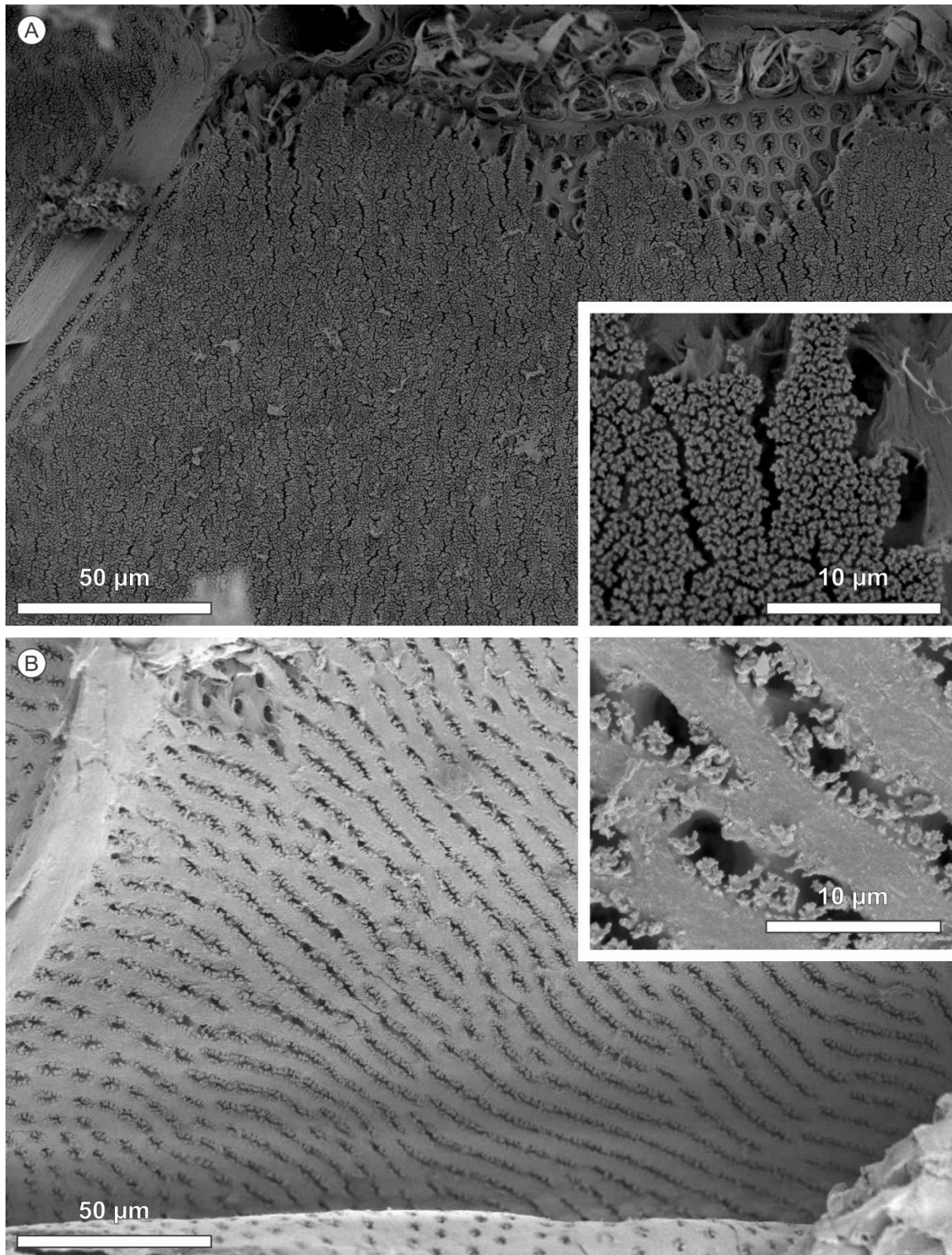


Figura 8. Microscopia eletrônica de varredura demonstrando os padrões das guarnições da parede interna de elemento de vaso. **A** – Pantanal. **B** – Cerrado. Notar no detalhe as diferenças na quantidade e morfologia dessas estruturas entre os ambientes. **Detalhe A** – Guarnições grandes ramificadas, com morfologia coraloide e que se estende em direção ao lúmen do elemento de vaso (tipo 14). **Detalhe B** – Guarnições médias ramificadas, com morfologia massiva irregular que se estendem em direção a abertura da coalescência da pontoação (tipo 6).

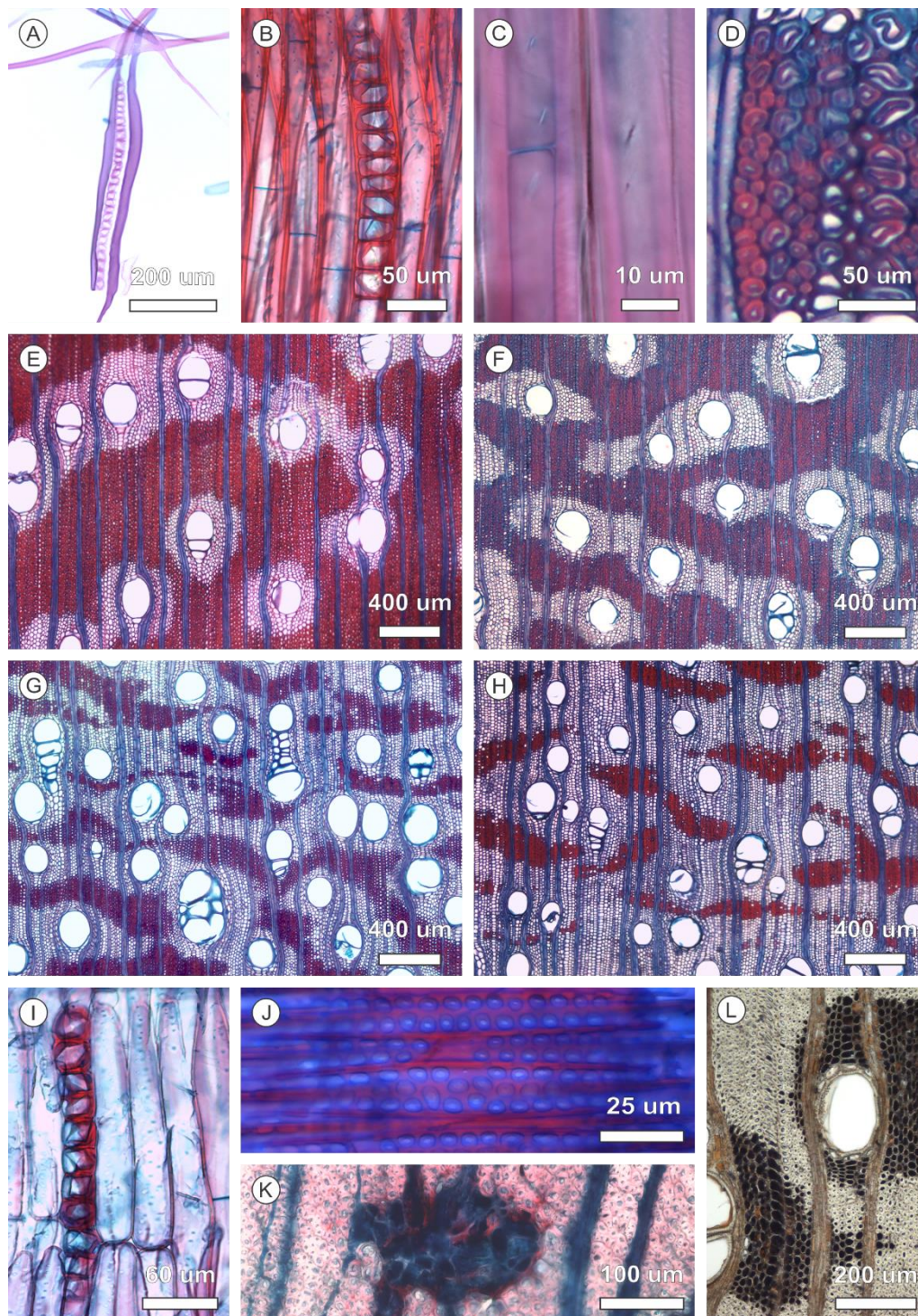


Figura 9. Fibras e parênquima de *I. vera* de ambos os ambientes. **A** – Fibras libriformes e cordão de cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima em macerado. **B** – Fibras septadas e cordão de cristais prismáticos no lúmen celular em plano longitudinal. **C** – Detalhe das pontoações “slit-like”. **D** – Fibras gelatinosas em plano transversal; notar o desprendimento da camada interna da parede (camada G). **E-F** – Plano transversal; variação na distribuição de parênquima. **E** – Parênquima axial confluyente e vasicêntrico. **F** – Confluyente e losangular. **G** – Confluyente. **H** – Abundante com aglomerados de fibras que se estendem tangencialmente. **I** – Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial. **J** – Pontoações radiovasculares. **K** – Mácula. **L** – Teste com reagente Lugol demonstrando ocorrência de amido no parênquima axial e nas fibras.

Anatomia quantitativa

O resultado dos parâmetros avaliados para as duas populações pode ser observado na [Tabela 3](#). O diâmetro dos vasos e das pontoações intervasculares dos espécimes do Pantanal foi menor que dos espécimes do Cerrado. O diâmetro do lúmen da fibra e espessura da parede das fibras diferiu entre as populações, sendo que indivíduos do Pantanal apresentaram menor lúmen e paredes mais espessas. Indivíduos do Cerrado apresentaram comprimento de fibra maior quando comparado com a população do Pantanal. A apresentação gráfica da comparação entre os parâmetros mensurados pode ser observada nas [Figuras 10 e 11](#).

O grande diâmetro e baixa frequência de vasos resultou em índices de vulnerabilidade e mesomorfia notavelmente altos; e a variação na dimensão dos elementos celulares ficou, em geral, abaixo de 20% demonstrando uma baixa variação intrapopulacional.

Tabela 3. Valores médios e respectivos desvios padrões dos parâmetros da anatomia da madeira de *I. vera* ssp. *affinis* obtidos para espécimes dos ambientes estudados – Pantanal e Cerrado. Teste t realizado com significância a 5%. Siglas: CV=Coeficiente de variação, VLD=Diâmetro do lúmen do vaso, VL=Comprimento de elemento de vaso, VF=Frequência de vasos, VG=Agrupamento de vasos, IPD=Diâmetro de pontoação intervalar, FD=Diâmetro de fibra, FLD=Diâmetro de lúmen de fibra, FWT=Espessura da parede da fibra, FL=Comprimento de fibra, RW=Largura dos raios, RH=Altura dos raios.

Parâmetros mensurados	Pantanal	CV (%)	Cerrado	CV (%)
VLD (μm)	154 \pm 27*	17.51	188 \pm 17*	9.61
VL (μm)	263 \pm 48	18.10	319 \pm 60	18.90
VF (células/ mm^2)	5.21 \pm 1.17	22.45	3.89 \pm 1.46	37.50
VG (células)	1.97 \pm 0.22	11.51	1.78 \pm 0.21	12.04
IPD (μm)	6.02 \pm 0.75*	12.47	6.90 \pm 0.48*	6.94
FD (μm)	16.20 \pm 0.80	4.92	16.79 \pm 1.65	9.83
FLD (μm)	9.13 \pm 1.36*	14.94	10.83 \pm 0.56*	5.20
FWT (μm)	3.54 \pm 0.62*	17.34	2.94 \pm 0.59*	19.94
FL (μm)	1146 \pm 112*	9.75	1318 \pm 152*	11.58
RW (células)	2.49 \pm 0.38	15.31	2.57 \pm 0.36	14.10
RH (células)	13.01 \pm 1.52	11.66	13.55 \pm 2.72	20.06
Índice de Vulnerabilidade	29.56		48.32	
Índice de Mesomorfia	7773		15416	

Asterisco para uma mesma variável indica diferença estatística significativa ($p \leq 0.05$) entre as médias.

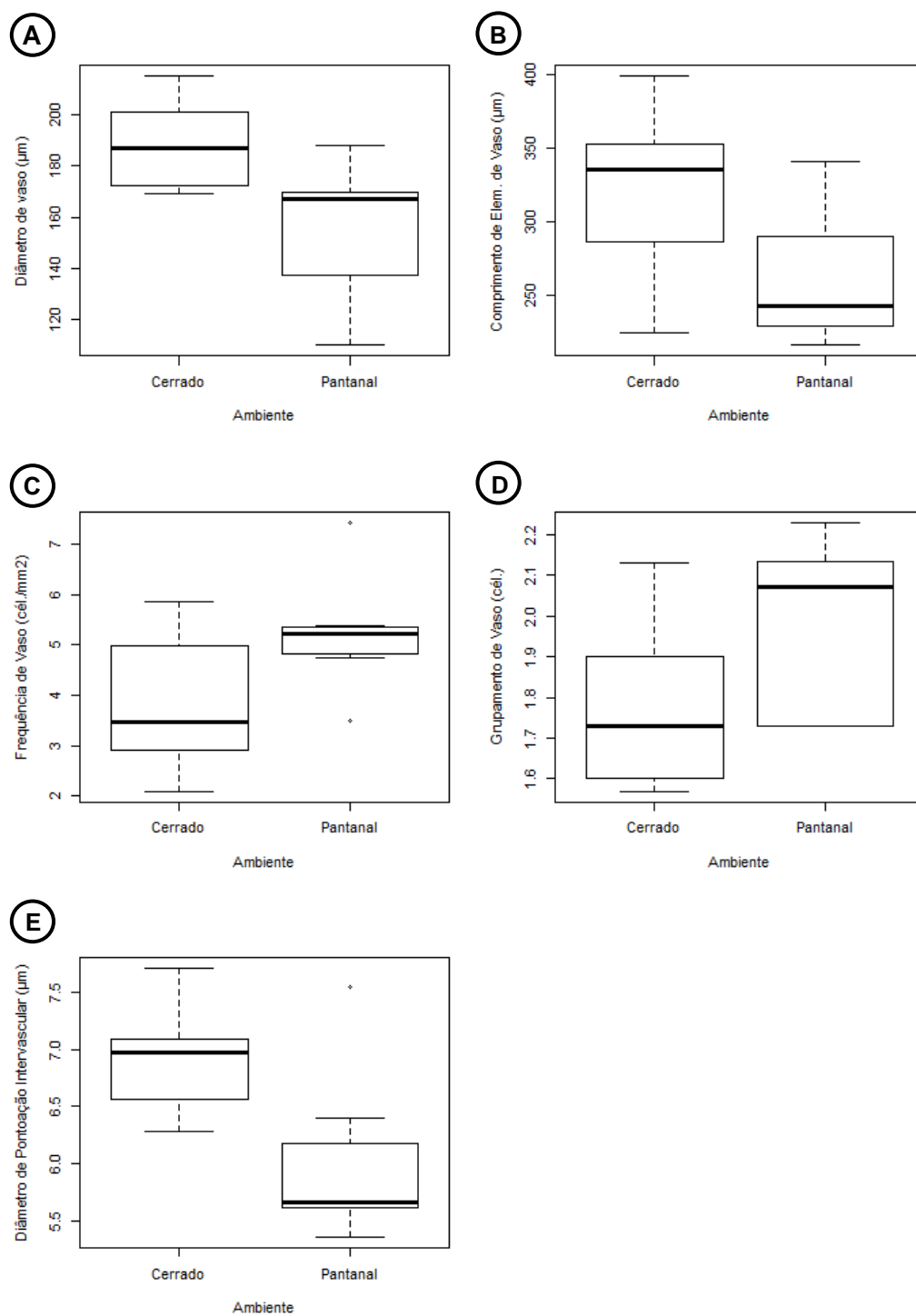


Figura 10. Comparação das variáveis mensuradas para os indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* provenientes de diferentes ambientes – Pantanal e Cerrado. **A** – Diâmetro de vaso (μm). **B** – Comprimento do elemento de vaso (μm). **C** – Frequência de vasos (células/mm²). **D** – Agrupamento de vasos (número de células). **E** – Diâmetro de pontuação intervascular (μm).

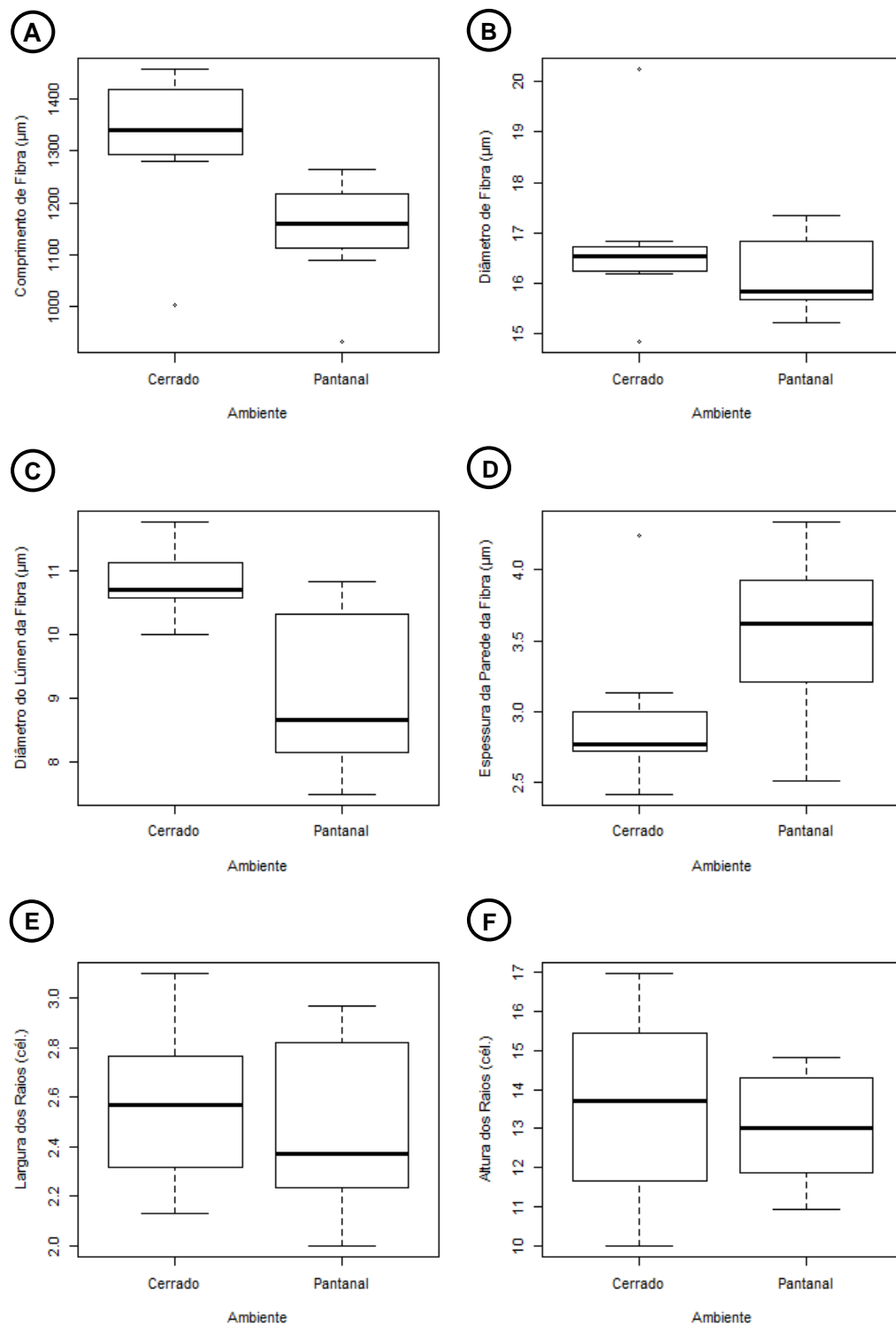


Figura 11. Comparação das variáveis mensuradas para os indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* provenientes de diferentes ambientes – Pantanal e Cerrado. **A** – Comprimento da fibra (μm). **B** – Diâmetro de fibra. **C** – Diâmetro do lúmen da fibra. **D** – Espessura da parede da fibra. **E** – Largura dos raios (número de células). **F** – Altura dos raios (número de células).

DISCUSSÃO

Foram observadas variações quali-quantitativas tanto intra-populacionais como interpopulacionais que demonstram a plasticidade da espécie no que diz respeito a anatomia do lenho. Dentre as variações intra-populacionais destaca-se a grande variação na proporção do parênquima axial indicando alta sensibilidade deste caractere ao ambiente. As principais diferenças entre populações estão relacionadas às dimensões dos elementos de vaso, a exemplo do diâmetro de elemento de vaso e diâmetro tangencial da pontuação intervacular; e quantidade e morfologia das guarnições da parede interna dos elementos de vaso. No entanto, outros caracteres anatômicos pouco plásticos também demonstram estratégias que auxiliam no entendimento da relação da espécie com o ambiente e, possivelmente, do seu padrão de distribuição.

A ocorrência de vasos largos e predominantemente solitários (55%) observados aqui, reflete a alta disponibilidade hídrica dos ambientes em que estes indivíduos ocorrem. Esta característica está relacionada a maior eficiência dos vasos mais largos em conduzir maior volume de água em uma mesma pressão quando comparado com vasos mais estreitos (Carlquist 1966, 1977, 2001, 2009; Baas *et al.* 1983). No entanto, a forte sazonalidade que as populações desta espécie estão expostas nos dois ambientes estudados, em conjunto com o alagamento sazonal no Pantanal, impõem variações na disponibilidade hídrica para estes espécimes causando, mesmo que por curtos períodos, déficit hídrico acentuado. Este déficit hídrico acentuado aumenta o risco de que poucos eventos de cavitação e embolia influenciem a sobrevivência da planta (Tyree and Zimmermann 2002; Sperry *et al.* 2008). Dessa forma, a ocorrência de vasos largos solitários aliada a baixa frequência dos vasos aqui observadas demonstra eficiência na condução mas também a alta vulnerabilidade dessa espécie durante esses períodos de baixa disponibilidade hídrica.

Os altos índices de vulnerabilidade registrados aqui para os indivíduos de ambos os ambientes reforçam a alta vulnerabilidade da espécie a eventos de cavitação e embolia. Os valores mais altos obtidos para os índices de vulnerabilidade por Sonsin *et al.* (2012), foram de 10.3 para *Dimorphandra mollis* Benth. (Fabaceae) e 13.8 para *Stryphnodendron polyphyllum* Mart. (Fabaceae), duas espécies comuns em matas de galerias. Neste contexto, e considerando o valor de 29.5 obtido para os indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* do Pantanal e 48.4 para os indivíduos do Cerrado aqui estudados, isso indica alta probabilidade de ocorrer cavitação e embolia nos vasos e comprometer todo o sistema hidráulico da planta, mesmo que a exposição ao período de déficit hídrico seja por um curto período de tempo.

Ocorrem também vasos múltiplos radiais que podem apresentar dimorfismo entre os elementos de vaso – elementos de vaso marcadamente estreitos e largos ocorrendo em um mesmo agrupamento. Isto pode ser entendido como uma estratégia contra essa situação de vulnerabilidade a embolia (Carlquist 2001, 2009, 2012). Vasos múltiplos têm maiores chances de continuarem ativos, pois a sequência de vasos contíguos significa mais alternativas para a condução da água em caso de embolia de algum desses vasos (Carlquist 1977, 2009, 2012). Vasos marcadamente estreitos – observados nos espécimes das duas populações – são considerados mais seguros na condução provavelmente devido à maior resistência às altas tensões negativas, o que os mantém ativos por mais tempo mesmo em baixa disponibilidade de água (Carlquist 1977; Hargrave *et al.* 1994; Tyree & Zimmermann 2002). Assim, a combinação de agrupamento dos vasos com a ocorrência de vasos estreitos, pode indicar um caráter adaptativo desta espécie e demonstra estratégia similar àquelas observadas para traqueídes vasicêntricas, que funcionam como um sistema auxiliar de condução até que fluxo seja reestabelecido nos vasos maiores (Carlquist 1985, 2001, 2012; Ryu *et al.* 2016). Além disso, a disposição radial dos agrupamentos de vasos, auxiliam em manter a criação de novos vasos

condutores na rede de vasos à medida que outros da series são desativados (Carlquist 2009). Essa estratégia permite que esses indivíduos tolerem flutuações na disponibilidade hídrica sem necessariamente comprometer o investimento em eficiência na condução.

Indivíduos do Pantanal apresentaram vasos mais estreitos quando comparados a indivíduos do Cerrado. Isto provavelmente é reflexo da menor disponibilidade hídrica anual acumulada que indivíduos do Pantanal estão condicionados em comparação com indivíduos do Cerrado (ca. 500 mm a menos para o Pantanal), e corroboram as estratégias de segurança/eficiência na condução já descritas, em que vasos de menor diâmetro confere menor vulnerabilidade à embolia e são mais seguros para condução quando em menor disponibilidade hídrica (Carlquist 1977, 2001; Hargrave *et al.* 1994; Tyree & Zimmermann 2002; Sonsin *et al.* 2012). Nota-se que a estratégia de agrupamento de vasos e dimorfismo de vasos pode ser eficiente apenas para períodos curtos de déficit hídrico e não sustenta o crescimento da planta quando disponibilidade hídrica anual é mais baixa. Isto poderia explicar a diferença encontrada para diâmetro de vaso entre os ambientes estudados. Ainda, o alagamento durante o período de pouca chuva que os espécimes do Pantanal estão condicionados pode impor uma forte condição de estresse hídrico devido a anóxia do sistema radical (Kozlowski 1997). Isto poderia acentuar ainda mais as diferenças na disponibilidade hídrica dos ambientes estudados.

Os indivíduos do Pantanal apresentaram também menor diâmetro da pontuação quando comparado com os indivíduos do Cerrado. Essas estruturas são as principais responsáveis pelo fluxo lateral da água entre vasos adjacentes (Carlquist 2001; Tyree & Zimmermann 2002). No entanto, ao mesmo tempo que permitem a permeabilidade da água, essas estruturas também devem evitar a passagem de ar de um vaso que esteja embolizado para outro (Sperry & Hacke 2004). A vulnerabilidade dessa estrutura à passagem de ar depende principalmente de características da membrana da pontuação como espessura e porosidade (Sperry & Hacke

2004). Maior diâmetro da membrana significa maior área que, por sua vez, traduz em menor resistência a rupturas e maior probabilidade de ocorrer um grande poro na membrana que permita a propagação do embolismo (Wheeler *et al.* 2005; Hacke *et al.* 2006). Isso indica que os indivíduos provenientes do Pantanal têm maior segurança contra propagação de embolismo, e, portanto, estão submetidos a maiores pressões negativas quando comparado com indivíduos do Cerrado.

Padrão escultural da parede dos vasos formando sulcos que interconectam as pontoações (coalescência das pontoações) foram observados em ambas as populações sendo mais pronunciados para indivíduos dos Pantanal. Essa característica é frequentemente discutida em termos de morfologia das paredes internas dos vasos e engloba uma grande variação desses padrões (Carlquist 2001, 2012). De modo geral, a ocorrência de padrões esculturais na parede dos vasos estão associados à latitudes mais alta em ambientes mais frios mas, principalmente, em ambientes mais xéricos (Carlquist 1966, 1992; Van Der Graaff & Baas 1974; Meylan & Butterfield 1978; Carlquist & Hoekman 1985; Alves & Angyalossy-Alfonso 2000; Lens *et al.* 2007). Discussões sobre possíveis funções dessas estruturas ainda possuem controvérsias (Jeje and Zimmermann 1979; Carlquist 1982). No entanto, experimentos realizados nesta última década, dão suporte para a ideia de que esses padrões auxiliam também na reversão mais eficiente do embolismo por proporcionar maior “molhabilidade” das paredes dos vasos (Kohonen 2006; Kohonen & Helland 2009). Este parece ser o caso para os indivíduos de *I. vera ssp. affinis* aqui estudados, visto que os espécimes estão condicionados a menor precipitação durante o período de seca. Assim, considerando que essa característica é bastante incomum nos vasos de espécie tropicais (Van Der Graaff & Baas 1974; Alves & Angyalossy-Alfonso 2000), esta deve ter grande valor seletivo para os indivíduos de *I. vera ssp. affinis*. No entanto, vale ressaltar que as discussões sobre assunto consideram diversos padrões de

escultura das paredes e alguns casos o padrão que forma sulcos, como encontrado aqui, não é considerado como um caractere adaptativo (Rosell *et al.* 2007).

Ocorrem guarnições na parede interna e na abertura da pontoação de indivíduos de ambos os ambientes. Para o Pantanal estas guarnições da parede interna são mais pronunciadas quando comparadas com as mesmas estruturas em indivíduos do Cerrado. A ocorrência dessas estruturas na parede internas dos vasos, também conhecida como camada verrugosa (ou *warty-layer*), é algo comum nas traqueídes de gimnospermas e acredita-se que esteja relacionada com a evolução do xilema secundário (Parham & Baird 1974). No entanto, sua ocorrência em diversas angiospermas mais derivas, a exemplo dos indivíduos de *I. vera* ssp. *affinis* aqui estudados e espécies de outras famílias (Ohtani *et al.* 1983), ainda dificulta a elucidação da sua função e possíveis padrões evolutivos desse caractere. Os diferentes tipos morfológicos dessa estrutura parecem estar relacionados a deposição de alguma substância na camada já lignificada; esta deposição ocorre devido a atividade do citoplasma durante estágios finais de desenvolvimento da célula (Cronshaw 1965). Scurfield e Silva (1970) hipotetizaram que a morfologia das guarnições seria produto das invaginações na membrana plasmática. O prolongamento na atividade do citoplasma poderia gerar guarnições maiores enquanto que, quando essas invaginações são progressivamente realocadas, forma-se um padrão ramificado.

A guarnição da pontoação é uma característica derivada dentro das angiospermas, comum dentro da família Fabaceae (Carlquist 2001; Jansen *et al.* 2001). Sua função ainda não foi completamente elucidada e duas hipóteses quanto ao significado ecológico estão em discussão (Carlquist 2012). Uma delas seria que essas protuberâncias serviriam para minimizar a vulnerabilidade à embolia ocasionada pela passagem de ar pela membrana da pontoação (Zweypfennig 1978), e a outra levantada por Carlquist (Carlquist 1982, 2012) é de que essas protuberâncias poderiam aumentar a resistência hidráulica por gerarem melhor aderência das

moléculas de água às paredes do vaso. A teoria de Zweypfennig explicaria também a chamada “fadiga por cavitação” em que certas espécies reduzem a capacidade de evitar embolia após vários ciclos de cavitação e reestabelecimento do fluxo (Hacke *et al.* 2001). Outros estudos ecológicos e experimentais também corroboram a hipótese de Zweypfennig para essas estruturas (Choat *et al.* 2004; Jansen *et al.* 2004). Embora a hipótese que favorece a função de resistência hidráulica também possua alguma evidência experimental (Kohonen 2006; Kohonen & Helland 2009) ainda são necessárias mais evidências experimentais que enfoquem os diferentes tipos de guarnições, incluindo as guarnições do lúmen dos elementos de vaso.

Embora as guarnições da pontoação e dos elementos de vaso tenham mesma origem, é provável que estas estruturas tenham funções distintas. Para as guarnições que ocorrem no lúmen celular dos elementos de vaso é possível que estruturas aumentem a “molhabilidade” da parede e facilite a reversão do embolismo. Outra hipótese é que ocorra o aumento na resistência hidráulica e que isso seja vantajoso em períodos de déficit hídrico em altas taxas de transpiração (Kohonen 2006; Kohonen and Helland 2009). Em qualquer um dos cenários, e considerando os resultados do presente trabalho, as evidências apontam que função dessas estruturas está fortemente relacionada a condições de déficit hídrico. Ainda, considerando que essas condições ambientais são mais pronunciadas no Pantanal é provável que neste ambiente ocorram pressões negativas mais fortes, o que poderia explicar os diferentes padrões de guarnições da parede interna de elementos de vaso de indivíduos desta população. Isso indica uma possível correlação entre o grau de desenvolvimento deste caractere e a força da pressão negativa exercida nos vasos por exemplo.

Camadas de crescimento foram observadas em diversos indivíduos de ambas as populações deste estudo. A ausência de delimitação em alguns indivíduos aqui estudados pode indicar uma limitação nos procedimentos de coleta envolvidos no presente trabalho. O

método utilizado atinge uma extensão limitada do diâmetro do tronco e, neste caso, a profundidade do material extraído é menor que o tamanho dos incrementos anuais avaliados.

A ocorrência de anéis de crescimento é comum para espécies tropicais e subtropicais e está relacionada com ambientes que possuem variações sazonais na temperatura e na precipitação (Roig et al. 2005; Marcati et al. 2006). Estes são apenas alguns exemplos dentre inúmeros trabalhos desenvolvidos nas últimas décadas (para mais exemplos veja Worbes 2002). A formação de anéis de crescimento ocorre devido à variação na atividade cambial, e esta pode ser influenciada por fatores endógenos, como deciduidade e produção de hormônios de crescimento (Carlquist 2001; Wimmer 2002; Fichtler & Worbes 2012; Aloni 2015). Plantas decíduas tendem a apresentar anéis de crescimento devido ao cessamento da atividade cambial no período de queda das folhas, enquanto plantas que não perdem as folhas tendem ao contrário (Worbes 1999). *I. vera* ssp. *affinis* é uma espécie tropical, semidecídua (Lorenzi 2002) e, em ambos os ambientes estudados, está sobre influência de variações sazonais na precipitação e temperatura. Dessa forma, a ocorrência de anéis em *I. vera* ssp. *affinis* provavelmente se deve ao conjunto desses fatores ambientais que variam sazonalmente. No Pantanal o alagamento ainda impõe uma forte condição de estresse hídrico (Kozlowski 1997), o que reforça ainda mais o efeito da sazonalidade e portanto estimula a ocorrência desses anéis.

Fibras gelatinosas ocorrem em alguns indivíduos de ambos os ambientes e foram identificadas no presente trabalho principalmente pelo desprendimento da camada mais interna da fibras; artefato de técnica comum a esta estrutura (Clair et al. 2005). Esse tipo de fibra está associado ao chamado lenho de reação que consiste no principal mecanismo responsável pela correção postural em espécies arbóreas (Okuyama et al. 1994). Estas fibras ocorrem comumente nas angiospermas na porção superior de um tronco inclinado e podem gerar força suficiente para soerguer o tronco principal de uma árvore adulta (Alméras & Clair 2016). No

entanto, essas fibras podem ser encontrada por toda extensão do caule em indivíduos eretos auxiliando na manutenção da postura global da planta (Isebrands & Benseid 1972; Du & Yamamoto 2007; Cosmo *et al.* 2010). Altas tensões no lenho geradas por toda a periferia do caule, podem conferir grande resistência a queda seja pelo vento ou pelo próprio peso da planta (Bobich *et al.* 2015). Está é a provável função destas células nos indivíduos aqui estudados visto que, no caso de troncos inclinados as amostras foram coletadas da parte lateral à inclinação do caule. Esta pode ser uma importante estratégia, em especial, para os indivíduos do Cerrado aqui estudados em que o caule tem pequeno circunferência e pode ultrapassar 12 metros de altura. Já para indivíduos do Pantanal a vantagem poderia estar relacionada a fixação desses indivíduos ao barraco que pode ficar sobre pressão da água do rio em épocas de cheia, visto que estes indivíduos desenvolvem caules mais largos, muito ramificados e com altura da copa mais baixa.

O parênquima axial dos indivíduos aqui estudados é caracterizado pela sua disposição paratraqueal variando de vasicêntrico a losangular a confluyente. O parênquima constitui o tecido vivo do lenho realizando diversas funções dentre as quais a função de armazenamento de carboidratos é mais comumente ressaltada na literatura (Wheeler *et al.* 2007; Plavcová & Jansen 2015). No entanto, diversas revisões recentes sobre o assunto tem ressaltado a importância dessas células para a condução de água no xilema secundário (Spicer 2014; Carlquist 2015; Morris *et al.* 2016a). Esta ideia ganhou atenção recentemente mas já foi elaborada a algum tempo nos trabalhos de Braun (1984) para explicar um possível mecanismo de reparo de vasos embolizados em que a mobilização de solutos das células parenquimáticas adjacente para o vaso embolizado poderia gerar gotículas nas paredes dos vasos que gradativamente aumentariam de tamanho até ocupar todo o lúmen e dissolver os gases, restaurando o fluxo hídrico. Esta ideia gerou trabalhos experimentais *in vivo* que demonstraram

em grande detalhe o preenchimento de vasos embolizados como foi previsto por Holbrook e Zwieniecki (Brodersen *et al.* 2010; Ryu *et al.* 2016). Assim, embora o mecanismo completo de ação ainda não tenha sido elucidado e mais estudos com outras espécies ainda sejam necessários, é seguro afirmar que o padrão de distribuição do parênquima ao redor dos vasos tem importante influencia na regulação do fluxo hídrico. Essa função do parênquima de reestabelecimento do fluxo poderia explicar como os indivíduos aqui estudados lidam com os altos índices de vulnerabilidade do lenho sem comprometer permanentemente sua condução durante períodos de déficit hídrico.

A variação do parênquima axial apresentou desde o padrão vasicêntrico (mais escasso) até um padrão confluyente, tomando maior proporção que as fibras (abundante). Porém, apesar da função de manutenção do fluxo hídrico do parênquima paratraqueal mencionada por Braun (1984), isso não explicaria essa variação. A proporção de tecido parenquimático no xilema secundário pode variar de acordo com diversos fatores como hábito de crescimento, temperatura, posição filogenética entre outros (Morris *et al.* 2016b) e, juntamente com as fibras septadas, tem grande correlação com a quantidade de carboidratos não estruturais armazenados pela espécie (Plavcová *et al.* 2016). Esta função de armazenamento é bem estabelecida e tem grande importância para manutenção geral da planta, armazenando o excesso de carboidratos produzidos pelas folhas e servindo como fonte de energia em períodos desfavoráveis de baixa produção e alto consumo (Kozlowski 1992; Plavcová & Jansen 2015). Dessa forma, considerando que a grande variação deste tecido dentro de uma mesma população observada no presente trabalho não segue as tendências observadas por (Morris *et al.* 2016b), pode denotar a capacidade plástica deste tecido e sua alta sensibilidade ao ambiente.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os padrões anatômicos como vasos largos, solitários (55%) e pouco frequentes observados para ambas as populações aqui estudadas evidenciam alto investimento em eficiência na condução ao custo da vulnerabilidade. Assim, espera-se que esta estratégia esteja de acordo com ambientes que raramente estão condicionados a déficit hídrico. No entanto, os diagramas climáticos evidenciam forte sazonalidade e períodos de baixa precipitação pronunciados. Esse padrão sazonal é ainda mais forte quando consideramos o alagamento sazonal a que os indivíduos do Pantanal estão condicionados durante o período de baixa precipitação. Para planta, isto pode significar falha hidráulica do sistema vascular durante os períodos de seca (e alagamento no caso do Pantanal) mesmo que este seja por curto período de tempo, comprometendo sua sobrevivência. No entanto, investimentos em agrupamento e dimorfismo de vasos, padrões esculturais da parede dos vasos (sulcos) e, guarnições da pontuação e da parede interna dos elementos de vaso, podem garantir certa tolerância a essas plantas durante o período de baixa disponibilidade hídrica. Ainda, o parênquima paratraqueal indica que a regulação do fluxo hídrico e possíveis reversões de eventos de cavitação e embolia, adicionem a essa estratégia. Assim, o investimento em eficiência na condução, e em estratégias que auxiliam a reversão da embolia, poderia explicar como esta espécie lida com a forte sazonalidade e alta vulnerabilidade hídrica. Os padrões anatômicos também podem explicar o seu rápido crescimento em função da eficiência na condução e, dessa forma, sua dominância em matas ciliares do Pantanal. Ainda, as diferenças estatísticas encontradas entre as diferentes populações, e dentro de uma mesma população, podem indicar a capacidade plástica destes caracteres, mas, principalmente, que existe um limite no qual as estratégias de tolerância citadas são eficientes.

REFERÊNCIAS

- Abdon M de M, Silva J dos SV da, Pott VJ, et al (1998) Utilização de dados analógicos do Landsat-TM na Discriminação da vegetação de parte da sub-região da Nhecolândia no Pantanal. *Pesqui Agropecuária Bras* 33:1799–1813.
- Alméras T, Clair B (2016) Critical review on the mechanisms of maturation stress generation in trees. *J R Soc Interface* 13:1–14. doi: 10.1098/rsif.2016.0550
- Aloni R (2015) Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution. *Trees - Struct Funct.* doi: 10.1007/s00468-014-1070-6
- Alves ES, Angyalossy-Alfonso V (2000) Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA J* 21:3–30.
- Amano E (2007) Pau-brasil, madeira e casca: formação, desenvolvimento e estrutura. Universidade de São Paulo
- Amorin PK, Batalha MA (2006) Soil characteristics of a hyperseasonal cerrado compared to a seasonal cerrado and a floodplain grassland: implications for plant community structure. *Brazilian J Biol* 66:661–670.
- Arruda W de S, Oldeland J, Paranhos Filho AC, et al (2016) Inundation and Fire Shape the Structure of Riparian Forests in the Pantanal, Brazil. *PLoS One* 11:e0156825. doi: 10.1371/journal.pone.0156825
- Baas P, Werker E, Fahn A (1983) Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull* 4:141–159. doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Bobich EG, Montes MM, Ewers FW (2015) Gelatinous Fibres Are Not Produced in Response To Induced Stresses in Ephedra. *IAWA J* 36:121–137. doi: 10.1163/22941932-00000090
- Bosio F, Soffiatti P, Boeger MRT (2010) Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. *IAWA J* 31:179–190. doi: 10.1163/22941932-90000015
- Braun H. (1984) The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees.

- Brodersen CR, McElrone a. J, Choat B, et al (2010) The Dynamics of Embolism Repair in Xylem: In Vivo Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiol* 154:1088–1095. doi: 10.1104/pp.110.162396
- Brown HR (2013) The Theory of the Rise of Sap in Trees: Some Historical and Conceptual Remarks. *Phys Perspect* 15:320–358. doi: 10.1007/s00016-013-0117-1
- Campbell NA, Reece JB, Urry LA, et al (2008) *Biology*, 8th editio. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco
- Carlquist S (1966) Wood anatomy of Compositae: A summary, with comments on factor controlling wood evolution. *Aliso* 6:25–44.
- Carlquist S (1977) Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am J Bot* 64:887–896.
- Carlquist S (1975) *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press, Ltd., London, England
- Carlquist S (2001) *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, Second Edi. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York
- Carlquist S (2009) Non-random vessel distribution in woods: patterns, modes, diversity, correlations. *Aliso* 27:39–58.
- Carlquist S (2012) How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90:901–940. doi: 10.1139/b2012-048
- Carlquist S (1985) Vasicentric tracheids as drought survival mechanism in the woody flora of southern california and similar regions; Review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11:37–68.
- Carlquist S (1992) Wood, bark, and pith anatomy of Old World species of *Ephedra* and summary for the genus. *Aliso* 13:255–296.
- Carlquist S (1982) Wood anatomy of Onagraceae: further species; root anatomy; significance of vestured pits and allied structures in dicotyledons. *Ann Missouri Bot Gard* 69:755–769. doi: 10.2307/2398995
- Carlquist S (2015) Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial

- parenchyma as keys to function. *Bot J Linn Soc* 177:291–321. doi: 10.1111/boj.12247
- Carlquist S, Hoekman DA (1985) Ecological wood anatomy of the woody southern california flora. *IAWA Bull* 6:319–347.
- Choat B, Jansen S, Zwieniecki MA, et al (2004) Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching: The role of vested pits. *J Exp Bot* 55:1569–1575. doi: 10.1093/jxb/erh173
- Clair B, Thibaut B, Sugiyama J (2005) On the detachment of the gelatinous layer in tension wood fiber. *J Wood Sci* 51:218–221. doi: 10.1007/s10086-004-0648-9
- Cochard H, Badel E, Herbette S, et al (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *J Exp Bot* 64:4779–4791. doi: 10.1093/jxb/ert193
- Cosmo NL (2012) Ecologia do lenho de 19 espécies nativas do estado do Paraná. Universidade Federal do Paraná
- Cosmo NL, Kuniyoshi YS, Botosso CP (2010) Anatomia da madeira de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae): aspectos funcionais e ecológicos. *Acta Bot Brasilica* 24:747–755.
- Cronshaw J (1965) The formation of the wart structure in tracheids of *Pinus radiata*. *Protoplasma* 60:233–242. doi: 10.1007/BF01253002
- Cruziat P, Cochard H, Ameglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann For Sci* 59:723–752. doi: DOI 10.1051/forest:2002060
- Cruz-Neto O, Machado IC, Duarte JA, Lopes AV (2011) Synchronous phenology of hawkmoths (Sphingidae) and Inga species (Fabaceae-Mimosoideae): Implications for the restoration of the Atlantic forest of northeastern Brazil. *Biodivers Conserv* 20:751–765. doi: 10.1007/s10531-010-9975-x
- Damasceno-Junior GA, Semir J, Santos FAM Dos, Leitao-Filho H de F (2005) Structure, distribution of species and inundation in a riparian forest of Rio Paraguai, Pantanal, Brazil. *Flora* 200:119–135. doi: 10.1016/j.flora.2004.09.002
- Damasceno-Junior GA, Semir J, Santos FAM dos, Leitão-Filho H de F (2004) Tree mortality in a riparian forest at Rio Paraguai, Pantanal, Brazil, after an extreme flooding. *Acta Bot Brasilica* 18:839–846.

- De Micco V, Aronne G, Baas P (2008) Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees* 22:643–655. doi: 10.1007/s00468-008-0222-y
- Du S, Yamamoto F (2007) An overview of the biology of reaction wood formation. *J Integr Plant Biol* 49:131–143. doi: 10.1111/j.1744-7909.2007.00427.x
- Eiten G (1972) The Cerrado Vegetation of Brazil. *Bot Rev* 38:201–338.
- Evert RF (2006) *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body- Their Structure, Function, and Development*, Third Edit. John Wiley & Sons, Inc, New Jersey
- Exley RR, Butterfield BG, Meylan BA (1974) Preparation of wood specimens for the scanning electron microscope. *J Microsc* 101:21–30. doi: 10.1111/j.1365-2818.1974.tb03865.x
- Fahn A, Cutler DF (1992) *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger, Berlin
- Fichtler E, Worbes M (2012) Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA J*. doi: 10.1163/22941932-90000084
- Furley PA, Ratter JA (1988) Soil resources and plant communities the central Brazilian cerrado and their development. *J Biogeogr* 15:97–108.
- Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct Ecol* 21:394–407. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x
- Gonçalves HC, Mercante M a, Santos ET, et al (2011) Hydrological cycle. *Brazilian J Biol* 71:241–253.
- Goodland R, Pollard R (1973) The Brazilian Cerrado Vegetation: A Fertility Gradient. *J Ecol* 61:219–224. doi: 10.2307/2258929
- Gratani L (2014) Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv Bot* 2014:17.
- Hacke UG, Sperry JS (2015) *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer

International Publishing, Cham

- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol* 26:689–701. doi: 10.1093/treephys/26.6.689
- Hacke UG, Stiller V, Sperry JS, et al (2001) Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiol* 125:779–786. doi: 10.1104/pp.125.2.779
- Hargrave KR, Kolb KJ, Ewers FW, Davis SD (1994) Conduit Diameter and Drought-Induced Embolism in *Salvia-Mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytol* 126:695–705. doi: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb02964.x
- IAWA Committee (1989) IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull* 10:219–332.
- IBGE (2012) Manual Técnico da Vegetação Brasileira. IBGE, Rio de Janeiro
- Isebrands JG, Benseid DW (1972) Incidence and structure of gelatinous fibers. *J Soc Wood Sci Technol* 4:11.
- Jansen S, Baas P, Gasson P, et al (2004) Variation in xylem structure from tropics to tundra: evidence from vestured pits. *Proc Natl Acad Sci U S A* 101:8833–8837. doi: 10.1073/pnas.0402621101
- Jansen S, Baas P, Smets E (2001) Vestured pits: Their occurrence and systematic importance in eudicots. *Taxon* 50:135–167. doi: 10.2307/1224516
- Jeje AA, Zimmermann MH (1979) Resistance To Water-Flow in Xylem Vessels. *J Exp Bot* 30:817–827.
- Johansen DA (1940) *Plant Microtechnique*, First Edit. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York
- Junk WJ (1989) Flood tolerance and tree distribution in central amazonian floodplains. In: Holm-Nielsen LB, Nelson I, Balslev H (eds) *Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press, London, pp 47–65
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 106:110–127.

- Kichenin E, Wardle DA, Peltzer DA, et al (2013) Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Funct Ecol* 27:1254–1261. doi: 10.1111/1365-2435.12116
- Kohonen MM (2006) Engineered wettability in tree capillaries. *Langmuir* 22:3148–3153. doi: 10.1021/la052861x
- Kohonen MM, Helland Å (2009) On the Function of Wall Sculpturing in Xylem Conduits. *J Bionic Eng* 6:324–329. doi: 10.1016/S1672-6529(08)60131-6
- Köppen W (1931) *Grundriss der Klimakunde*. Fondo de Cultura Económica, Gruyter, Berlin
- Kozlowski TT (1997) Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiol Monogr* 29p. doi: 10.1093/treephys/17.7.490
- Kozlowski TT (1992) Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot Rev* 58:107–222. doi: 10.1007/BF02858600
- Kraus JE, Arduin M (1997) *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica, Edur, Rio de Janeiro
- Larcher W (2004) *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: RiMa
- Lens F, Schönenberger J, Baas P, et al (2007) The role of wood anatomy in phylogeny reconstruction of Ericales. *Cladistics* 23:229–294. doi: 10.1111/j.1096-0031.2006.00142.x
- Lenza E, Santos JO, Maracahipes-Santos L (2015) Species composition, diversity, and vegetation structure in a gallery forest-cerrado sensu stricto transition zone in eastern Mato Grosso, Brazil. *Acta Bot Brasilica* 29:327–338. doi: 10.1590/0102-33062014abb3697
- Lobato FF, Damascena LS, Nascimento FH, Queiroz LP De (2013) Distribuição do gênero *Inga* Mill no Brasil. In: 64º Congresso Nacional de Botânica. Belo Horizonte,
- Longui EL, Bufalo A, Aguiar OT de, et al (2009) Anatomia comparada do lenho de *Piptadenia gonoacantha* (Mart.). *Hoehnea* 36:715–724.
- Lorenzi H (2002) *Arvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*, Vol.01, 4. ed. Nova Odessa, SP

- Marcatti CR, Oliveira JS, Machado SR (2006) Growth rings in Cerrado woody species: occurrence and anatomical markers.
- Meylan B a, Butterfield BG (1978) Occurence of helical thickenings in the vessel of New Zealand woods. *New Phytol* 81:139–146.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, et al (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol Evol* 20:685–92. doi: 10.1016/j.tree.2005.08.002
- Morris H, Jansen S, Arber A, Morris H (2016a) Secondary xylem parenchyma - from classical terminology to functional traits. *IAWA J* 37:1–15. doi: 10.1163/22941932-20160117
- Morris H, Plavcová L, Cvecko P, et al (2016b) A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytol* 209:1553–1565. doi: 10.1111/nph.13737
- Ohtani J, Ishida S (1976) Study on the Pit of Wood Cells Using Scanning Electron Microscopy - Report 5. Vestrured Pits in Japanese Dicotyledonous Woods. *Res Bull Coll Exp For XXXIII*:407–446.
- Ohtani J, Meylan BA, Butterfield BG (1983) Occurrence of warts in the vessel elements and fibres of New Zealand woods. *New Zeal J Bot* 21:359–372. doi: 10.1080/0028825X.1983.10428568
- Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M, et al (1994) Growth stresses in tension wood: Role of microfibrils and lignification. *Ann des Sci For* 51:291–300. doi: 10.1051/forest:19940308
- Oliveira-Filho A, Ratter J (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh J Bot* 52:141–194. doi: 10.1017/S0960428600000949
- Oliveira-Filho AT, Ratter JA (2002) *Vegetation Physiognomies and Woody Flora of the Cerrado Biome*. Columbia University Press, Chichester, UK
- Oliveira MT De, Damasceno-Junior GA, Pott A, et al (2014) Regeneration of riparian forests of the Brazilian Pantanal under flood and fire influence. *For Ecol Manage* 331:256–263. doi: 10.1016/j.foreco.2014.08.011

- Olson ME (2005) Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (~ *Senecio*, Asteraceae): Water storage and systematics. *J Torrey Bot Soc* 132:173–186.
- Parham RA, Baird WM (1974) Warts in the evolution of angiosperm wood. *Wood Sci Technol* 8:1–10. doi: 10.1007/BF00350637
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J Biogeography* 27:261–273.
- Pennington TD (1997) *The Genus Inga: Botany*. Kew Royal Botanic Garden, Richmond, United Kingdom
- Plavcová L, Hoch G, Morris H, et al (2016) The amount of parenchyma and living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in young stems and roots of temperate trees. *Am J Bot* 103:603–612. doi: 10.3732/ajb.1500489
- Plavcová L, Jansen S (2015) The Role of Xylem Parenchyma in the Storage and Utilization of Nonstructural Carbohydrates. In: Hacke UG (ed) *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer International Publishing, Cham, p 288p
- Ragusa-Netto J, Fecchio A (2006) Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian J Biol* 66:93–99. doi: 10.1590/S1519-69842006000600008
- Roig FA, Jimenez Osornio JJ, Villanueva Diaz J, et al (2005) Anatomy of growth rings at the Yucatán Peninsula. *Dendrochronologia* 22:187–193. doi: 10.1016/j.dendro.2005.05.007
- Rosell JA, Olson ME, Aguirre-hernández R, Carlquist S (2007) Logistic regression in comparative wood anatomy: tracheid types, wood anatomical terminology, and new inferences from the Carlquist and Hoekman southern Californian data set. *Bot J Linn Soc* 154:331–351.
- Ryu J, Hwang BG, Lee SJ (2016) *In vivo* dynamic analysis of water refilling in embolized xylem vessels of intact *Zea mays* leaves. *Ann Bot* 118:1033–1042. doi: 10.1093/aob/mcw145
- Schlichting CD (1986) The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Annu Rev Ecol Syst* 17:667–693. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.17.1.667
- Scremin-Dias E, Lorenz-Lemke AP, Oliveira AKM (2011) The floristic heterogeneity of the

- Pantanal and the occurrence of species with different adaptive strategies to water stress. *Brazilian J Biol* 71:275–282.
- Scurfield G, Silva SR (1970) The vestured pits of *Eucalyptus regnans* F. Muell.: a study using scanning electron microscopy. *Bot J Linn Soc* 63:313–320.
- Silva J dos SV da, Abdon M de M (1998) Delimitação do pantanal brasileiro e suas sub regiões. *Pesqui Agropecuária Bras* 33:1703–1711.
- Sonsin JO, Gasson PE, Barros CF, Marcati CR (2012) A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s. s. and adjacent gallery forest). *Bot J Linn Soc* 170:257–276.
- Sperry JS, Hacke UG (2004) Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *Am J Bot* 91:369–385. doi: 10.3732/ajb.91.3.369
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell Environ* 31:632–645. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x
- Spicer R (2014) Symplasmic networks in secondary vascular tissues: Parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *J Exp Bot* 65:1829–1848. doi: 10.1093/jxb/ert459
- Sultan SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. In: Hecht MK, Bruce Wallace, Prance GT (eds) *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, pp 127–178
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg
- Van Der Graaff NA, Baas P (1974) Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22:101–121.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al (2002) PLANT ECOLOGICAL STRATEGIES: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annu Rev Ecol Syst* 33:125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452
- Wheeler EA, Baas P, Rodgers S (2007) Variation in dicot wood anatomy: a global analysis based on the Insidewood database. *IAWA J* 28:229–258.

- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005) Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel led plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell Environ* 28:800–812. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01330.x
- Wimmer R (2002) Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20:21–36. doi: 10.1078/1125-7865-00005
- Worbes M (1999) Annual Growth rings, rainfall dependent growth and Long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *J Ecol* 87:391–403.
- Worbes M (2002) One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20:217–231. doi: 10.1078/1125-7865-00018
- Zweypfennig RCVJ (1978) An hypothesis on the function of vestured pits. *IAWA Bull* 1:13–15.