Carolina Lopes Bastos

**Decifrando raízes e caules de lianas de Sapindaceae:
diversidade macroscópica e conexões vasculares**

***Unraveling roots and stems of Sapindaceae lianas:
macroscopical diversity and vascular connections***

São Paulo

2015

Carolina Lopes Bastos

**Decifrando raízes e caules de lianas de Sapindaceae:
diversidade macroscópica e conexões vasculares**

***Unraveling roots and stems of Sapindaceae lianas:
macroscopical diversity and vascular connections***

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para
a obtenção de Título de Mestre
em Botânica, na Área de
Anatomia Vegetal.

Orientadora: Veronica Angyalossy

São Paulo

2015

Ficha Catalográfica

Bastos, Carolina Lopes

2015

**Decifrando raízes e caules de lianas de Sapindaceae:
diversidade macroscópica e conexões vasculares**

124 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Raízes 2. Caules 3. Anatomia de lianas 4. Anatomia da
madeira 5. Paullinieae 6. Sapindaceae
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a). Veronica Angyalossy
Orientador(a)

Dedicatória

Aos meus queridos pais
sem os quais
não haveria hipótese
nem *popótese*.

Também à minha avó
e seu dedo verde
que me transmitiu o amor pelas plantas.

Epígrafes

Lianas

Li-anas
Li-amas
Das lianas
Faço lâminas
Como quem secciona e sangra
O próprio coração"

Mário Bastos, historiador e melhor pai do mundo.

Tecendo a Manhã

João Cabral de Melo Neto

1
Um galo sozinho não tece uma manhã:
ele precisará sempre de outros galos.
De um que apanhe esse grito que ele
e o lance a outro; de um outro galo
que apanhe o grito de um galo antes
e o lance a outro; e de outros galos
que com muitos outros galos se cruzem
os fios de sol de seus gritos de galo,
para que a manhã, desde uma teia tênue,
se vá tecendo, entre todos os galos.

2
E se encorpando em tela, entre todos,
se erguendo tenda, onde entrem todos,
se entretendendo para todos, no toldo
(a manhã) que plana livre de armação.
A manhã, toldo de um tecido tão aéreo
que, tecido, se eleva por si: luz balão.

Sugestão de Célia Lopes, sociolinguista e melhor mãe do mundo.

Agradecimentos

À Universidade de São Paulo (USP) e ao Instituto de Biociências (IB-USP), por terem me acolhido de forma tão generosa.

Ao Laboratório de Anatomia Vegetal, com seus respectivos professores, técnicos e alunos, pela infraestrutura fantástica que me foi proporcionada. Mais do que salas e equipamentos, esse local maravilhoso se tornou minha segunda casa nos últimos três anos, e todas as pessoas incríveis que dele fazem parte, minha segunda família.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES/PROEX, e mais uma vez à Universidade de São Paulo (USP), pelos dois anos de bolsa concedida e pelos inúmeros apoios financeiros para coletas, participação em congressos nacionais e internacionais, além do breve estágio no Laboratório do Professor Nick Rowe em Montpellier, na França.

Faltam palavras e páginas para agradecer aos meus pais da forma que eles merecem. Minhas bases, meus melhores amigos, minhas referências, minhas agências de fomento, meus amores, agradeço todos os dias à felicidade incrível de ter vocês na minha vida. Ao meu Papito, Mário, meu gênio querido, pela sua sensatez e sensibilidade, por sempre saber o que dizer, por todas as risadas e lágrimas, e por me entender melhor que eu mesma. À minha Florzinha, Célia, pela amizade que vai muito além da relação mãe-e-filha, pelo apoio incondicional, pela generosidade imensa, por cuidar de mim dessa forma tão única e sem precedentes.

Aos meus avós amados, que foram como segundos-pais muitas vezes, minha eterna gratidão. À minha querida avó e segunda mãe Genita, por existir. Nunca vou conhecer alguém como você, Vó. Deus é realmente muito bom comigo, você é um presente incrível na minha vida, totalmente indescritível. Por ter me dado a base do que sou hoje, e a minha profissão. Ao Vô Mário por suas piadas, carinho, por sempre me emocionar com suas palavras. Aos meus avós já falecidos Wilma e Tino, por terem sido tão presentes. Sinto muito a sua falta!

À Cecé, Naná, Tati e Diego, primos-irmãos muito amados! Por seu apoio constante, força, companheirismo. Ao meu afilhado Kauã por entender minhas ausências, apesar da pouca idade, e me ensinar tanto. Te adoro, Kauãzinho!

Aos meus Tios e Tias pelo carinho e por considerarem que eu era uma cientista desde pequena, com os detalhes técnicos de minhas explicações para as coisas mais banais.

Enfim, a todos da minha família, pela paciência com as minhas loucuras de bióloga, e pelo apoio constante, por terem compreendido minhas ausências nos últimos anos e as visitas rápidas de fim de semana.

À minha orientadora-amiga, Veronica, por primeiramente ter aceito a orientação com tanta generosidade. Por acreditar no meu potencial, muitas vezes mais que eu mesma. Pela confiança, pelas trocas, por ser uma formadora de profissionais competentes e amiga de verdade. Por ter ficado do meu lado em tantos momentos tão difíceis, pela sua compreensão e imenso carinho. Obrigada de coração!

À querida Neusa, que começou tudo isso. Que acreditou em mim desde o princípio, e sonhou alto junto comigo. Que me presenteou com a beleza inigualável das Sapindaceae, e me ensinou tanto! Amiga incrível, orientadora competente, sinto falta das nossas conversas no Jardim Botânico do Rio, e dos seus maravilhosos sanduíches e guloseimas nas coletas.

À Genise, especialista em Sapindaceae e amiga, pela força inestimável nas coletas, por tantos ensinamentos e identificações.

Ao Sr. Antônio, grande mestre, por toda a sua simpatia, carinho e vontade de compartilhar com os demais. Com você aprendi a utilizar as ferramentas mais valiosas da minha profissão, e mais que isso, seu amor pela anatomia me contagiou um pouco mais!

Ao meu melhor amigo Marcelo, não tenho palavras para agradecer pela sua amizade. Qualquer lugar no Mundo fica melhor com a sua companhia, cheia de risadas e compreensão. Obrigada por me aturar nos meus momentos mais difíceis, por ser uma referência profissional para mim, e por me ajudar tanto! Te amo, querido!

Aos queridos "Verônicos": Marcelo, Caian, Mariana, André, Alê, Henrique, Bira, pela amizade, trocas, conversas, e todo o apoio.

Às lindonas e amadas Mari, Luíza, Yasmin, Keyla, Fernanda e Raquel, pelos cafés e pizzas, marmitas, risadas gostosas, trocas diárias no laboratório, pela amizade tão valiosa. Amo vocês, meninas! Aos amigos do IB: Alê, André, Bira, Bruna(s), Caian, Fernanda, Giu, Henrique, Juliana, Julio, Karen, Karina, Keyla, Luíza, Marcelo, Mariana, Nara, Nelly, Paula, Rafael, Raquel, Renata, Rodrigo, Thália, Vítor, Yasmin e Zé. Por estarem sempre por perto, e fazer do IB o meu lugar favorito em São Paulo.

À Professora Nanuza, por ser tão inspiradora, por seu amor à botânica que nos contagia a todos, e pelas dicas valiosas na qualificação. Aos professores Diego, Flávia e Gregório, pelos cursos inesquecíveis, pelas trocas de informações valiosas e por toda a colaboração.

Aos professores(as) Nanuza, Gregório e Carmen Marcati, pelas dicas valiosas na qualificação.

Às queridas Técnicas Tássia, Gisele, Simone, Paula e Vivi, por toda a ajuda e paciência com minhas bagunças.

To Dr. Nick Rowe for all the collaboration, for receiving me in his lab, for coming to Brazil to teach us about Biomechanics with such joy, for believing in me, and exchanging all the ideas and emails.

A mis queridos amigos que hacen de Sampa un sitio mucho más agradable y encantador: Belén, Pilar, Rocío, Muri, Vivi, Lida, Adriana, Andrés, Pablo, Marga, Andréa, Márcio. Gracias por todo! Obrigada também às queridas Fê, Ju e Mari, por me aceitarem e serem tão queridas!

Aos amigos lindos do Rio que eu sinto santa falta! Aracely, Francisco, Camille, Larissa+Jorge+Click, Thaís e Yaro, Roberta, Luíza e Pingo, Larissa, Murad, Gustavo, Elisa, aos amigos da UNIRIO, um enorme obrigada! Gu, valeu por tudo, de coração! Seu companheirismo e amor pela Biologia me influenciaram muito nesse caminho que escolhi.

To Mari, a great international friend, for having me in her house, for being so patient with my explanations, and for being such an amazing person!

To Doran, for all the care, for listening to me, for making me feel so special, even from the distance. Thanks for everything!

A Deus, a todos os deuses, em todas as suas formas... Obrigada pela vida e pela possibilidade de me maravilhar a cada pequeno detalhe, sou eternamente grata por tudo!

A todos os queridos galos, sem os quais eu não teria tecido essa manhã, meus sinceros gritos de gratidão.

Índice

ABSTRACT	10
RESUMO	11
INTRODUÇÃO GERAL	12
Caracterização das Lianas	12
Lianas de Paullinieae (Sapindaceae)	14
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	17
Capítulo 1	21
<i>Diversidade macroscópica em raízes e caules de lianas de Paullinieae (Sapindaceae)</i>	21
ABSTRACT	23
RESUMO	24
INTRODUÇÃO	25
MATERIAIS E MÉTODOS	27
Material	27
Métodos	29
Coletas	29
Análise Macroscópica	30
Análise Microscópica	32
RESULTADOS	32
Tribo Paullinieae (14 spp)	33
<i>Cardiospermum</i> L. (1 spp)	43
<i>Paullinia</i> L. (4 spp)	46
<i>Serjania</i> Mill. (6 spp)	50
<i>Thinouia</i> Planch. & Triana (2 spp)	54
<i>Urvillea</i> Kunth. (1 spp: <i>Urvillea rufescens</i>)	57
Análise estatística	60
DISCUSSÃO	68
Características Gerais	68
Síndrome vascular lianescente	70
Variações Cambiais	71
Dimorfismo de Vasos	76
Parênquima	77
Porção auto suportante x porção lianescente	80
Injúrias	81
CONCLUSÕES	83
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84
Capítulo 2	91
<i>A raiz de Serjania caracasana (Sapindaceae): variações cambiais, neoformações e conexões vasculares</i>	91
RESUMO	94
INTRODUÇÃO	95
MATERIAIS E MÉTODOS	96
Material	96
Métodos	96
Coletas	96
Análise Macroscópica	97
Análise Microscópica	97
Micro tomografia computadorizada (micro CT)	98
Progressão do desenvolvimento em raízes e caules	99
Xilema secundário da raiz	101
Floema secundário da raiz	103
Floema Condutor	103
Floema Não Condutor	103

Variações cambiais nas raízes de <i>Serjania caracasana</i>	105
Xilema interrompido por cunhas de floema	105
Neoformações de cilindros vasculares periféricos	107
Conexões vasculares	109
DISCUSSÃO	112
Xilema e floema em raízes de <i>Serjania caracasana</i>	112
Variações cambiais em raízes de <i>Serjania caracasana</i>	113
O xilema interrompido por cunhas de floema e sua origem	114
As neoformações de cilindros vasculares periféricos e sua origem	115
Conexões vasculares e a função dos cilindros periféricos neoformados	117
CONCLUSÕES	119
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	120
CONCLUSÕES GERAIS	123

ABSTRACT

A number of studies in plant anatomy have explored the cambial variants present in the stems of Sapindaceae lianas, while works based on root analysis are still meagre in the literature. Therefore, the present dissertation aims to fulfil two objectives, distributed as follow. In the first chapter, a macroscopic comparative analysis of stems and roots of 14 lianescent species from five genera of Sapindaceae was carried to check whether the two organs presented the same types of cambial variants and whether the secondary xylem anatomy was similar. In the second chapter, roots of *Serjania caracasana* are analysed in detail under macro and microscopic perspectives, in order to anatomically explore the secondary xylem and phloem configuration and the cambial variants, in addition to verify whether there are connections between the neoformed peripheral vascular cylinders and the central vascular cylinder. The results, in synthesis, evidence that: I. The main type of cambial variant present in the stem is absent in the roots; II. The secondary xylem and phloem of the roots are macro and microscopically similar to those of the stem; III. Xylem furrowed by phloem wedges and neoformations of peripheral vascular cylinders was encountered in roots and stems in mature stages of development; IV. Vascular connections between the neoformed vascular cylinders and the central vascular cylinder appear in many parts of the roots of *Serjania caracasana*.

RESUMO

Diversos estudos de anatomia vegetal abordaram as variações cambiais frequentemente presentes nos caules de lianas de Sapindaceae, mas trabalhos que se baseiam na análise das raízes ainda são pouco frequentes na literatura. Por essa razão, a presente dissertação procura atender a dois objetivos, assim distribuídos. No primeiro capítulo, foi realizada uma análise comparada macroscópica de raízes e caules de 14 espécies lianescientes de cinco gêneros de Sapindaceae para verificar se os dois órgãos apresentam os mesmos tipos de variações cambiais e se a anatomia do xilema secundário é semelhante. No segundo capítulo, analisaram-se detalhadamente, em termos macro e microscópicos, as raízes da espécie *Serjania caracasana* para observar anatomicamente a configuração do xilema e floema secundários e as variações cambiais, além de verificar se existem conexões entre os cilindros vasculares periféricos neoformados e o cilindro central. Os resultados, em síntese, evidenciaram que: I. O principal tipo de variação cambial caulinar está ausente nas raízes; II. O xilema e o floema secundário das raízes amostradas são macro e microscopicamente similares aos dos caules; III. Xilema interrompido por cunhas de floema e neoformações de cilindros vasculares periféricos foram observados em raízes e caules em estágio avançado de desenvolvimento; IV. Conexões vasculares entre os cilindros neoformados e o cilindro vascular original aparecem em diversos pontos das raízes de *Serjania caracasana*.

INTRODUÇÃO GERAL

Caracterização das Lianas

As lianas são plantas trepadeiras cujos caules lenhosos apresentam diâmetro relativamente grande, começam a vida como plântulas terrestres e são capazes de crescer em altura utilizando-se de outras plantas como suporte mecânico (Gentry, 1991). Lianas ocorrem preferencialmente em florestas tropicais com períodos bem demarcados pela seca (Phillips *et al.*, 2002; Schnitzer, 2005), e sua importância ecológica já foi analisada em florestas tropicais, principalmente nas Américas, como: na Costa Rica (Mascaro *et al.*, 2004), no México (Solórzano *et al.*, 2002), no Equador (Nabe-Nielsen, 2001), Panamá (Schnitzer, 2005), e também no Brasil (Morellato & Leitão-Filho, 1996).

Em experimentos de torção realizados por Putz & Holbrook (1991), as lianas mostraram-se três vezes mais flexíveis do que espécies arbóreas, além de apresentarem maior capacidade de manutenção do xilema funcional após uma deformação (Putz & Holbrook, 1991). Tais propriedades se devem à alternância de tecidos lignificados, relativamente inflexíveis, com tecidos não lignificados, mais macios, em caules de lianas, o que garante maior flexibilidade e resistência a dobras e contorções (Obaton, 1960; Carlquist & Zona, 1988; Ewers & Fisher, 1991; Putz & Holbrook, 1991; Rowe *et al.*, 2004; Isnard & Silk, 2009).

Dobbins & Fisher (1986) utilizaram a espécie *Serjania polyphylla* em seu estudo sobre a regeneração de caules de dezenove lianas. Nesta espécie de caule, que apresenta variação cambial do tipo composto, o câmbio das faces internas dos cilindros vasculares periféricos protege e participa da cicatrização das injúrias causadas ao órgão. Os autores ressaltam que é impossível danificar completamente o câmbio quando existem cilindros vasculares múltiplos, como nesse caso. A observação de Angyalossy *et al.* (2015), de que *Serjania laruotteana*, também com caule do tipo composto, apresenta atividade cambial durante todo o ano em todos os cilindros vasculares, e que os câmbios das faces internas dos cilindros vasculares periféricos apresentam a maior atividade em relação a outras regiões dos câmbios, sugere que as faces internas dos câmbios dos cilindros vasculares periféricos têm maior potencial na cicatrização de injúrias.

Enquanto a maioria das árvores exibe um modelo padrão de crescimento secundário em seus caules, com um único câmbio produzindo floema para o exterior e xilema para o interior, as lianas apresentam várias configurações vasculares alternativas. Tais configurações, reportadas inicialmente como "anomalias", despertaram o interesse dos estudiosos desde os trabalhos de Radlkofer (datados de 1874, *apud* Acevedo-Rodríguez, 1993b), que foi o primeiro taxonomista a empregar caracteres anatômicos do caule nas classificações taxonômicas (Gregory & Bass, 1989). A anatomia das lianas brasileiras é, no entanto, estudada em detalhe na obra de Schenck (1893), que prestou imensa contribuição aos estudos histológicos de espécies lianescentes que lhe sucederam. Os trabalhos de Pfeiffer (1926) sobre crescimento em espessura "anômalo" em caules de lianas de diversas famílias, e o de Obaton (1960) sobre estruturas "anômalas" no lenho de lianas das florestas africanas também merecem destaque. Carlquist sugere a adoção do termo "variação cambial" em substituição ao termo "caule anômalo" (e.g. Carlquist, 2001a), indicando que estas estruturas não são o resultado de uma ação desorganizada no caule, como o termo anterior sugere.

A anatomia caulinar das lianas apresenta características gerais bastante distintas: elementos de vaso de grande diâmetro, baixa densidade de vasos e, com frequência, dimorfismo de vasos (Carlquist, 1991; Angyalossy *et al.*, 2011). As placas de perfuração são predominantemente simples, aumentando a eficiência na condução, além da presença de parênquima rico em amido adjacente aos vasos (Carlquist, 1991). Lianas também apresentam raios xilemáticos e floemáticos largos em maioria, e um floema composto por elementos de tubo crivado de grande diâmetro (Pace *et al.*, 2011), com placas crivadas simples e poros largos (Carlquist, 1991). Essas características definem a síndrome vascular lianescente, comum à maioria das lianas (Angyalossy *et al.*, 2015).

Atualmente, no Brasil, diversos pesquisadores vêm trabalhando com a anatomia caulinar de espécies lianescentes de florestas tropicais. Entre as principais famílias estudadas neste país estão Bignoniaceae (Gabrielli, 1992; Ozório-Filho, 2002; Pace *et al.*, 2009, 2011; Lima *et al.*, 2010; Angyalossy *et al.*, 2011), Menispermaceae (Tamaio, 2006; Tamaio *et al.*, 2009), Leguminosae (Dias-Leme, 1999; Brandes & Barros, 2008) e Sapindaceae, que será abordada em detalhe abaixo.

Lianas de Paullinieae (Sapindaceae)

Em números atuais, são aceitos 138 gêneros e 1751 espécies de Sapindaceae em todo o mundo, a maioria localizada em regiões tropicais e subtropicais (The Plant List, 2013), sendo encontradas no Brasil 28 gêneros e 420 espécies (Lista de espécies da flora do Brasil, 2015).

Para Schenck (1893), Sapindaceae é uma das primeiras em importância entre as famílias com espécies escandentes devido à versatilidade e singularidade da anatomia de seus caules. Desta família, apenas a tribo Paullinieae possui gêneros de hábito lianescente: *Serjania*, *Paullinia*, *Urvillea*, *Thinouia*, *Lophostigma* e *Cardiospermum* (Acevedo-Rodríguez, comunicação pessoal).

A anatomia da madeira dos caules dessa família foi estudada por Klaassen (1999) em termos ecológicos, taxonômicos e filogenéticos. O autor cita, entre as características anatômicas do lenho de Sapindaceae, a presença de porosidade difusa e camadas de crescimento geralmente indistintas, vasos solitários e em pequenos grupos radialmente ordenados, placas de perfuração simples e pontuações intervasculares alternas, às vezes escalariformes.

Entre os maiores gêneros desta tribo está *Serjania* Miller, com aproximadamente 208 espécies de lianas (The Plant List, 2013) divididas atualmente em seis seções (Acevedo-Rodríguez, 1993b). Este gênero se destaca em termos da anatomia caulinar por apresentar a maior diversidade de variações cambiais em seus caules.

Em função da grande diversidade de formas caulinares, muitas nomenclaturas foram empregadas pelos autores ao longo do tempo, em diversas línguas. No presente estudo, adotou-se os seguintes tipos para a família: simples, lobado, composto, dividido, cordado, fissurado, com câmbios sucessivos e com neoformações de cilindros vasculares periféricos (Schenck, 1893, com modificações).

O caule do tipo simples é descrito por Acevedo-Rodríguez (1993b) como um único cilindro vascular, composto por xilema e floema regulares e não divididos, sendo a condição normal que está presente na maioria das Sapindaceae. Segundo o autor, esse tipo é encontrado em 96 espécies de *Serjania* (quase 42%), 90% de *Paullinia* e em todas as espécies de *Cardiospermum* e *Lophostigma*.

Segundo vários autores, o tipo lobado é resultado de um câmbio regular em produtos com conformação irregular em função da maior produção de xilema secundário em algumas porções da circunferência do órgão do que em outras

(Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Boureau, 1957; Obaton, 1960; Carlquist, 2001a; Angyalossy *et al.*, 2012). Cabe ressaltar que o tipo lobado em caules de lianas de Sapindaceae pode ser um precursor de outros tipos, como composto, dividido e fissurado, ou manter-se por toda a vida da planta (Schenck, 1893).

O caule do tipo composto é formado por diversos cilindros vasculares periféricos que envolvem um cilindro vascular central (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; van der Walt *et al.*, 1973; Tamaio & Angyalossy, 2009). A origem desse tipo de variação cambial foi recentemente estudada por Tamaio & Angyalossy (2009) e Tamaio *et al.* (2011) em *Serjania caracasana*. Nela, o caule em estrutura primária apresenta-se lobado (normalmente de 3 a 10 lobos), e em cada lobo faz-se presente um procâmbio cilíndrico que formará um câmbio também cilíndrico (Tamaio *et al.*, 2011). Esses lobos formarão os cilindros periféricos que envolvem o cilindro vascular central.

O caule do tipo dividido é exclusivo de *Serjania* e está presente no “complexo *Serjania paradoxa* Radlk.”, formado por oito espécies (Acevedo-Rodríguez, 1993b; Acevedo-Rodríguez & Somner, 2001). Nesse tipo de variação, o caule inicia o seu desenvolvimento na forma lobada (5 lobos) e em cada lobo instala-se um cordão procambial. Quando ocorre o crescimento secundário, cada procâmbio origina um câmbio isolado e a configuração final é constituída por cinco cilindros vasculares independentes. Tal tipo já foi observado em *Serjania elegans* (Schenck, 1893) e *Serjania corrugata* (Araújo & Costa, 2006).

Para o caule do tipo cordado encontramos na literatura, além do trabalho de Schenck (1893), o estudo de Tamaio & Somner (2010) com a espécie *Thinouia restingae*. Neste tipo, o caule possui um único câmbio com produção usual no crescimento secundário inicial. Posteriormente, surgem novos câmbios cilíndricos na região pericíclica, externos ao cilindro vascular central. Os novos câmbios geram cilindros vasculares periféricos, formando uma estrutura similar ao tipo composto (Tamaio & Somner, 2010). Esse padrão de crescimento é citado como único para *Thinouia* e algumas *Paullinia* (Tamaio & Somner, 2010).

O caule do tipo fissurado está presente em espécies do gênero *Urvillea* e em *Serjania piscatoria* (Radlk.), segundo Schenck (1893). Para o gênero *Urvillea*, o autor explica que caules jovens de algumas espécies são extremamente lobados. Conforme o crescimento secundário progride, ocorre dilatação dos raios, o caule fragmenta-se em três porções e cada cilindro fica com um terço da medula original (Schenck, 1893). Ainda segundo Schenck (1893), a espécie *Serjania piscatoria*, única do gênero com caule do tipo fissurado, possui uma das configurações mais

complexas do grupo em caules adultos. Nessa espécie, apenas um câmbio está presente, mas ocorre posterior fissura da região do xilema secundário, formando-se três ou mais cilindros vasculares independentes entre si (Schenck, 1893).

Câmbios sucessivos foram descritos por Schenck (1893) para as espécies *Paullinia pseudota* e *Paullinia trigonia*, e Pfeiffer (1926) cita sua presença em espécies do gênero *Paullinia*. Schenck (1893) e Pfeiffer (1926) explicam que, após um crescimento primário e secundário normal, formam-se novos câmbios que produzem xilema secundário e floema secundário de maneira usual, mas de forma sucessiva e com anastomoses entre cada nova estrutura. Os autores também comentam que, após o estabelecimento do tipo cordado em caules de espécies de *Thinouia*, câmbios sucessivos podem se formar externamente a estes novos cilindros.

Neoformações de cilindros vasculares periféricos foram reportadas por Tamaio & Angyalossy (2009) para caules em estágio de desenvolvimento avançado. Esses novos sistemas vasculares se desenvolvem a partir de novos câmbios, originados pela diferenciação de células parenquimáticas em vários pontos do floema secundário não condutor. Os novos câmbios geram novas porções de xilema e floema secundários, repetindo o padrão anatômico encontrado nos cilindros vasculares originais (Tamaio & Angyalossy, 2009).

As formas caulinares de lianas de Paullinieae foram objeto de estudo de diversos pesquisadores ao longo dos anos; as raízes, no entanto, carecem de análises detalhadas. Prakash (1972) descreveu o xilema secundário da raiz de *Serjania caracasana*, e Crüger (1850, 1851 *apud* Schenck, 1893) e Tamaio (2001) não encontraram variações cambiais nas raízes de lianas de Sapindaceae por eles estudadas.

Um grande número dos caules de Paullinieae apresenta variações cambiais frequentemente relacionadas ao incremento da flexibilidade, reparo de injúrias e fluxo vascular rápido a longas distâncias, e este estudo visa entender se as raízes destes caules mantêm as mesmas configurações, mesmo submetidas a outros tipos de pressões seletivas.

Assim sendo, esta dissertação está dividida em dois capítulos.

No primeiro capítulo, apresenta-se uma análise macroscópica comparativa de raízes e caules dos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea*, da tribo Paullinieae, a fim de compreender a estrutura do sistema vascular em ambos os órgãos, mais especificamente se as raízes apresentam as mesmas variações cambiais que os caules, além de analisar similaridades e diferenças entre o xilema secundário de raízes e caules. A versão final desse capítulo, posterior à

defesa, será traduzida para o inglês e submetida à avaliação do corpo editorial do *Botanical Journal of the Linnean Society*, de fator de impacto 2,699.

No segundo capítulo, faz-se um estudo microscópico detalhado das raízes de *Serjania caracasana* com ênfase na descrição do xilema e floema secundários, além de verificar a origem e progressão das variações cambiais nelas observadas, e de suas conexões vasculares. Esse capítulo será traduzido para o inglês após correções pertinentes, e encaminhado para o *IAWA Journal*, cujo fator de impacto atual é 0,957.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Rodríguez P, Somner G. 2001.** Two new species of *Serjania* (Sapindaceae) from southeastern Brazil. *Brittonia* **53**(4): 477–481.
- Acevedo-Rodríguez P. 1993a.** A revision of *Lophostigma* (Sapindaceae). *Systematic Botany* **18**(3): 379–388.
- Acevedo-Rodríguez P. 1993b.** Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part I: A revision of *Serjania* Sec. *Platycoccus*. Memoirs of the New York Botanical Garden, London, v. 67. 93pp.
- Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2012.** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* **5**: 167–182.
- Angyalossy V, Pace MR, Lima AC. 2015.** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham R, Putz FE, eds. *Ecology of lianas*. Oxford: Wiley-Blackwell Publishers.
- Araújo GUC, Costa CG. 2006.** Cambial variant in the stem of *Serjania corrugata* (Sapindaceae). *IAWA Journal* **27**(3): 269–280.
- Boureau, E. 1957.** Anatomie végétale, Vol. 3. Paris: Presse Universitaire de France, 752p.
- Brandes A, Barros CF. 2008.** Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasílica* **22**: 465– 480.
- Carlquist S, Zona S. 1988.** Wood anatomy of Acanthaceae: a survey. *ALISO* **12**(1): 201–227.

- Carlquist S. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 53–72
- Carlquist S. 2001a.** Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon wood. 2nd edn. Springer-Verlag: New York.
- Dias-Leme CL. 1999.** Árvores e lianas de Leguminosae Papilionoideae: anatomia do caule. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Dobbins DR, Fisher JB. 1986.** Wound Responses in Girdled Stems of Lianas. *Botanical Gazette* **147**(3): 278–289.
- Gabrielli AC. 1992.** Contribuição ao estudo anatômico da raiz de *Pyrostegia venusta* (Ker) Miers - Bignoniaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **15**(2): 95–104.
- Gentry AH. 1991.** The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–49.
- Gregory M, Baas P. 1989.** A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany* **28**: 12–174.
- Isnard S, Silk WK. 2009.** Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st Century. *American Journal of Botany* **96**(7): 1205–1221.
- Klaassen R. 1999.** Wood anatomy of the Sapindaceae. *IAWA Journal Supplement* **2**.
- Lima AC, Pace MR, Angyalossy V. 2010.** Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae. *Trees* **24**: 1045–1060.
- Lista de Espécies da Flora do Brasil.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 31 Jan. 2015
- Mascaro J, Schnitzer SA, Carson WP. 2004.** Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, **190**: 3–14.
- Morellato PC, Leitão-Filho HF 1996.** Reproductive phenology of climbers in a southeastern *Brazilian forest*. *Biotropica* **28**(2): 180–191.
- Nabe-Nielsen J 2001.** Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasunô National Park, Ecuador *Journal of Tropical Ecology* **17**:1–19.
- Obaton M. 1960.** Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale. *Annales des Sciences Naturelles* **12**(1): 1-220.
- Ozório-Filho H. 2002.** Variação cambial em Bignoniaceae: padrão anatômico e desenvolvimento do caule. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo.

- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2009.** The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development* **11**: 465–479.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2011.** Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* **98**: 602–618.
- Pfeiffer H. 1926.** Das Abnorme Dickenwachstum – Handbuch der Pflanzenanatomie. Band IX. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Phillips OL, Vásquez MR, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Malhi Y, Mendoza AM, Neill D, Vargas PN, Alexiades M, Cerón C, Di Fiore A, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B. 2002.** Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* **418**: 770–774.
- Prakash, N. 1972.** Root wood anatomy of some tropical economic plants: notes from the Jodrell Laboratory. *Royal Botanic Gardens* **7**: 1–19
- Putz FE, Holbrook NM. 1991.** Biomechanical studies of vines. In: F. E. Putz and H. A. Mooney, eds., *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 73–97
- Putz FE, Mooney HA. eds. 1991.** The Biology of vines. Cambridge: Cambridge University Press.
- Radlkofer, L. 1931.** Sapindaceae. In A. Engler ed. *Das Pflanzenreich* IV, 165, Heft 98a-h. Leipzig: W. Engelmann, 1–1539
- Rowe N, Isnard S, Speck T. 2004.** Diversity of Mechanical Architectures in Climbing Plants: An Evolutionary Perspective. *Journal of Plant Growth Regulation* **23**: 108–128.
- Schenck H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: A. F. W. Schimper. ed. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Gustav Fisher, Jena, 1–271.
- Schnitzer SA. 2005.** A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* **166**: 262–276.
- Solereider H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press.
- Tamaio N, Angyalossy V. 2009.** Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): enfoque na adequação terminológica. *Rodriguésia* **60**(3): 651–666.
- Tamaio N, Neves MF, Brandes A, Vieira RC. 2011.** Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas

- having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora-Morphology, Distribution Functional Ecology Plants* **206**(11):987–996.
- Tamaio N, Somner GV. 2010.** Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae). *Journal of the Torrey Botanical Society* **137**(4): 319–326.
- Tamaio N, Vieira RC, Angyalossy V. 2009.** Origin of successive cambia on stem in three specimens of Menispermaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 839-848.
- Tamaio N. 2001.** *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd. (Sapindaceae): estudo anatômico do caule e da raiz. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Tamaio N. 2006.** Anatomia do caule e da raiz em Menispermaceae. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- The Plant List. 2013.** Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Van der Walt, J.J.A., Van der Schijff, H.P. & Schweickhardt, H.G. 1973.** Anomalous secondary growth in the stem of lianas *Mikania cordata* (Burm. F.) Robins (Compositae) and *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindaceae). *Kirkia* **9**: 109-138.

Capítulo 1

Diversidade macroscópica em raízes e caules de lianas de Paullinieae (Sapindaceae)

"Studing lianas without their roots
is just like
studing cheetahs without their legs."

Nick Rowe, 2014

Comentário do pesquisador, durante discussão sobre a importância de mais estudos com raízes de lianas no encontro "New Perspectives on Climbing Plants", em Outubro de 2014, na sede da The Linnean Society of London".

ABSTRACT

Lianas of Sapindaceae, tribe Paullinieae, may have several types of cambial variants in their stems, such as: lobed, compound, divided, fissured, corded and successive cambia; however, the presence of these variants remains unknown for the roots. Roots are difficult to collect in the field, which probably is the main reason why studies of anatomy and structure of the roots are much less numerous than those on the stems. Aiming to fulfil this lacking aspect, the objective of this study is to explore whether the roots of Sapindaceae lianas of different genera have the same types of cambial variants of their stems and to compare macroscopically the secondary xylem of both roots and stems. Samples were collected and processed according to usual methods in macroscopic analyses and a number of qualitative and quantitative anatomical parameters were studied. Roots and stems of 14 species from five genera of Paullinieae were studied: *Cardiospermum* (1 spp), *Paullinia* (4 spp), *Serjania* (6 spp), *Thinouia* (2 spp), *Urvillea* (1 spp). Our results show that the main type of cambial variant encountered in the stems is absent in the roots, which are the types lobed (*Paullinia*, *Urvillea*), compound (*Serjania*), divided (*Serjania*), fissured (*Serjania*, *Urvillea*), successive cambia (*Paullinia*), corded (*Thinouia*), and stems lacking cambial variants – or simple – which were found in *Cardiospermum*, *Paullinia* and *Thinouia*. The root of *Urvillea rufescens* solely have the lobed type, similarly to the stem, however with a different number of lobes. A new type of cambial variant for the family (xylem furrowed by phloem wedges) was found in roots and stems of two species of *Serjania* studied. Neoformations of peripheral vascular cylinders were also encountered in the roots of *Serjania caracasana* and stems of a number of species from this genus. This phenomenon is related to an mature stage of development in these lianas, true to both organs. An important and unexpected result was that, although the roots are submitted to different selective regimes than the stems, they display the exact same type of structure of the secondary xylem, especially vessel dimorphism, a feature present in the stems. The presence of the lianescent vascular syndrome in roots and the absence of cambial variants in most species were also not expected.

RESUMO

Lianas de Sapindaceae, tribo Paullinieae, apresentam diversos tipos de variações cambiais em seus caules, como: lobado, composto, dividido, fissurado, cordado e câmbios sucessivos, mas a anatomia de suas raízes continua sendo um enigma. Raízes são muito mais difíceis de coletar em florestas, o que provavelmente figura como uma das razões pelas quais os estudos sobre anatomia e estrutura de raízes são mais escassos que os sobre caules. Visando trazer essa questão à tona, o objetivo desse estudo é analisar se as raízes de lianas de Sapindaceae de diferentes gêneros apresentam os mesmos tipos de variações cambiais encontrados nos caules, e comparar a anatomia do xilema secundário sob aspecto macroscópico nos dois órgãos. As amostras foram coletadas e processadas seguindo metodologias usuais para análise macroscópica e diversos parâmetros anatômicos qualitativos e quantitativos foram observados. Raízes e caules de 14 espécies de cinco gêneros de Paullinieae foram estudadas, a saber: *Cardiospermum* (1 spp), *Paullinia* (4 spp), *Serjania* (6 spp), *Thinouia* (2 spp), *Urvillea* (1 spp). Nossos resultados mostram que está ausente nas raízes o tipo principal de variação cambial encontrado nos caules, isto é, lobado (*Paullinia*, *Urvillea*), composto (*Serjania*), dividido (*Serjania*), fissurado (*Serjania*, *Urvillea*), câmbios sucessivos (*Paullinia*), cordado (*Thinouia*), e caule sem variação cambial – ou caule simples – que também foi identificado em *Cardiospermum*, *Paullinia* e *Thinouia*. Apenas a raiz de *Urvillea rufescens* apresenta o tipo lobado, assim como o caule, porém com números diferentes de lobos. Um novo tipo de variação cambial para a família (xilema interrompido por cunhas de floema) foi encontrado em raízes e caules de duas das espécies de *Serjania* estudadas. Neoformações de cilindros vasculares periféricos também foram observadas nas raízes de *Serjania caracasana* e em caules de diversas espécies desse gênero. Tais fenômenos estão relacionados a estágios mais avançados de desenvolvimento nessas lianas, para ambos os órgãos. Um resultado importante e inesperado foi que, apesar de as raízes estarem submetidas a pressões seletivas diferentes das sofridas pelos caules, elas apresentam o mesmo tipo de estrutura no xilema secundário, com ênfase no dimorfismo de vasos, característica encontrada nos caules. A presença da síndrome vascular lianescente nas raízes, marcada principalmente pela ocorrência de dimorfismo de vasos, bem como a ausência de variações cambiais na maioria das espécies eram igualmente não esperadas.

INTRODUÇÃO

Sapindaceae é uma família de distribuição cosmopolita, com cerca de 138 gêneros e 1800 espécies, a maioria tropicais ou subtropicais (The Plant List, 2013). No Brasil, existem aproximadamente 28 gêneros, sendo dois endêmicos, e 420 espécies, com 121 endêmicas (Lista de espécies da flora do Brasil, 2015).

Com relação aos estudos anatômicos com o caule de lianas, tem-se, em 1893, a publicação do segundo volume do tratado sobre biologia e anatomia de espécies de lianas nativas do Brasil, do pesquisador alemão Heinrich Schenck. Esse segundo volume, unicamente sobre anatomia, prestou imensa contribuição aos estudos histológicos de espécies lianescentes que lhe sucederam. Para Schenck (1893), Sapindaceae é uma das primeiras em importância entre as famílias com espécies escandentes, devido à versatilidade e singularidade da anatomia de seus caules. Dessa família, apenas a tribo Paullinieae possui gêneros de hábito lianescente: *Serjania*, *Paullinia*, *Urvillea*, *Thinouia*, *Lophostigma* e *Cardiospermum* (Acevedo-Rodríguez, comunicação pessoal), os dois últimos não estudados por Schenck (1893). *Lophostigma* é um gênero de plantas lianescentes composto por apenas duas espécies, encontradas na Bolívia, no Peru e no Equador (Acevedo-Rodríguez, 1993a).

As variações cambiais presentes nos caules das lianas podem ser usadas como diagnose em trabalhos de campo, em nível de família, como Sapindaceae, Bignoniaceae, Menispermaceae (Angyalossy et al. 2012) ou até de gênero, como no caso dos caules compostos de *Serjania* e *Paullinia* (Fisher & Ewers, 1991).

Os caules das lianas de Sapindaceae apresentam diferentes tipos de variações cambiais descritos, em termos anatômicos, por Schenck (1893) e por trabalhos posteriores em línguas diversas, dificultando a uniformização da terminologia (Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; van der Walt et al., 1973; Acevedo-Rodríguez, 1993b; Araújo & Costa, 2006; Tamaio & Angyalossy, 2009; Tamaio & Somner, 2010; Borniego & Cabanillas, 2014). No presente estudo, adotou-se a nomenclatura empregada por Schenck (1893), com modificações:

- 1- Caule simples (Acevedo-Rodríguez, 1993b);
- 2- Caule lobado (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926);
- 3- Caule composto (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; van der Walt et al., 1973; Tamaio & Angyalossy, 2009);

- 4- Caule dividido (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Araújo & Costa, 2006);
- 5- Caule cordado (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Tamaio & Somner, 2010; Borniego & Cabanillas, 2014);
- 6- Caule fissurado (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Tamaio *et al.*, 2011);
- 7- Caule com câmbios sucessivos (Schenck, 1893; Pfeiffer, 1926);
- 8- Caule com neoformações de cilindros vasculares periféricos (Schenck, 1893; Tamaio & Angyalossy, 2009).

Apesar da profusão de estudos disponíveis abordando a estrutura dos caules de lianas dessa família, pouco se sabe sobre a anatomia de suas raízes. Schenck (1893), em sua obra, se refere, por exemplo, ao desejo que teve de coletar as raízes de todas as lianas com que trabalhou durante o período de coleta no Brasil, mas comenta que isso seria impossível devido ao laborioso trabalho que representa cavar uma raiz. O autor faz uma breve revisão de trabalhos de vários pesquisadores sobre raízes de lianas de diversas famílias e observa que, de maneira geral, a raiz repete o padrão observado no caule, inclusive quando este apresenta variação cambial.

Em uma revisão recente sobre lianas, Wyka *et al.* (2013) elencam questões-chave a serem respondidas em futuros estudos com plantas desse hábito, incluindo uma pergunta sobre as profundidades e características morfológicas dos sistemas radiculares de lianas em sua lista. Portanto, trabalhos abordando aspectos anatômicos de raízes de lianas ainda são muito mais escassos que aqueles sobre os caules.

A maioria dos estudos disponíveis aponta para uma similaridade entre caules e raízes no que se refere à variação cambial, sua presença e tipo. Como exemplos, há estudos de Bignoniaceae com cunhas de floema nos dois órgãos (Gabrielli, 1992; Martinelli *et al.*, 2008), Basellaceae (Carlquist, 1999), Nyctaginaceae (Carlquist, 2004), Menispermaceae (Tamaio, 2006), e Aizoaceae (Carlquist, 2007) com câmbios sucessivos.

Em relação às características quantitativas do xilema de lianas, algumas diferenças entre os órgãos foram reportadas na literatura, como: vasos das raízes mais estreitos que os do caule em Austrobaileaceae (Carlquist, 2001b), e diâmetro e comprimento maiores nos elementos de vaso do caule de Menispermaceae (Tamaio, 2006).

Em *Serjania caracasana*, liana de Sapindaceae, Tamaio (2001) encontrou comprimentos maiores nos vasos e nas fibras do caule do que da raiz, mas não observou variações cambiais em raízes, ao contrário do que foi observado nos caules, que são compostos nessa espécie.

Conforme já abordado, Sapindaceae é uma família que apresenta tipos muito interessantes e diferentes de variações cambiais em seus caules. Essas configurações já são conhecidas para este órgão; o mesmo, porém, não ocorre para a raiz. A pergunta que norteia esse trabalho é, pois, se raízes das espécies escandentes da tribo Paullinieae apresentam os mesmos tipos de configurações anatômicas observadas em seus caules.

Outro aspecto a ser analisado, nesse estudo, é a estrutura do xilema secundário da raiz e do caule das espécies de lianas, através do estudo macroscópico de ambos os órgãos, complementando as informações com dados microscópicos, quando for o caso.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material

Espécies lianescentes, encontradas no Brasil, e pertencentes aos gêneros *Serjania* Mill. (6 espécies analisadas de 208 reconhecidas), *Paullinia* L. (4/167), *Thinouia* Planch. & Triana (2/9), *Urvillea* Kunth. (1/13) e *Cardiospermum* L. (1/17), tribo Paullinieae, família Sapindaceae, são o objeto de estudo do presente trabalho (The Plant List, 2013). O gênero que completa a tribo, *Lophostigma* Radlk. (duas espécies), não será analisado por não ocorrer em território brasileiro.

Todos os outros gêneros da tribo foram analisados e descritos macroscopicamente, e informações não detectáveis na macroscopia foram exploradas por meio de imagens microscópicas. Dados qualitativos e quantitativos também compõem a descrição de cada gênero, baseada nas normas Copant (1973), com adaptações, e complementada, quando necessário, com informações da IAWA list (1989).

Lista de materiais – Amostras de raízes e caules de Sapindaceae estudadas: espécie, nome e número de coleta (em negrito), local de coleta (nome completo das localidades ao final da lista) e código do herbário onde as exsicatas estão depositadas.

Cardiospermum halicacabum: **Pace 425** - La Mancha (SPF). *Paullinia carpopoda*: **Somner 1556** - PARNASO (RBR), **Bastos 10 & Bastos 11** - Paranapiacaba (SPF); *Paullinia marginata*: **Somner, 1593** - Tinguá (RBR); *Paullinia micrantha*: **Somner 1562** - PARNASO (RBR), **Somner 1597** - Tinguá (RBR), **Bastos, 13** - Paranapiacaba (SPF); *Paullinia racemosa*: **Bastos, 1** - Usina São José (SPF); *Serjania caracasana*: **Somner 1450** - Itatiaia (RBR), **Somner 1590 & Somner 1608** - Tinguá (RBR); *Serjania communis*: **Somner 1528 & Somner 1566** - PARNASO (RBR), **Somner 1585** - Tinguá (RBR); *Serjania corrugata*: **Somner 1578 & Somner 1620** - PARNASO (RBR); *Serjania cuspidata*: **Cardoso, 2010.4** - Chacrinha (RB), **Somner 1589 & Somner 1594** - Tinguá (RBR); *Serjania lethalis*: **Somner 1580** - PARNASO (RBR), **Somner 1628 & Somner 1652** - Poço das Antas (RBR), **Somner 1569** - PARNASO (RBR); *Serjania piscatoria*: **Somner 1529 & Somner 1552** - PARNASO (RBR); *Thinouia mucronata*: **Somner 1579** - PARNASO (RBR); *Thinouia scandens*: **Somner 1541** - PARNASO (RBR); *Urvillea rufescens*: **Somner 1602** - Tinguá (RBR), **Somner 1637 & Somner 1644** - Poço das Antas (RBR).

Locais de coleta – La Mancha: Estación Biológica de La Mancha, Centro de Investigaciones Costeras, Actopan, La Mancha, Vera Cruz, México. PARNASO: Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Rio de Janeiro, RJ, Brasil. Tinguá: Reserva Biológica Federal do Tinguá, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. Paranapiacaba: Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, São Paulo, SP, Brasil. Usina São José: Mata de Piedade, Usina São José, Igarassu, PE, Brasil. Itatiaia: Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. Chacrinha: Parque Estadual da Chacrinha, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. Poço das Antas: Reserva Biológica Poço das Antas, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Coleções – RB: Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. RBR: Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, RJ, Brasil. SPF: Herbário da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil.

As espécies foram selecionadas em função da sua localização nas coletas realizadas, e da possibilidade de acessar suas raízes, além dos caules. Sempre que foi possível, buscou-se trabalhar com o número de três indivíduos de cada espécie, mas em alguns casos dois indivíduos ou apenas um foi analisado, por limitações inerentes ao trabalho de campo.

Métodos

Coletas

Quatorze espécies de cinco dos seis gêneros escandentes de Paullinieae foram analisadas macroscopicamente quanto à sua morfologia interna, através de polimento do material fixado de raiz e caule e posterior escaneamento (para visões gerais) e fotografia (para detalhes) deste material.

As raízes e os caules foram coletados a aproximadamente 30 cm da região de transição caule-raiz (Figura 1), e também porções mais jovens para a confecção de exsicatas. As raízes e caules foram fixados em FAA 70% (Formaldeído, Ácido Acético e Álcool Etilico 70%, 18:1:1) eventualmente em Glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato 0,1M (com pH 7,4), e posteriormente armazenados em etanol 70%.

Figura 1: Regiões de amostragem para a raiz (seta dupla azul) e para o caule (seta dupla branca) em *Paullinia carpopoda*.

Análise Macroscópica

Para a análise macroscópica, as amostras foram polidas com diversas lixas d'água para madeira 3M nas granulações de 100, 220, 320, 500, 600, 1200 e 2000, nessa ordem. As lixas eram apoiadas sobre uma superfície plana (vidro resistente), dentro de uma bandeja plástica contendo água, e as amostras eram delicadamente deslizadas contra a lixa embaixo d'água, de 10 a 20 vezes em cada lixa (Antonio C.F. Barbosa, comunicação pessoal). As amostras lixadas foram postas para secar à temperatura ambiente e foram posteriormente escaneadas e fotografadas em maior detalhe em estereomicroscópio. Para análise macroscópica do xilema, as amostras foram observadas com lupa de mão de 10x de aumento fixo e também fotografadas em estereomicroscópio utilizando-se aumento de 10x (1.0 com objetiva de 10x) para observação das características da madeira. Maiores aumentos foram empregados no estereomicroscópio para análise de detalhes e estruturas que não puderam ser bem delimitadas ou mesmo visualizadas no aumento de 10x (exemplo: vasos de menor calibre em cadeias radiais em *Cardiospermum halicacabum*).

A descrição geral do xilema da tribo e de cada um dos gêneros seguiu as regras estabelecidas pela COPANT (1973) para análises macroscópicas, com modificações retiradas da IAWA Committee (IAWA, 1989), quando necessário. Parâmetros qualitativos foram estabelecidos durante a descrição macroscópica das amostras, tomando-se como base as regras das duas publicações citadas. O tipo de variação cambial, quando presente, foi determinado através da análise da amostra como um todo, e também sob lupa. O xilema secundário foi analisado quanto aos seguintes parâmetros qualitativos: presença ou ausência de dimorfismo de vasos, presença ou ausência de parênquima axial em faixas (que também pode ser indistinto, quando não é observado macroscopicamente), presença ou ausência de falso parênquima, abundância de parênquima/falso parênquima (pouco abundante quando presente em menor quantidade, na análise macroscópica), presença de vasos de menor calibre em cadeias radiais (indistinto quando não observado na macroscopia, apenas visível microscopicamente), presença ou ausência de fase autossuportante no caule, e quanto ao número de polos de protoxilema na raiz (parâmetro analisado microscopicamente – as espécies que não foram seccionadas aparecem com "?"). O floema secundário foi analisado quanto à dilatação dos raios (ausente, não observado, dilatada ou dilatada em forma de cunhas). O dimorfismo de vasos é um termo cunhado por Carlquist (1981) para a combinação de vasos de grande e pequeno calibre ou traqueídes vasicêntricas numa mesma amostra. As

amostras apresentaram parênquima axial na forma de faixas, e em alguns casos, falso parênquima, que são fibras de paredes delgadas, semelhantes a parênquima, intercaladas com fibras normais, de parede espessa, apenas visíveis no microscópio, também em faixas, e variando entre abundante ou pouco abundante. A abundância, tanto de parênquima quanto de falso parênquima, foi determinada de forma visual e comparativa entre todas as espécies estudadas. Os dados qualitativos mais importantes foram reunidos na Tabela 1, e também estão citados na descrição da tribo e de cada um dos gêneros.

Foi empregado o software gratuito ImageJ, versão 1.45s para todas as medições e contagens. Os parâmetros quantitativos também foram analisados sob lente de 10x de aumento, em fotografias tiradas no estereomicroscópio com este nível de aumento, e ficaram definidos em: área total da amostra (mm^2), área da casca (mm^2 e %), área do xilema (mm^2 e %) e área da medula (mm^2 e %, quando presente); diâmetro dos vasos de maior e menor calibre (μm), frequência dos vasos de maior e menor calibre (frequência/ mm^2), vasos/grupo (segundo Carlquist, 2001), largura e frequência dos raios (em μm e frequência/5mm, respectivamente). Os diâmetros de 30 vasos foram mensurados segundo duas categorias, sendo considerados vasos de maior calibre aqueles acima de $50\mu\text{m}$, e vasos de menor calibre os de diâmetro menor que $50\mu\text{m}$. As frequências de vasos foram medidas em 10 áreas por amostra. O número médio de vasos por grupo é um parâmetro estabelecido por Carlquist (2001) para medida de grupamento de vasos, sendo contados todos os vasos dentro de uma área de 1mm^2 , e depois todos os grupos de vasos (um vaso solitário conta como um grupo, múltiplos também são um grupo, e assim por diante) e divide-se o primeiro valor pelo segundo, em pelo menos 10 áreas. A largura e a frequência dos raios, bem como os outros parâmetros já comentados, também foram mensurados na superfície transversal da amostra, com 30 raios medidos para largura e 2 áreas de 5mm lineares (COPANT, 1973) por amostra, para frequência dos raios. Os dados quantitativos obtidos foram disponibilizados na Tabela 2 da seguinte forma: média $\pm$ desvio padrão (valor mínimo-valor máximo). Para os textos dos gêneros foram feitas médias aritméticas de todos os indivíduos analisados de cada gênero, e os valores máximos e mínimos foram obtidos dos dados brutos (maior e menor valor mensurado em cada gênero).

Testes de hipóteses do tipo T foram realizados em excel para comparar os dados quantitativos de raízes e caules da mesma espécie, visando identificar aqueles que foram iguais a um nível de significância de 95% e apresentados na Tabela 3. Os dados quantitativos e qualitativos também foram empregados em análises de agrupamento do tipo clusters hierárquicos e por clusters k-means, tanto

por single quanto por complete linkage, além de uma análise de componentes principais (PCA). Estes testes foram realizados no software R (R Core Team, 2014). O objetivo era identificar se os dados obtidos eram suficientes para agrupar as espécies segundo os gêneros, ou por órgão (raiz e caule).

Análise Microscópica

Para os diferentes gêneros, pelo menos uma espécie foi analisada sob aspecto microscópico, para complementar e confirmar as características observadas sob aspecto macroscópico. As espécies *Cardiospermum halicacabum*, *Serjania caracasana*, *Serjania lethalis* e *Urvillea rufescens* tiveram raízes e caules analisados também microscopicamente. Para *Serjania cuspidata* e *Thinouia scandens* foram confeccionadas e estudadas apenas as lâminas de raízes, já para as espécies *Paullinia carpopoda*, *Paullinia micrantha*, *Serjania piscatoria* e *Thinouia mucronata* foram estudados sob aspecto microscópico somente os caules.

A maioria das amostras foi seccionada segundo métodos tradicionais em anatomia da madeira, sem qualquer preparo prévio. Os cortes foram desidratados em série etanólica, submetidos à dupla coloração Safranina 1% e Azul de Astra 1% (Bukatsch, 1972, modificado por Kraus & Arduin, 1997) e montados em lâminas permanentes com Bálsamo do Canadá.

Em outros casos, algumas amostras precisaram ser amolecidas pelo emprego de Etilenodiamina 4% em estufa a 60°C (Barbosa *et al.*, 2010), e posteriormente emblocadas em PEG (polietilenoglicol) 1500 (Gerlach, 1984) previamente às secções. Os cortes histológicos foram feitos nos três planos: transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial, em micrótomo de deslize, utilizando-se a técnica de Barbosa *et al.* (2010). Em seguida, os cortes foram desidratados e montados, como citado anteriormente.

As lâminas foram fotografadas em microscópio ótico Leica DMLB e câmera digital DFC310 acoplada.

RESULTADOS

Primeiramente, apresenta-se uma descrição da tribo Paullinieae, seguida por descrições detalhadas de cada um dos gêneros das raízes e caules. As descrições da tribo e dos gêneros estudados estão baseadas nos caracteres gerais da casca

(formada pela periderme, eventualmente pelo córtex e pelo floema secundário) e da medula, além das características anatômicas do xilema secundário.

Tribo Paullinieae (14 spp)

Características gerais

Hábito. Arbustos escandentes no gênero *Cardiospermum* (Figura 2A-B) e lianas em todos os outros gêneros estudados (Figura 2C-D).

Área total. Varia de 7 a 970 mm² nas raízes e de 27 a 1895 mm² nos caules.

Variação cambial. Ausente na maioria das raízes, denominadas raízes simples (Figura 3A). Presente em algumas raízes, são dos tipos: lobada em *Urvillea rufescens* (Figura 3B) e xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo em *Serjania lethalis* (Figura 3C) e *Serjania caracasana* (Figura 3D). As cunhas de floema se formam por uma maior produção de floema secundário e menor produção de xilema secundário em alguns pontos da circunferência do órgão; em lianas de Sapindaceae, o câmbio se mantém contínuo apesar da formação das cunhas. Neoformação de cilindros vasculares periféricos em *Serjania caracasana* (Figura 3D). Nos caules, não foram observadas variações cambiais em *Cardiospermum halicacabum*, *Thinouia mucronata*, *Paullinia carpopoda* e *Paullinia micrantha* – caules simples (Figura 3E). Todas as outras espécies estudadas apresentam variações cambiais, dos seguintes tipos: lobado em *Urvillea rufescens* (Figura 3F); composto em *Serjania communis* (Figura 3G); dividido em *Serjania corrugata* (Figura 3H); composto, com xilema interrompido por cunhas de floema e neoformação de cilindros vasculares periféricos em *Serjania caracasana* (Figura 3I); cordado em *Thinouia scandens* (Figura 3J) e câmbios sucessivos em *Paullinia racemosa* (Figura 3K).

Casca. Composição. Periderme e floema secundário (condutor e não-condutor) sempre presentes nas raízes e caules (Figura 4A-D); córtex e faixa de esclerênquima são ocasionais (Figura 4A). **Área.** Varia de 33 a 75% da área total da raiz e de 19 a 71% da área total do caule.

Raios dilatados do floema. Dilatado em forma de cunha em algumas espécies, como no caule de *Paullinia micrantha* (Figura 4A); dilatado em algumas espécies, como nas raízes de *Serjania lethalis* (Figura 4B) e nas de *Serjania caracasana* (Figura 4C); indistinto sob lente em algumas espécies, como na raiz de *Serjania communis*; e ausentes na raiz e caule de *Cardiospermum halicacabum* (Figura 4D).

Medula. Indistinta sob lente nas raízes, mas presente na análise microscópica da maioria das espécies estudadas (ex: *Serjania caracasana*, Figura 4E), exceto em *Serjania cuspidata* (Figura 4F) e *Thinouia scandens*. Sempre presente nos caules. Área. Varia de 0 a 11% da área total nos caules.

Polos de protoxilema nas raízes. Raízes diarcas (Figura 4E-F) em todas as espécies estudadas.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. Varia de 25 a 67% da área total da raiz e de 28 a 77% da área total do caule.

Camadas de crescimento. Indistintas em todas as espécies, nos dois órgãos (Figura 5A-D).

Parênquima axial. Visibilidade. Visível sob lente na maioria das espécies estudadas (Figura 5A-B, 6A). Na raiz proximal (região próxima ao ápice radicular) de *Cardiospermum halicacabum*, na raiz de *Serjania piscatoria* e no caule de *Serjania corrugata* (Figura 5C), o parênquima axial é indistinto sob lente, porém visível sob análise microscópica (Figura 6B). Tipo. Predominantemente em faixas (Figura 5A-B, 6A-B). Parênquima axial vasicêntrico (Figura 6C), paratraqueal escasso e não lignificado (Figura 6D) também ocorrem, sendo visíveis apenas sob análise microscópica. Abundância. Varia de abundante (Figura 5A) a pouco abundante (Figura 5B).

Falso parênquima/fibras. Observam-se faixas que não correspondem ao parênquima axial, mas sim a faixas de fibras semelhantes a parênquima, de paredes delgadas, que se alternam com faixas de fibras regulares, de paredes espessas (Figura 5D, 6E-F). Visibilidade. Faixas de falso parênquima visíveis sob lente em *Thinouia mucronata* (Figura 5D), *Thinouia scandens* (Figura 6E) e *Urvillea rufescens*, na raiz e no caule. Abundância. Abundante em raiz e caule das três espécies (Figura 5D, 6E-F).

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 5A-D). Dimorfismo de vasos. Presente em raízes e caules de todas as espécies analisadas (6E). Visibilidade. Vasos de maior calibre visíveis a olho nu (Figura 3A-K); vasos de menor calibre visíveis (Figura 5A-B) a indistintos sob lente (Figura 5C). Diâmetro. Vasos de maior calibre variam de 51-173-453µm em raízes e 51-175-433µm em caules; vasos de menor calibre

variam de 4-28-50µm em raízes e 8-27-50µm em caules. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 2-15-36 vasos/mm² em raízes e 0-16-47 vasos/mm² em caules; vasos de menor calibre variam de 2-42-157 vasos/mm² em raízes e 2-64-165 vasos/mm² em caules. Agrupamento. Vasos de maior calibre predominantemente solitários a múltiplos de 2-3, estes últimos geralmente em arranjo tangencial em raízes e caules (Figura 6A); vasos de menor calibre em múltiplos de 2-4 e frequentemente em longas cadeias radiais (variam de 2 a 21 vasos) nos dois órgãos (Figura 6D-E). Vasos/grupo variam de 1,0-1,3-3,2 em raízes e 1,0-1,4-3,4 em caules. Linhas vasculares. Retilíneas.

Raios. Visibilidade. Visíveis sob lente na superfície transversal (Figura 7A-B) e, na superfície tangencial, com dificuldade sob lente (Figura 7C). Largura. Variam de 8-28-77µm em raízes e 11-32-86µm em caules. Frequência. Raios variam de 7-36-52 raios/5mm em raízes e 16-42-66 raios/5mm em caules. Altura dos raios. < 2mm. Dimorfismo de raios. Presença de raios altos e largos e de raios baixos e finos ao mesmo tempo (Figura 7C-D). Raios estratificados. Ausentes.

Fase autossuportante no caule. Região do xilema secundário próxima à medula marcada pela presença de muitas fibras, pouco parênquima e vasos de menor calibre, formada no início do crescimento secundário de muitas lianas. Presente no caule de várias das espécies analisadas (ex. *Thinouia scandens*, Figura 7B) e ausente em todas as espécies de *Serjania* estudadas.

Injúrias. Foram observadas reações a injúrias em raízes e caules de muitas espécies: nas raízes de 13 indivíduos e nos caules de 16 indivíduos dos 30 analisados. A causa da injúria não pôde ser determinada, mas seus efeitos puderam ser observados no floema e no xilema dos indivíduos afetados, dentre eles: acúmulo de substâncias nas células próximas à região afetada, indicada por uma coloração diferenciada (Figura 8A-B); vasos obstruídos por conteúdo variando de cor amarelada a avermelhada, semelhante à goma (Figura 8A-C); mudança na organização das células (Figura 8C); e presença de mácula e necrose (Figura 8A-C).

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Figura 2: Tribo Paullinieae - Hábitos. A,B) *Cardiospermum halicacabum*, arbusto-escandente. C,D) *Serjania lethalis*, liana. Seta dupla azul - raiz; seta dupla branca - caule.

Figura 3: Tribo Paullinieae - Tipos de variação cambial. **A-D. Raiz.** A) *Serjania communis*, ausência de variação cambial - tipo simples. B-D. Presença de variação cambial. B) *Urvillea rufescens*, tipo lobado. C-D. Xilema interrompido por cunhas de floema. C) *Serjania lethalis*. D) *Serjania caracasana*, também com neoformação de cilindros vasculares periféricos. **E-K. Caule.** E) *Paullinia micrantha*, ausência de variação cambial - tipo simples. F-K. Presença de variação cambial. F) *Urvillea rufescens*, tipo lobado. G) *Serjania communis*, tipo composto. H) *Serjania corrugata*, tipo dividido. I) *Serjania caracasana*, tipo composto, com xilema interrompido por cunhas de floema, e com neoformação de cilindros vasculares periféricos. J) *Thinouia scandens*. K) *Paullinia racemosa*, câmbios sucessivos. Asterisco - raio dilatado; cabeça de seta branca - cunhas de floema; seta branca - neoformações de cilindros vasculares periféricos.

Figura 4: Tribo Paullinieae - Casca e medula. A) *Paullinia micrantha*, raio dilatado em forma de cunha. B) *Serjania lethalis*, raio dilatado. C) *Serjania caracasana*, raio dilatado. D) *Cardiospermum halicacabum*, ausência de dilatação do raio. E) *Serjania caracasana*, presença de medula na raiz diarca. F) *Serjania cuspidata*, ausência de medula na raiz. Asterisco - raio dilatado; cabeça de seta branca - polos de protoxilema; cabeça de seta preta - vaso no centro da raiz; Ca - casca; Co - córtex; CF - cunha de floema; Ef - faixa de esclerênquima; Fc - floema condutor; Fnc - floema não-condutor; M - medula; Pe - periderme; X - xilema secundário.

Figura 5: Tribo Paullinieae - Visibilidade e abundância de parênquima axial, falso parênquima, vasos. A-B. Parênquima visível sob lente. A) *Paullinia marginata*, parênquima abundante. B) *Paullinia micrantha*, parênquima pouco abundante. C) *Serjania corrugata*, parênquima e vasos de pequeno calibre indistintos sob lente. D) *Thinouia mucronata*, falso parênquima (setas brancas) abundante. Cabeça de seta preta - vasos de pequeno calibre em cadeias radiais; seta preta - faixas de parênquima axial.

Figura 6: Tribo Paullinieae - Visibilidade e tipos de parênquima axial, falso parênquima, vasos. A-C. Parênquima em faixas - asterisco branco. A) *Serjania cuspidata*, parênquima em faixas na macroscopia. B) *Serjania piscatoria*, parênquima em faixas visível apenas na análise microscópica. C) *Paullinia carpopoda*, parênquima vasicêntrico - seta branca. D) *Serjania caracasana*, parênquima não lignificado - asterisco amarelo. E,F,G) *Thinouia scandens*, falso parênquima - asterisco preto. G) Secção longitudinal tangencial, fibras semelhantes a parênquima - linha branca; fibras regulares - linha preta. Cabeça de seta branca - vasos em arranjo tangencial; cabeça de seta preta - vasos de menor calibre em cadeias radiais.

Figura 7: Tribo Paullinieae - Raios e fase auto-suportante no caule. A-B) Superfície transversal. *Thinouia scandens*. A) Raios visíveis sob lente - cabeça de seta amarela, vasos de menor calibre em cadeias radiais - cabeça de seta preta. B) As - Xilema da fase auto-suportante, Nas - Xilema da fase não auto-suportante. C-D) Superfície tangencial. Dimorfismo de raios. Raios baixos e mais finos - seta preta; raios altos e mais largos - seta branca. C) *Paullinia micrantha*. D) *Thinouia scandens*.

Figura 8: Tribo Paullinieae - Reação a injúrias. A-B. Necrose do tecido afetado - linha branca; coloração diferenciada - asterisco vermelho. A) Raiz de *Serjania cuspidata*. B) Caule de *Paullinia micrantha*. C) *Paullinia carpopoda*, mudança de organização das células - linha preta; Ma - mácula. Seta vermelha - conteúdos nos vasos.

***Cardiospermum* L. (1 spp)**

Espécie arbustivo-lianescente que apresenta diferença anatômica na raiz e no caule em duas regiões distintas: i) raiz da porção próxima ao caule (distal) e da porção mais próxima ao ápice radicular (proximal); ii) caule da porção ereta (distal) e da volúvel (proximal). A descrição abaixo apresenta em separado as características das porções proximal e distal da raiz e do caule quando estes são diferentes entre si. Em caso contrário, a descrição é única.

Características gerais

Hábito. Arbustos escandentes.

Área total. Porção proximal da raiz e do caule: 20 mm² na raiz e 27 mm² no caule. Porção distal da raiz e do caule: 59 mm² na raiz e 155 mm² no caule.

Variação cambial. Ausentes em raízes (Figura 9A, C) e nos caules (Figura 9B, D).

Casca. Área. Porção proximal da raiz e do caule: Corresponde a 35% da área total na raiz e 26% da área total no caule. Porção distal da raiz e do caule: Corresponde a 35% da área total na raiz e 22% no caule.

Raios dilatados do floema. Ausentes nos dois órgãos e porções.

Medula. Área. Porção proximal da raiz e do caule: Corresponde a 11% da área total do caule. Porção distal da raiz e do caule: Corresponde a 1% da área total do caule.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. Porção proximal da raiz e do caule: 65% da área total da raiz e 63% da área total do caule. Porção distal da raiz e do caule: 65% da área total da raiz e 77% da área total do caule.

Camadas de crescimento. Indistintas nos dois órgãos.

Parênquima axial. Porção proximal da raiz e do caule: Visibilidade. Indistinto sob lente nas raízes (Figura 9A), visível com dificuldade sob lente no caule (Figura 9B). Abundância. Pouco abundante nos caules (Figura 9B).

Porção distal da raiz e do caule: Visibilidade. Visível sob lente nos dois órgãos (Figura 9C-D). Abundância. Abundante nos dois órgãos (Figura 9C-D).

Ambas as porções: Tipo. Em faixas (Figura 9B-F); parênquima não lignificado visível apenas na análise microscópica (Figura 9E-F).

Vasos. Ambas as porções: Porosidade. Difusa (Figura 9A-D). Dimorfismo de vasos. Presente em raízes e caules (Figura 9E-F), porém indistinto sob lente. Visibilidade. Vasos de maior calibre visíveis a olho nu (Figura 9A-D); vasos de menor calibre indistintos sob lente, só visíveis na análise microscópica (Figura 9E-F). Agrupamento. Vasos de maior calibre principalmente solitários e ocasionalmente em múltiplos de 2-3 com arranjo tangencial em raízes e caules (Figura 9A,E-F); vasos de menor calibre em cadeias radiais (de 2 a 12 vasos) nos dois órgãos (Figura 9E-F). Vasos/grupo. Variam de 1,0-1,1-1,3 em raízes e caules nas duas porções.

Porção proximal da raiz e do caule: Diâmetro. Vasos de maior calibre variam de 55-157-240µm nas raízes e 53-106-206µm nos caules; vasos de menor calibre variam de 15-30-50µm nas raízes e 12-27-50µm nos caules. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 22-27-30 vasos/mm² nas raízes e 29-37-47 vasos/mm² nos caules e vasos de menor calibre variam de 24-44-97 vasos/mm² nas raízes e 101-135-158 vasos/mm² nos caules.

Porção distal da raiz e do caule: Diâmetro. Vasos de maior calibre variam de 52-103-135µm nas raízes e 56-96-154µm nos caules; vasos de menor calibre variam de 11-30-49µm nas raízes e 9-25-50µm nos caules. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 37-42-51 vasos/mm² nas raízes e 38-48-56 vasos/mm² nos caules; e vasos de menor calibre variam de 98-122-159 vasos/mm² nas raízes e 145-169-183 vasos/mm² nos caules.

Raios. Ambas as porções: Visibilidade. Visíveis com dificuldade sob lente na superfície transversal (Figura 9A-D) e indistintos na superfície tangencial.

Porção proximal da raiz e do caule: Largura. Variam de 15-24-36µm nas raízes e 13-26-57µm nos caules. Frequência. Variam de 36-39-42 raios/5mm nas raízes e 59-61-63 raios/5mm nos caules.

Porção distal da raiz e do caule: Largura. Variam de 15-29-51µm nas raízes e 12-28-50µm nos caules. Frequência. Variam de 60-62-63 raios/5mm nas raízes e 50-52-54 raios/5mm nos caules.

Fase autossuportante no caule. Presente nas duas porções (Figura 9F).

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Figura 9: *Cardiospermum* L., raiz e caule. A-F) *Cardiospermum halicacabum*. A-B,E-F) Região proximal da raiz e do caule; As - Xilema da fase auto-suportante, Nas - Xilema da fase não auto-suportante. C-D) Região distal da raiz e do caule. F) Detalhe microscópico da Figura 9B. Asterisco amarelo - Parênquima não-lignificado; cabeça de seta branca - vasos em arranjo tangencial; cabeça de seta preta - vasos de menor calibre em cadeias radiais; seta preta - faixa de parênquima axial.

***Paullinia* L. (4 spp)**

Características gerais

Hábito. Lianescente.

Área total. Varia de 83 a 178 mm² nas raízes e de 94 a 1895 mm² nos caules.

Variação cambial. Ausente nas raízes, sendo denominadas raízes simples (Figura 10A-B); não observada nos caules de *Paullinia carpopoda* (Figura 10D) e *Paullinia micrantha*, caules simples; presente no caule de *Paullinia marginata*, do tipo lobado (Figura 10C); e caule de *Paullinia racemosa* com câmbios sucessivos (Figura 10F).

Casca. Área. Varia de 36% a 46% da área total da raiz e de 19% a 43% da área total do caule.

Raios dilatados do floema. Dilatados em forma de cunha na raiz e no caule de *P. micrantha* (Figura 10E) e no caule de *P. carpopoda* e *P. racemosa*; dilatados na raiz e no caule de *P. marginata* e na raiz de *P. racemosa*; e indistintos sob lente em raiz de *P. carpopoda*.

Medula. Área. Varia de 0 a 6% da área total nos caules.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. Varia de 54 a 64% da área total da raiz e de 56 a 75% da área total do caule.

Camadas de crescimento. Indistintas nos dois órgãos.

Parênquima axial. Visibilidade. Visível sob lupa em raízes e caules (Figura 11A-C). Tipo. Em faixas, tanto nas raízes quanto nos caules em todas as espécies analisadas (Figura 11A-C) e, sob análise microscópica, observa-se o parênquima vasicêntrico em *P. carpopoda* (Figura 11D). Abundância. Abundante em raiz e caule de *P. carpopoda* (Figura 11A-B) e *P. marginata*; pouco abundante em *P. micrantha* e *P. racemosa*, nos dois órgãos.

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 11A-B). Dimorfismo de vasos. Presente nas raízes e caules (Figura 11A-D). Visibilidade. Os de maior calibre são visíveis a olho nu (Figura 10A-D) e os de menor calibre, visíveis sob lupa (Figura 11A,C). Diâmetro. Vasos de maior calibre variando de 52-193-411µm nas raízes e 51-

209-428µm nos caules; vasos de menor calibre variando de 13-32-50µm nas raízes e caules. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 2-11-21 vasos/mm² na raiz e 1-11-24 vasos/mm² no caule; vasos de menor calibre variando de 6-31-66 vasos/mm² na raiz e 4-38-96 vasos/mm² no caule. Agrupamento. Vasos de maior calibre predominantemente solitários, ocasionalmente em múltiplos de 2-3 tangencialmente orientados em raízes e caules (Figura 11B-C); vasos de menor calibre em múltiplos de 2-4 e também em cadeias radiais de 2 a 12 nos dois órgãos (Figura 11A,C,D). Vasos/grupo. Variando de 1,0-1,7-3,4 na raiz e no caule.

Raios. Visibilidade. Visíveis com dificuldade sob lente na superfície transversal (Figura 11A-C) e tangencial. Espessura. Varia de 11-29-70µm na raiz e 11-30-79µm no caule. Frequência. Varia de 19-33-45 raios/5mm na raiz e 19-36-56 raios/5mm no caule.

Fase autossuportante no caule. Presente em todas as espécies estudadas (Figura 11B).

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente

Figura 10: *Paullinia* L., raiz e caule. A-D. Vasos de maior calibre visíveis a olho nu. A-B. Raízes, ausência de variação cambial - tipo simples. A) *Paullinia micrantha*. B) *Paullinia carpopoda*. C-F. Caules. C) *Paullinia marginata*, tipo lobado. D) *Paullinia carpopoda*, ausência de variação cambial - tipo simples. E) *Paullinia micrantha*, raios dilatados em forma de cunha (asteriscos pretos). F) *Paullinia racemosa*, câmbios sucessivos.

Figura 11: *Paullinia* L., xilema secundário, raiz e caule. A-D) *Paullinia carpopoda*, parênquima axial em faixas (asterisco branco); parênquima vasicêntrico (seta branca). Cabeça de seta branca - vasos em arranjo tangencial; cabeça de seta preta - vasos de menor calibre em cadeias radiais; linha branca - xilema da fase auto-suportante.

Serjania Mill. (6 spp)

Características gerais

Hábito. Lianescente.

Área total. Varia de 7 a 970 mm² nas raízes e de 29 a 980 mm² nos caules.

Variação cambial. Raízes apresentando xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo em *Serjania caracasana* (Figura 12A, 13B-C) e *S. lethalis* (Figura 12B); neoformações de cilindros vasculares periféricos presentes em *Serjania caracasana* (Figura 12A); raízes simples – sem variação cambial – em *S. communis*, *S. corrugata*, *S. cuspidata* (Figura 12C). Caule dividido em *S. corrugata* (Figura 12D); fissurado em *S. piscatoria* (Figura 12E); composto em *S. caracasana* (Figura 12H), *S. communis*, *S. cuspidata* (Figura 12F) e *S. lethalis* (Figura 12G); apresentando inclusive xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo em *S. caracasana*, *S. communis*, *S. cuspidata* e *S. lethalis* (Figura 12G); neoformações de cilindros vasculares periféricos em *S. caracasana* (Figura 12H) e *S. piscatoria* (Figura 12E).

Casca. Área. Variando de 33 a 75% da área total da raiz, e de 38 a 71% da área total do caule.

Raios dilatados do floema. Dilatados em raiz e caule de *S. caracasana*, *S. cuspidata* e *S. lethalis*; indistintos sob lente nas demais espécies.

Medula. Área. Varia de 0 a 3% da área total nos caules.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. Varia de 25 a 67% da área total da raiz e de 28 a 59% da área total do caule.

Camadas de crescimento. Indistintas nos dois órgãos.

Parênquima axial. Visibilidade. Visível sob lente na maioria das espécies estudadas tanto na raiz quanto no caule (Figura 13A). Indistinto sob lente na raiz de *S. piscatoria* e no caule de *S. corrugata*. Tipo. Em faixas nas raízes e caules de quase todas as espécies estudadas (Figura 13A); quando não visível sob lente, observa-se sob análise microscópica; também ocorre parênquima não lignificado e

paratraqueal escasso (Figura 13D). Abundância. Abundante em raiz e caule de *S. communis* (Figura 13A), *S. caracasana*, *S. cuspidata*, e *S. lethalis*; pouco abundante em raiz e caule de *S. caracasana* (Figura 13B) e raiz de *S. corrugata*.

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 13A-B). Dimorfismo de vasos. Presente na raiz e no caule (Figura 13B). Visibilidade. Os de maior calibre são visíveis a olho nu (Figura 12A-H); os de menor calibre, pouco visíveis sob lupa na maioria das espécies (Figura 13B), e indistintos sob lente em raiz de *S. caracasana* e *S. piscatoria*, e caule de *S. corrugata* e *S. cuspidata*. Diâmetro. Vasos de maior calibre variando de 51-148-453µm na raiz e de 51-179-433µm no caule. Vasos de menor calibre variando de 4-27-50µm na raiz e de 8-28-50µm no caule. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 2-16-36 vasos/mm² na raiz e de 0-13-32 vasos/mm² no caule. Os vasos de menor calibre variam de 2-32-157 vasos/mm² na raiz e de 2-35-165 vasos/mm² no caule. Agrupamento. Em todas as espécies e nos dois órgãos, vasos de maior calibre predominantemente solitários, mas também em múltiplos de 2-3 tangencialmente orientados (Figura 13A-B); os de menor calibre em múltiplos de 2-4 e também em cadeias radiais de 3 a 13 vasos (Figura 13B-D). Vasos/grupo. Variando de 1,0-1,3-1,9 na raiz e de 1,0-1,3-2,7 no caule.

Raios. Visibilidade. Visíveis a pouco visíveis (Figura 13B) sob lupa nas superfícies transversal e longitudinal tangencial. Espessura. Variando de 8-26-77µm na raiz e de 11-33-86µm no caule. Frequência. Variando de 7-25-40 raios/5mm na raiz e 16-33-66 raios/5mm no caule.

Fase autossuportante no caule. Ausente em todas as espécies analisadas.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Figura 12: *Serjania* Mill., raiz e caule. **A-C. Raiz.** A-B. Xilema interrompido por cunhas de floema. A) *Serjania caracasana*, também com neoformação de cilindros vasculares periféricos. B) *Serjania lethalis*. C) *Serjania cuspidata*, ausência de variação cambial - tipo simples. **D-H. Caule.** Presença de variação cambial. D) *Serjania corrugata*, tipo dividido. E) *Serjania piscatoria*, tipo fissurado, com neoformação de cilindros vasculares periféricos. F) *Serjania cuspidata*, tipo composto. G) *Serjania lethalis*, tipo composto, com xilema interrompido por cunhas de floema. H) *Serjania caracasana*, tipo composto, com xilema interrompido por cunhas de floema e também com neoformação de cilindros vasculares periféricos. Cabeça de seta branca - cunhas de floema; seta branca - neoformações de cilindros vasculares periféricos.

Figura 13: *Serjania* Mill., raiz e caule. A) *Serjania communis*, parênquima em faixas (seta preta). B-C) *Serjania caracasana*, vasos de menor calibre em cadeias radiais (cabeça de seta preta) e cunha de floema (linha vermelha). D) *Serjania lethalis*, parênquima em faixas (linha preta) entrecaladas com faixas de fibras (linha branca), parênquima paratraqueal escasso (seta amarela), vasos de menor calibre em cadeias radiais (cabeça de seta preta). Cabeça de seta branca - vasos em arranjo tangencial.

***Thinouia* Planch. & Triana (2 spp)**

Características gerais

Hábito. Lianescente.

Área total. Varia de 99 a 241 mm² nas raízes e de 368 a 917 mm² nos caules.

Variação cambial. Ausente nas raízes (Figura 14A). Caule cordado em *Thinouia scandens*, com três cilindros no espécime estudado (Figura 14C); tal variação não observada no caule de *Thinouia mucronata* (Figura 14B).

Casca. Área. Variando de 41 a 44% da área total da raiz e de 31 a 34% da área total do caule.

Raios dilatados do floema. Dilatados em forma de cunha na raiz e no caule das espécies estudadas (Figura 14D-E).

Medula. Área. Varia de 0 a 1% da área total nos caules.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. Varia de 56 a 59% da área total da raiz e de 65 a 69% da área total do caule.

Camadas de crescimento. Indistintas nos dois órgãos.

Parênquima axial. Visibilidade. Indistinto sob lente (Figura 14D-E). Tipo. Paratraqueal escasso nos dois órgãos (Figura 14F).

Falso parênquima/fibras. Visibilidade. Faixas de falso parênquima visíveis sob lente nas espécies estudadas, na raiz e no caule (Figura 14D-G). Abundância. Abundante em raiz e caule de *T. mucronata* e *T. scandens* (Figura 14D-G).

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 14D-E). Dimorfismo de vasos. Presente em raízes e caules (Figura 14E-F). Visibilidade. Os de maior calibre são visíveis a olho nu (Figura 14A-C); os de menor calibre, pouco visíveis sob lupa (Figura 14E). Diâmetro. Vasos de maior calibre variando de 52-199-367µm nas raízes e de 55-214-402µm nos caules. Vasos de menor calibre variando de 16-32-50µm em raízes e caules. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 3-8-15 vasos/mm² na raiz e de 5-7-10 vasos/mm² no caule; os vasos de menor calibre variam de 26-42-56 vasos/mm² na raiz e de 17-40-87 vasos/mm² no caule. Agrupamento. Nas duas espécies, para raízes e caules, vasos de maior calibre predominantemente solitários, mas também em múltiplos de 2-3 tangencialmente organizados (Figura

14D-E); os de menor calibre em múltiplos de 2-3 e também em cadeias radiais de 4 a 12 (Figura 14E-F). Vasos/grupo. Variando de 1,0-1,2-1,7 na raiz e de 1,0-1,6-2,4 no caule.

Raios. Visibilidade. Visíveis sob lupa nas superfícies transversal (Figura 14D-E) e longitudinal tangencial. Espessura. Variando de 14-33-61µm na raiz e de 16-38-68µm no caule. Frequência. Variam de 38-43-49 raios/5mm na raiz e de 34-43-52 raios/5mm, no caule.

Fase autossuportante no caule. Presente nas espécies analisadas.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Figura 14: *Thinouia Planch. & Triana*, raiz e caule. A) *Thinouia mucronata*, ausência de variação cambial - tipo simples. B) *Thinouia mucronata*, variação cambial não observada. C-G) *Thinouia scandens*. C) Caule cordado. D-E) Raio dilatado em forma de cunha (asterisco preto), vasos de menor calibre em cadeias radiais (cabeça de seta preta), vasos em arranjo tangencia (cabeça de seta branca). F-G) Fibras semelhantes a parênquima (linha branca), fibras regulares (linha preta). G) Secção longitudinal tangencial. Cabeça de seta preta - vasos de menor calibre em cadeias radiais; Seta amarela - parênquima paratraqueal escasso.

***Urvillea* Kunth. (1 spp: *Urvillea rufescens*)**

Características gerais

Hábito. Lianescente.

Área total. 61 mm² na raiz e 112 mm² no caule.

Variação cambial. Raiz lobada, com dois lobos (Figura 15A,D), e caule também lobado, com três lobos, na mesma espécie (Figura 15B-C); em estágios posteriores de desenvolvimento, o caule se fissa em três partes (tipo fissurado, Figura 15C).

Casca. Área. Corresponde a 36% da área total da raiz e 33% da área total do caule.

Raios dilatados do floema. Dilatados em forma de cunha na raiz e no caule (Figura 15D).

Medula. Área. 1% da área total do caule.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Xilema secundário

Área. 64% da área total da raiz e 66% da área total do caule.

Camadas de crescimento indistintas nos dois órgãos.

Parênquima axial. Visibilidade. Indistinto sob lente. Tipo. Vasicêntrico, constituído por uma camada de células ao redor dos vasos nos dois órgãos (Figura 15G).

Falso parênquima/fibras. Visibilidade. Faixas de falso parênquima visíveis sob lente nos dois órgãos (Figura 15E-F). Abundância. Abundante na raiz e no caule (Figura 15D-F).

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 15D-G). Dimorfismo de vasos. Presente nos dois órgãos (Figura 15F-G). Visibilidade. Os de maior calibre visíveis a olho nu (Figura 15A-B); os de menor calibre pouco visíveis sob lupa, na raiz e no caule (Figura 15F-G). Diâmetro. Variando de 56-166-302µm na raiz e de 52-169-263µm no caule, para os vasos de maior calibre. Os de menor calibre variam de 6-19-41µm na raiz e de 11-19-32µm no caule. Frequência. Vasos de maior calibre variam de 12-15-24 vasos/mm² na raiz e de 8-14-24 vasos/mm² no caule; os de menor calibre variam de 45-63-99 vasos/mm² na raiz e de 39-71-109 vasos/mm² no caule. Agrupamento.

Vasos de maior calibre predominantemente solitários a múltiplos 2-3 tangencialmente orientados na raiz e no caule (Figura 15D-E); vasos de menor calibre em múltiplos 2-3 e em cadeias radiais (de 3 a 21 vasos) na raiz e no caule (Figura 15F-G). Vasos/grupo. Variando de 1,0-1,4-1,9 na raiz e no caule.

Raios. Visibilidade. Pouco visíveis sob lupa na superfície transversal (Figura 15D-E); pouco visíveis sob lupa na superfície longitudinal tangencial. Espessura. Variando de 11-28-58µm na raiz e de 11-31-64µm no caule. Frequência. Variando de 28-39-52 raios/5mm na raiz e de 24-36-43 raios/5mm no caule.

Fase autossuportante no caule. Presente na espécie estudada.

Para caracteres qualitativos e quantitativos, veja as Tabelas 1 e 2, respectivamente.

Figura 15: *Urvillea* Kunth., raiz e caule. A-G) *Urvillea rufescens*. A) Raiz lobada, com dois lobos. B) Caule lobado, com três lobos. C) Caule fissurado. D) Raio dilatado do floema (linha amarela), vasos em arranjo tangencial (cabeça de seta branca). E) Falso parênquima (asterisco preto), vasos em arranjo tangencial (cabeça de seta branca). F-G) Fibras semelhantes a parênquima (linha branca), fibras regulares (linha preta), vasos de pequeno calibre em cadeias radiais (cabeça de seta preta). Seta branca - parênquima vasicêntrico.

Análise estatística

Os dados quantitativos, obtidos com base na análise do xilema, e os qualitativos, a partir da análise de xilema e floema e dos tipos de variação cambial, foram colhidos de todas as espécies trabalhadas e organizados nas Tabelas 1, 2 e 3. Os dados brutos foram analisados pelos métodos de agrupamento por clusters hierárquicos e por clusters k-means, tanto por single quanto por complete linkage. Foi realizada uma análise de componentes principais. Além disso, testes de hipóteses do tipo T de Student foram feitos para comparar os dados quantitativos de raízes e caules da mesma espécie, visando identificar aqueles que foram iguais a um nível de significância de 95%.

De todos os métodos de agrupamento empregados, aqueles cujos resultados mais se alinharam com os obtidos nos testes de hipóteses e com as observações visuais das amostras são os da análise de componentes principais (PCA) baseada em dados quantitativos (Figuras 16-18). Tanto nas análises que empregaram em conjunto os dados de raiz e caule, quanto naquelas que utilizaram apenas um dos órgãos, observa-se que as amostras não foram agrupadas pelos dados quantitativos do xilema, bastante similares entre as espécies analisadas, em todos os gêneros.

De um modo geral, a análise de componentes principais mostrou que o parâmetro "diâmetro dos vasos de maior calibre" é o maior responsável pela variância encontrada nas análises, seguido pelos parâmetros "diâmetro dos vasos de menor calibre" e "frequência dos vasos de menor calibre". Na análise que combinou dados de raiz e caule, o diâmetro dos vasos de maior calibre é responsável por 95,5% da variância, e o diâmetro dos vasos de menor calibre somado à frequência dos vasos de menor calibre, por 2,73% da variância. Somados, estes componentes são responsáveis por 98,23% da variância das amostras (Figura 16). Com os dados de raiz, os valores são similares: o diâmetro dos vasos de maior calibre é responsável por 98% da variância; e o diâmetro dos vasos de menor calibre, por 1% da variância, totalizando, juntos, 99% da variância das amostras (Figura 17). Situação similar para os dados de caule: diâmetro dos vasos de maior calibre é responsável por 92,1% da variância; e o diâmetro dos vasos de menor calibre somado à frequência dos vasos de menor calibre é responsável por 5,1% da variância. Juntos, estes dois componentes totalizam 97,2% da variância das amostras (Figura 18).

Os testes de hipóteses comparativos entre raiz e caule também apontaram para uma grande semelhança entre os dois órgãos em cada espécie analisada. A Tabela

3 reúne, marcando em cores, os resultados dos Testes T de Student comparativos entre raízes e caules. Dos 105 testes realizados, 69 resultaram em valores estatisticamente iguais para raízes e caules e 36 em valores estatisticamente diferentes, sendo 28 casos de raízes menores que de caules e 8 casos de raízes maiores que de caules. Transformando estes dados em porcentagens, 66% dos resultados de testes comparativos entre os dados de raízes e de caules foram significativamente iguais contra 34% significativamente diferentes; destes, 27% representam valores de raízes menores que de caules e 7%, valores de raízes maiores que de caules. Analisando-se apenas o diâmetro de vasos de maior e menor calibre, diferentes proporções são obtidas. Para os vasos de maior calibre, 47% das amostras foram estatisticamente iguais, contra 67% para os vasos de menor calibre. Sob lupa, observa-se que o xilema é bastante uniforme nas lianas de Sapindaceae, sendo os dados qualitativos, principalmente os relacionados aos tipos de variações cambiais presentes, os mais marcantes no que tange à distinção entre as espécies. No entanto, nas análises de agrupamento que combinaram dados quantitativos e qualitativos, não houve uma maior definição quanto à separação das espécies em grupos genéricos.

Tabela 1: Dados qualitativos de todas as espécies analisadas.

Órgão	Variação cambial	Xilema Secundário					Número de polos de protoxilema na raiz (análise microscópica)	Floema Secundário	
		Dimorfismo de vaso	Parênquima em faixas	Falso parênquima	Abundância de parênquima/falso parênquima	Vasos de menor calibre em cadeias radiais		Fase auto-suportante no caule	Raios dilatados
Raiz proximal	Ausente	Presente	Indistinto	Ausente	-	Indistinto	Diarca	-	Ausente
Caulo proximal	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Indistinto	-	Presente	Ausente
Raiz distal	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Indistinto	?	-	Ausente
Caulo distal	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Indistinto	-	Presente	Ausente
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	?	-	Não observado
Caulo	Não observado	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	Diarca	-	Dilatado
Caulo	Lobado	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	-	Presente	Dilatado
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	?	-	Dilatado em cunha
Caulo	Não observado	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	?	-	Dilatado
Caulo	Combos sucessivos	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha
Raiz	Cunhas de floema + Neoformações	Presente	Presente	Ausente	Abundante/Pouco abundante	Indistinto	Diarca	-	Dilatado
Caulo	Composto + Cunhas de floema + Neoformações	Presente	Presente	Ausente	Abundante/Pouco abundante	Presente	-	Ausente	Dilatado
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	?	-	Não observado
Caulo	Composto + Cunhas de floema	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	-	Ausente	Não observado
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	Diarca	-	Não observado
Caulo	Dividido	Presente	Indistinto	Ausente	-	Indistinto	-	Ausente	Não observado
Raiz	Ausente	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	Diarca	-	Dilatado
Caulo	Composto + Cunhas de floema	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Indistinto	-	Ausente	Dilatado
Raiz	Ausente/Cunhas de floema	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	Diarca	-	Dilatado
Caulo	Ausente/Cunhas de floema	Presente	Presente	Ausente	Abundante	Presente	-	Ausente	Dilatado
Raiz	Composto + Cunhas de floema	Presente	Indistinto	Ausente	-	Indistinto	-	Ausente	Não observado
Caulo	Fissurado + Neoformações	Presente	Presente	Ausente	Pouco abundante	Presente	-	Ausente	Não observado
Raiz	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	?	-	Dilatado em cunha
Caulo	Não observado	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha
Raiz	Ausente	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	Diarca	-	Dilatado em cunha
Caulo	Cordado	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha
Raiz	Lobado	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	Diarca	-	Dilatado em cunha
Caulo	Lobado/Fissurado	Presente	Ausente	Presente	Abundante	Presente	-	Presente	Dilatado em cunha

Tabela 2: Dados quantitativos de todas as espécies analisadas. Notação: média ± desvio padrão (mínimo-máximo).

Espécies	Órgão	Área Total		Área da casca		Área do xilema		Área da medula		Diâmetro dos vasos de maior calibre (µm)	Diâmetro dos vasos de menor calibre (µm)	Frequência vasos de maior calibre/mm²	Frequência vasos de menor calibre/mm²	Vasos/grupo	Largura dos raios (µm)	Frequência dos raios/5mm
		mm2	mm2	%	mm2	%	mm2	%								
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Raiz proximal	20	7	35	13	65	0	0	157±58 (55-240)	30±10 (15-50)	27±3 (22-30)	44±28 (24-97)	1,1±0,1 (1,1-1,2)	24±5 (15-36)	39±4 (36-42)	
	Caulis proximal	27	7	26	17	63	3	11	106±42 (53-206)	27±10 (12-50)	37±6 (29-47)	35±21 (101-158)	1,1±0,1 (1,1-1,1)	26±9 (13-57)	61±3 (59-63)	
	Raiz distal	59	20	35	39	65	0	0	103±20 (52-135)	30±13 (11-49)	42±6 (37-51)	122±27 (98-159)	1,1±0,1 (1,0-1,3)	29±8 (15-51)	62±2 (60-63)	
	Caulis distal	155	34	22	120	77	1	1	96±23 (56-154)	25±13 (9-50)	48±8 (38-56)	169±17 (145-183)	1,1±0,1 (1,0-1,2)	28±9 (12-50)	52±3 (50-54)	
<i>Paullinia carpopoda</i>	Raiz	125	45	36	80	64	0	0	199±77 (53-411)	32±9 (15-50)	7±3 (2-13)	17±10 (6-46)	1,5±0,5 (1,0-3,0)	33±13 (12-70)	35±10 (19-45)	
	Caulis	448	140	31	293	66	15	3	227±112 (51-428)	33±9 (13-50)	6±6 (1-24)	17±15 (4-69)	1,5±0,4 (1,0-3,0)	31±11 (15-64)	32±8 (19-44)	
	Raiz	121	55	45	66	55	0	0	223±57 (53-313)	35±7 (24-46)	10±4 (5-17)	39±11 (21-60)	2,2±0,5 (1,4-3,2)	22±7 (12-37)	34±1 (33-35)	
	Caulis	905	390	43	507	56	8	1	212±34 (145-292)	24±6 (14-39)	12±5 (5-19)	70±20 (36-96)	1,8±0,5 (1,2-3,1)	23±10 (11-60)	50±8 (44-56)	
<i>Paullinia marginata</i>	Raiz	178	70	39	108	61	0	0	183±59 (52-302)	28±9 (13-50)	14±4 (6-31)	33±19 (9-66)	1,6±0,3 (1,1-2,3)	28±11 (11-62)	28±6 (21-36)	
	Caulis	94	18	19	70	75	6	6	209±63 (52-304)	32±8 (14-49)	11±4 (4-23)	36±13 (11-59)	2,0±0,5 (1,1-3,4)	31±14 (11-79)	36±12 (22-52)	
	Raiz	83	38	46	45	54	0	0	166±31 (98-226)	34±8 (21-48)	15±4 (10-21)	37±10 (22-50)	1,3±0,2 (1,0-1,6)	32±11 (16-56)	34±11 (26-42)	
	Caulis	1895	817	43	1075	57	3	0	188±57 (51-252)	34±9 (17-50)	16±3 (12-20)	27±2 (24-30)	1,6±0,3 (1,2-2,3)	34±14 (18-66)	27±5 (23-30)	
<i>Serjania caracasana</i>	Raiz	296	176	59	120	41	0	0	221±102 (53-423)	30±10 (11-50)	11±3 (7-19)	25±19 (5-68)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	30±12 (11-73)	29±8 (20-40)	
	Caulis	701	366	52	334	48	1	0	192±87 (51-358)	33±10 (16-50)	14±4 (10-22)	38±8 (25-50)	1,3±0,2 (1,0-1,8)	40±15 (16-79)	27±12 (16-44)	
	Raiz	133	94	71	39	29	0	0	148±69 (52-297)	29±13 (11-50)	16±9 (5-35)	14±11 (2-44)	1,2±0,1 (1,0-1,5)	26±14 (10-66)	27±5 (20-34)	
	Caulis	63	37	59	25	40	1	1	151±70 (52-278)	30±11 (8-50)	12±4 (6-21)	18±18 (3-60)	1,2±0,1 (1,0-1,6)	26±11 (12-70)	25±8 (20-41)	
<i>Serjania corrugata</i>	Raiz	9	3	33	6	67	0	0	99±31 (54-189)	25±10 (9-48)	21±8 (9-36)	30±12 (16-46)	1,3±0,1 (1,1-1,4)	25±13 (10-64)	30±5 (25-37)	
	Caulis	29	11	38	17	59	1	3	127±54 (51-255)	20±8 (10-50)	18±6 (10-32)	31±25 (6-76)	1,1±0,1 (1,0-1,3)	27±13 (11-58)	43±3 (39-46)	
	Raiz	95	71	75	24	25	0	0	135±60 (51-263)	25±10 (10-50)	19±7 (6-35)	24±10 (6-43)	1,3±0,2 (1,0-1,9)	23±11 (10-69)	25±7 (17-34)	
	Caulis	141	100	71	39	28	2	1	159±55 (55-261)	28±10 (11-49)	14±9 (0-32)	18±11 (2-39)	1,2±0,2 (1,0-1,6)	32±14 (11-75)	28±6 (19-35)	
<i>Serjania cuspidata</i>	Raiz	970	528	54	442	46	0	0	198±94 (53-453)	27±9 (7-49)	12±7 (2-26)	29±15 (7-54)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	32±15 (13-77)	27±6 (21-36)	
	Caulis	980	619	63	353	36	8	1	241±96 (61-433)	25±9 (9-50)	11±6 (2-24)	45±19 (18-83)	1,6±0,5 (1,0-2,7)	33±19 (11-86)	46±13 (31-66)	
	Raiz	7	4	57	3	43	0	0	85±23 (51-140)	27±12 (4-50)	16±6 (11-28)	67±54 (6-157)	1,5±0,2 (1,3-1,9)	18±7 (8-42)	13±6 (7-17)	
	Caulis	277	164	59	112	41	1	0	203±105 (52-375)	32±10 (9-50)	8±3 (2-12)	59±42 (17-165)	1,4±0,4 (1,0-2,2)	37±14 (19-72)	31±8 (26-42)	
<i>Thinnouia mucronata</i>	Raiz	241	99	41	142	59	0	0	183±83 (52-325)	30±11 (16-50)	7±2 (3-9)	44±5 (39-51)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	34±12 (17-61)	42±3 (40-44)	
	Caulis	368	113	31	254	69	1	0	193±106 (55-371)	31±9 (16-47)	8±2 (5-10)	25±5 (17-31)	1,5±0,4 (1,0-2,4)	41±12 (16-68)	51±2 (49-52)	
	Raiz	99	44	44	55	56	0	0	216±107 (55-367)	34±9 (17-49)	9±4 (5-15)	40±11 (26-56)	1,2±0,2 (1,0-1,4)	33±11 (14-56)	44±8 (38-49)	
	Caulis	917	316	34	596	65	5	1	236±129 (56-402)	33±11 (16-50)	7±2 (5-9)	56±18 (33-87)	1,7±0,4 (1,0-2,3)	36±11 (18-60)	36±2 (34-37)	
<i>Urvillea rufescens</i>	Raiz	61	22	36	39	64	0	0	166±51 (56-302)	19±6 (6-41)	13±4 (12-24)	63±16 (45-99)	1,3±0,2 (1,0-1,9)	28±11 (11-58)	39±8 (28-52)	
	Caulis	112	37	33	74	66	1	1	169±50 (52-263)	19±5 (11-32)	14±4 (8-24)	71±19 (39-109)	1,4±0,2 (1,0-1,9)	31±11 (11-64)	36±7 (24-43)	

Tabela 3: Resultados do teste T de Student entre dados quantitativos de raiz e caule. Legenda: Azul - Dados estatisticamente iguais; Verde - Raiz < Caule; Marrom - Raiz > Caule. Notação: média ± desvio padrão (mínimo-máximo).

Espécies	Órgão	Diâmetro dos vasos de maior calibre (µm)	Diâmetro dos vasos de menor calibre (µm)	Frequência vasos de maior calibre/mm²	Frequência vasos de menor calibre/mm²	Vasos/grupo	Largura dos raios (µm)	Frequência dos raios/5mm
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	Raiz proximal	157±58 (55-240)	30±10 (15-50)	27±3 (22-30)	44±28 (24-97)	1,1±0,1 (1,1-1,2)	24±5 (15-36)	39±4 (36-42)
	Caule proximal	106±42 (53-206)	27±10 (12-52)	37±6 (29-47)	135±21 (101-158)	1,1±0 (1,1-1,1)	26±9 (13-57)	61±3 (59-63)
	Raiz distal	103±20 (52-135)	30±13 (11-49)	42±6 (37-51)	122±27 (98-159)	1,1±0,1 (1,0-1,3)	29±8 (15-51)	62±2 (60-63)
	Caule distal	96±23 (56-154)	25±13 (9-51)	48±8 (38-56)	169±17 (145-183)	1,1±0,1 (1,0-1,2)	28±9 (12-50)	52±3 (50-54)
<i>Paullinia carpopoda</i>	Raiz	199±77 (53-411)	32±9 (15-50)	7±3 (2-13)	17±10 (6-46)	1,5±0,5 (1,0-3,0)	33±13 (12-70)	35±10 (19-45)
	Caule	227±112 (51-428)	33±9 (13-50)	6±6 (1-24)	17±15 (4-69)	1,5±0,4 (1,0-3,0)	31±11 (15-64)	32±8 (19-44)
	Raiz	223±57 (53-313)	35±7 (24-46)	10±4 (5-17)	39±11 (21-60)	2,2±0,5 (1,4-3,2)	22±7 (12-37)	34±1 (33-35)
	Caule	212±34 (145-292)	24±6 (14-39)	12±5 (5-19)	70±20 (36-96)	1,8±0,5 (1,2-3,1)	23±10 (11-60)	50±8 (44-56)
<i>Paullinia micrantha</i>	Raiz	183±59 (52-302)	28±9 (13-50)	14±4 (6-19)	33±19 (9-66)	1,6±0,3 (1,1-2,3)	28±11 (11-62)	28±6 (21-36)
	Caule	209±63 (52-304)	32±8 (14-49)	11±4 (4-23)	36±13 (11-59)	2,0±0,5 (1,1-3,4)	31±14 (11-79)	36±12 (22-52)
	Raiz	166±31 (98-226)	34±8 (21-48)	15±4 (10-21)	37±10 (22-50)	1,3±0,2 (1,0-1,6)	32±11 (16-56)	34±11 (26-42)
	Caule	188±57 (51-252)	34±9 (17-50)	16±3 (12-20)	27±2 (24-30)	1,6±0,3 (1,2-2,3)	34±14 (18-66)	27±5 (23-30)
<i>Serjania caracasana</i>	Raiz	221±102 (53-423)	30±10 (11-50)	11±3 (7-19)	25±19 (5-68)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	30±12 (11-73)	29±8 (20-40)
	Caule	192±87 (51-358)	33±10 (16-51)	14±4 (10-22)	38±8 (25-50)	1,3±0,2 (1,0-1,8)	40±15 (16-79)	27±12 (16-44)
	Raiz	148±69 (52-297)	29±13 (11-51)	16±9 (5-35)	14±11 (2-44)	1,2±0,1 (1,0-1,5)	26±14 (10-66)	27±5 (20-34)
	Caule	151±70 (52-278)	30±11 (8-50)	12±4 (6-21)	18±18 (3-60)	1,2±0,1 (1,0-1,6)	26±11 (12-70)	25±8 (20-41)
<i>Serjania corrugata</i>	Raiz	99±31 (54-189)	25±10 (9-48)	21±8 (9-36)	30±12 (16-46)	1,3±0,1 (1,1-1,4)	25±13 (10-64)	30±5 (25-37)
	Caule	127±54 (51-255)	20±8 (10-51)	18±6 (10-32)	31±25 (6-76)	1,1±0,1 (1,0-1,3)	27±13 (11-58)	43±3 (39-46)
	Raiz	135±60 (51-263)	25±10 (10-50)	19±7 (6-35)	24±10 (6-43)	1,3±0,2 (1,0-1,9)	23±11 (10-69)	25±7 (17-34)
	Caule	159±55 (55-261)	28±10 (11-49)	14±9 (0-32)	18±11 (2-39)	1,2±0,2 (1,0-1,6)	32±14 (11-75)	28±6 (19-35)
<i>Serjania cuspidata</i>	Raiz	198±94 (53-453)	27±9 (7-49)	12±7 (2-26)	29±15 (7-54)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	32±15 (13-77)	27±6 (21-36)
	Caule	241±96 (61-433)	25±9 (9-50)	11±6 (2-24)	45±19 (18-83)	1,6±0,5 (1,0-2,7)	33±19 (11-86)	46±13 (31-66)
	Raiz	85±23 (51-140)	27±12 (4-50)	16±6 (11-28)	67±54 (6-157)	1,5±0,2 (1,3-1,9)	18±7 (8-42)	13±6 (7-17)
	Caule	203±105 (52-375)	32±10 (9-50)	8±3 (2-12)	59±42 (17-165)	1,4±0,4 (1,0-2,2)	37±14 (19-72)	31±8 (26-42)
<i>Thinaouia mucronata</i>	Raiz	183±83 (52-325)	30±11 (16-50)	7±2 (3-9)	44±5 (39-51)	1,3±0,2 (1,0-1,7)	34±12 (17-61)	42±3 (40-44)
	Caule	193±106 (55-371)	31±9 (16-47)	8±2 (5-10)	25±5 (17-31)	1,5±0,4 (1,0-2,4)	41±12 (16-68)	51±2 (49-52)
	Raiz	216±107 (55-367)	34±9 (17-49)	9±4 (5-15)	40±11 (26-56)	1,2±0,2 (1,0-1,4)	33±11 (14-56)	44±8 (38-49)
	Caule	236±129 (56-402)	33±11 (16-51)	7±2 (5-9)	56±18 (33-87)	1,7±0,4 (1,0-2,3)	36±11 (18-60)	36±2 (34-37)
<i>Urvillea rufescens</i>	Raiz	166±51 (56-302)	19±6 (6-41)	15±4 (12-24)	63±16 (45-99)	1,3±0,2 (1,0-1,9)	28±11 (11-58)	39±8 (28-52)
	Caule	169±50 (52-263)	19±5 (11-32)	14±4 (8-24)	71±19 (39-109)	1,4±0,2 (1,0-1,9)	31±11 (11-64)	36±7 (24-43)

Figura 16: Análise de componentes principais com dados quantitativos de raiz e caule. PC1 (Diâmetro dos vasos de maior calibre) é responsável por 95,5% da variância. PC2 (Diâmetro dos vasos de menor calibre + Frequência dos vasos de menor calibre) é responsável por 2,73% da variância.

Figura 17: Análise de componentes principais com dados quantitativos de raiz. PC1 (Diâmetro dos vasos de maior calibre) é responsável por 98% da variância. PC2 (Diâmetro dos vasos de menor calibre) é responsável por 1% da variância.

Figura 18: Análise de componentes principais com dados quantitativos de caule. PC1 (Diâmetro dos vasos de maior calibre) é responsável por 92,1% da variância. PC2 (Diâmetro dos vasos de menor calibre + Frequência dos vasos de menor calibre) é responsável por 5,1% da variância.

DISCUSSÃO

Dentre as características gerais analisadas, algumas apresentam potencial taxonômico, como: o número de polos do protoxilema, a dilatação dos raios do floema secundário e a presença do anel de esclerênquima na região do periciclo.

Um interessante resultado é a ocorrência de diversas características da síndrome vascular lianescente nas raízes e caules de lianas de Sapindaceae. Em termos de variações cambiais, as raízes apresentam uma diversidade muito menor de tipos do que os encontrados para os caules desta família, e não há coincidência entre as variações cambiais encontradas nos dois órgãos em um mesmo indivíduo.

Em termos de xilema secundário, raízes e caules são similares entre si, apresentando como características da síndrome: dimorfismo de vasos, parênquima axial e radial não lignificado, e raios altos e largos.

Características Gerais

Entre as características gerais analisadas nas amostras, algumas se destacam como possíveis caracteres de interesse taxonômico. Como exemplo, tem-se o número de polos de protoxilema nas raízes das lianas analisadas sob aspecto microscópico, sendo todas diarcas. Esau (1953) explica que este número é característico de grandes grupos vegetais, mas que não é estável, variando em função do diâmetro do cilindro vascular. Quanto maior o diâmetro, segundo a autora, maior o número de polos; variações nesse número podem ocorrer inclusive em um mesmo indivíduo. As raízes analisadas no presente trabalho apresentam áreas totais entre 7 e 970 mm², representando uma grande amplitude de diâmetros sem, contudo, ocorrer variação no número de polos de protoxilema. É possível que este número seja constante na tribo, ou mesmo na família, mas estudos microscópicos adicionais em espécies de lianas de Sapindaceae são necessários para confirmar tal hipótese.

Uma outra característica analisada mostra forte diferenciação entre as espécies: a presença de raios dilatados do floema secundário não condutor. Nos gêneros *Paullinia* e *Thinouia*, observa-se com frequência a presença de raios dilatados em forma de cunha que se destacam do restante do floema secundário devido à coloração mais clara desta região. Em *Urvillea rufescens*, única espécie do

gênero estudada no presente trabalho, os raios dilatados em forma de cunha também estão presentes, mas sua coloração é similar à do restante do floema, dificultando sua visualização, ao contrário de *Urvillea ulmaceae*, estudada por Figueiredo (2011), que apresenta diferença de cores entre a região dilatada e o restante do floema secundário. Junikka (1994), em seu estudo sobre a terminologia empregada para descrever caracteres da casca sob aspecto externo e macroscópico, comenta que o tecido de dilatação pode apresentar coloração e textura diferentes formando padrões que auxiliam na identificação de algumas famílias.

Diferentes tipos de dilatação do floema secundário não-condutor podem ocorrer não só no raio, mas também no parênquima axial, ou mesmo nos dois tipos de parênquima (Esau, 1969; Roth, 1981). Distintos padrões de dilatação são específicos de algumas famílias como, por exemplo, os raios dilatados formando cunhas característicos de Malvaceae e Annonaceae (Esau, 1969; Roth, 1981; Rollet, 1982). Forças de tensão tangencial são geradas na casca como resultado do crescimento secundário, que são compensadas pelo surgimento de tecidos de dilatação, como os raios dilatados observados em *Tilia* (Esau, 1969; Trockenbrodt, 1990).

Na espécie *Serjania caracasana*, também estudada por Tamaio (2001), observa-se uma dilatação pouco pronunciada dos raios, como também foi descrito pela referida autora. Já *Serjania corrugata*, analisada por Araújo & Costa (2007), é descrita por eles como tendo dilatação nos raios do floema, o que não pôde ser observado macroscopicamente, justificando a diferença nos resultados obtidos. Apenas *Cardiospermum halicacabum*, dentre as espécies analisadas macro e microscopicamente, não apresenta raios dilatados do floema secundário.

Diversos autores observaram a presença de uma faixa de esclerênquima tangenciando internamente o córtex em caules de Sapindaceae (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Tamaio, 2001; Araújo & Costa, 2006). No presente trabalho, algumas espécies possuem uma faixa de esclerênquima de fácil visualização na análise macroscópica (como *Paullinia micrantha*); em outras, apenas em análise microscópica é possível detectar tal estrutura (como *Serjania caracasana*). Schenck (1893), Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1950) concordam que a origem da faixa de esclerênquima é pericíclica. Solereder (1908) menciona que ela é composta por fibras e células pétreas. Tamaio (2001), estudando ontogeneticamente os caules de *Serjania caracasana*, conclui que a origem do cordão de esclerênquima nesta espécie é mista, constituído por células pericíclicas (maior parte), mas também por células parenquimáticas do floema ou do

córtex que posteriormente formam esclereídes entremeadas por fibras, como observado por Solereder (1908).

Solereder (1908) destaca a presença do anel de esclerênquima na região do periciclo como uma característica que distingue Sapindaceae de grupos taxonômicos próximos, entretanto, os gêneros *Valenzuelia* e *Xanthoceras* são exceções a esta regra na família (Solereder, 1908 e Metcalfe & Chalk, 1950). Mais estudos macro e microscópicos em outras espécies são imprescindíveis para determinar se este é um padrão para a família.

No xilema secundário das espécies estudadas não se observam camadas de crescimento, o que está de acordo com o observado por Lima (2012) em seu estudo de sazonalidade da atividade cambial para *Serjania laruotteana* e também *Serjania lethalis* (André Lima, comunicação pessoal). O autor mostra que a atividade do câmbio nas espécies de *Serjania* é contínua ao longo do ano em uma floresta semidecídua e, portanto, não se formam anéis de crescimento sem a presença de quaisquer marcadores de crescimento nas espécies (Lima, 2012). Outros trabalhos, entretanto, comentam sobre a presença de camadas de crescimento em espécies dos gêneros *Cardiospermum*, *Serjania* e *Thinouia* (Klaassen, 1999), e *Serjania* e *Urvillea* (Figueiredo, 2011). Klaassen (1999) analisa microscopicamente o xilema secundário de espécies de Sapindaceae e observa as fibras mais espessas e achatadas radialmente como marcadores das camadas de crescimento. Espécies de *Serjania*, *Paullinia* e *Urvillea* foram macroscopicamente analisadas por Figueiredo (2011) que identifica a presença de camadas de crescimento delimitadas por parênquima marginal em *Serjania lethalis* e por zonas fibrosas em *Urvillea ulmacea*, embora tais aspectos não puderam ser observados nas figuras do autor.

Síndrome vascular lianescente

As características mais marcantes da síndrome vascular lianescente nas espécies de lianas analisadas são: (1) a presença de variações cambiais mais frequente em caules que em raízes; e (2) no xilema secundário, o dimorfismo de vasos, o parênquima axial e radial não-lignificado, os raios altos e largos, além de dimórficos e maior quantidade de parênquima quando comparados com espécies autossuportantes da família.

Nos próximos tópicos, as características mais importantes da síndrome para as lianas de Sapindaceae são comentadas em maior detalhe.

Variações Cambiais

Desde os trabalhos de Radlkofer (1875 *apud* Acevedo-Rodríguez, 1993b) e Schenck (1893), a anatomia caulinar das lianas de Sapindaceae (tribo Paullinieae), com suas diferentes variações cambiais, é utilizada como característica diagnóstica em trabalhos de campo, com potencial para diferenciar alguns gêneros: caules compostos de *Serjania* e *Paullinia* (Schenck, 1893). Porém, as raízes de lianas dessa família ainda não haviam sido propriamente estudadas, e a presença de variações cambiais nesses órgãos era totalmente desconhecida. Os resultados deste trabalho apontam para uma diversidade de formas muito mais escassa em raízes de lianas da tribo (nas espécies: *Serjania caracasana*, *Serjania lethalis* e *Urvillea rufescens*), uma vez que a situação mais comumente encontrada é a de ausência de variações cambiais, mesmo nos casos em que os caules já apresentam essas variações anatômicas (nos gêneros: *Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia* e *Urvillea*).

Para lianas de outras famílias botânicas já foram realizados alguns estudos com raízes, mesmo que pontuais e muito mais raros do que os que analisam os caules. Nota-se, na literatura disponível, a ocorrência do mesmo tipo de variação cambial em raízes e caules de lianas que apresentam essa estrutura no crescimento secundário. Schenck (1893) justifica a exclusão de raízes de seu estudo devido às dificuldades de coleta desses órgãos, mas cita diversas publicações de seu período em que a estrutura das raízes foi analisada, para uma ou outra espécie de 14 famílias, entre elas Sapindaceae. Segundo tais estudos, de todas as famílias já estudadas, apenas Sapindaceae e algumas Bignoniaceae não apresentam variação cambial na raiz; todas as outras exibem raízes com o mesmo tipo de variação cambial dos caules (Crüger, 1850, 1851; Bureau, 1864; De Bary, 1877; Warburg, 1883; Avetta, 1887; Scott & Brebner, 1889; Wakker, 1889; Van Tieghen, 1891; Eichler, flora brasil., XIII; *apud* Schenck, 1893). Trabalhos mais recentes com raízes de lianas corroboram estas observações mencionadas por Schenck (1893): seis espécies da família Bignoniaceae apresentam xilema interrompido por cunhas de floema nos dois órgãos (Gabrielli, 1992; Martinelli & Angyalossy, 2008; Victorio & Angyalossy, 2014), e uma espécie de Basellaceae (Carlquist, 1999) e outra de Menispermaceae (Tamaio, 2006) apresentam câmbios sucessivos em raízes e caules.

Em lianas da família Sapindaceae, em função da ontogenia, as variações cambiais encontradas nos caules se dividem em três grupos:

1- Aquelas que já estão presentes desde o crescimento primário: os tipos **lobado** (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926) e **composto** (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; van der Walt *et al.*, 1973; Tamaio & Angyalossy, 2009);

2- As que se surgem no início do crescimento secundário, com a instalação do câmbio – o tipo **dividido** (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Araújo & Costa, 2006);

3- As que aparecem apenas com a maturidade avançada do órgão em um crescimento secundário tardio: os tipos **cordado** (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Tamaio & Somner, 2010; Borniego & Cabanillas, 2014), os **câmbios sucessivos** (Schenck, 1893; Pfeiffer, 1926), o **fissurado** (Schenck, 1893; Solereder, 1908; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Tamaio *et al.*, 2011), as **neoformações** de cilindros vasculares periféricos (Schenck, 1893; Tamaio & Angyalossy, 2009) e o xilema interrompido por **cunhas de floema** formadas por um câmbio contínuo (Pfeiffer, 1926).

Apesar de os trabalhos de Crüger (1891, *apud* Schenck, 1893) e Tamaio (2001) terem analisado raízes de lianas de Sapindaceae e não encontrado variações cambiais nas mesmas, os resultados deste trabalho apontam para a presença dos tipos: lobado, neoformações de cilindros vasculares periféricos e xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo em raízes de algumas espécies da tribo.

A única entre as 14 espécies analisadas neste trabalho que apresenta a mesma variação cambial na raiz e no caule é *Urvillea rufescens* com o tipo lobado. Mesmo assim houve diferenças, com a raiz apresentando dois lobos e o caule, três lobos. Figueiredo (2011) encontrou o mesmo padrão de três lobos no caule de *Urvillea ulmacea* e a presença de lobos no caule de *Paullinia carpopoda*, o que não foi observado nas amostras analisadas no presente trabalho.

O caule do tipo composto está presente em algumas espécies de *Serjania* e *Paullinia* (Schenck, 1893; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; van der Walt *et al.*, 1973; Tamaio & Angyalossy, 2009), entre elas *Serjania caracasana*, *Serjania communis*, *Serjania cuspidata* e *Serjania lethalis*, analisadas no presente trabalho. Este tipo de variação, que já se estabelece no corpo primário, pode ocorrer em número de cilindros periféricos, com três (*Serjania communis*, *Serjania cuspidata* e *Serjania lethalis*), cinco, oito (*Serjania caracasana*) e até 11 cilindros circundando o central. Para as raízes, Crüger (1891, *apud* Schenck, 1893) estudou as de lianas de Sapindaceae, cujos caules eram do tipo composto, mas as raízes não seguiram o padrão do caule, segundo o autor. Raízes jovens da espécie *Serjania caracasana*,

analisadas por Tamaio (2001), também não apresentaram variações cambiais. As raízes de *Serjania caracasana* e *Serjania lethalis* apresentam variações cambiais surgidas tardiamente que não coincidem com o tipo composto apresentado pelo caule, são elas: neoformações de cilindros vasculares periféricos (*Serjania caracasana*) e xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo (*Serjania caracasana* e *Serjania lethalis*).

O tipo dividido aparece em caules de poucas espécies do gênero *Serjania* (Schenck, 1893; Pfeiffer, 1926; Obaton, 1960; Araújo & Costa, 2006), começando seu desenvolvimento já no crescimento primário como um caule lobado, com cinco lobos, e completando a formação dos cilindros no crescimento secundário inicial (Araújo & Costa, 2006). A espécie *Serjania corrugata*, cujo caule também foi estudado por Araújo & Costa (2006, 2007), não apresentou variação cambial nas raízes.

As variações cambiais, exclusivas dos caules, que surgem com a maturidade do órgão são: os tipos cordado, fissurado, e os câmbios sucessivos. No presente trabalho, as neoformações de cilindros vasculares periféricos e o xilema interrompido por cunhas de floema formadas por um câmbio contínuo são observados, contudo, tanto na raiz quanto no caule maduros.

O caule das espécies *Thinouia mucronata* e *Thinouia scandens* também foi estudado por Schenck (1893). As raízes não apresentam variação cambial, e o caule do tipo cordado só foi observado em *Thinouia scandens*. Da mesma forma que explica Schenck (1893), nota-se que a variação cambial do tipo cordado pode aparecer em diferentes idades no desenvolvimento dos caules, e os mesmos podem seguir durante anos com crescimento secundário normal, sem a instalação de novos cordões periféricos de câmbio na região do periciclo, o que também foi observado por Tamaio & Somner (2010) para caules da espécie *Thinouia restingae*. *Serjania meridionalis* é descrita na literatura como não tendo variações cambiais (Radlkofer, 1931; Ferrucci, 1998, 2004), contudo, Borniego & Cabanillas (2014) observaram o tipo cordado nesta espécie, em caules com mais de 10 mm de diâmetro. O indivíduo de *Thinouia mucronata* utilizado ainda não havia iniciado a formação desta variação cambial, embora existam registros de sua presença na espécie (Schenck, 1893).

O caule do tipo fissurado, para Schenck (1893), tem duas origens diferentes: o de *Urvillea* inicia-se como um caule lobado, desde o crescimento primário e o de *Serjania piscatoria* se origina com a formação de cunhas de floema interrompendo o xilema. Observa-se, nestas espécies, que o caule de *Urvillea* pode se separar em três unidades diferentes, embora o caule de *Serjania piscatoria* permaneça como uma unidade. Somente um estudo ontogenético poderá fornecer dados para definir

se estas espécies são realmente de um mesmo tipo de variação cambial, ou se apresentam variações distintas. À exceção das raízes lobadas de *Urvillea rufescens*, as raízes de *Serjania piscatoria* não apresentam variações cambiais.

Câmbios sucessivos, encontrados no presente trabalho em caules da espécie *Paullinia racemosa*, também foram descritos por Schenck (1893) e Pfeiffer (1926). Segundo os autores, o crescimento primário e secundário estabelece-se normalmente em *Paullinia pseudota* e *Paullinia trigonia* e, posteriormente, formam-se novos câmbios externos nessas espécies. Estes novos câmbios possuem atividade usual, produzindo xilema secundário para o interior e floema secundário para o exterior, de forma sucessiva. As raízes de *Paullinia racemosa* não apresentaram variação cambial.

Outros dois tipos de variações cambiais surgem no crescimento secundário tardio, mas dessa vez em raízes e caules de lianas de Sapindaceae: o xilema interrompido por cunhas de floema e as neoformações de cilindros vasculares periféricos.

O tipo de variação cambial xilema interrompido por cunhas de floema está presente em raízes e caules de *Serjania caracasana* e *Serjania lethalis*, além de caules de *Serjania communis* e *Serjania cuspidata*. Durante a formação das cunhas de floema, podem ocorrer duas situações distintas, segundo Angyalossy *et al.* (2015): o câmbio pode permanecer contínuo (como ocorre em lianas das famílias: Apocynaceae, Celastraceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Passifloraceae e Polemoniaceae), ou tornar-se descontínuo (como em Bignoniaceae, Icacinaceae e Leguminosae). As lianas com cunhas de floema na família Sapindaceae pertencem ao primeiro grupo, em que o câmbio segue contínuo mesmo com o desenvolvimento das cunhas.

Pfeiffer (1926) explica, para espécies de *Serjania*, o surgimento de "fendas" na região do xilema secundário que se assemelham ao observado em certas Bignoniaceae por um mesmo mecanismo de formação, isto é, maior produção de elementos do floema aliado a um atraso do crescimento de porções do xilema. O autor chama da mesma forma – *Gelappter Holzkörper, corpus lignosum lobatum* – os dois tipos de variação presente em espécies de *Serjania* e *Urvillea*. No entanto, durante o crescimento dos caules e raízes de *Urvillea*, o câmbio produz xilema secundário de forma intensa em alguns pontos da circunferência do órgão, enquanto mantém constante a produção de floema secundário (Schenck, 1896; Pfeiffer, 1926; Boureau, 1957; Obaton, 1960; Carlquist, 2001a). Portanto, o desenvolvimento das cunhas de floema e dos lobos em caules e raízes ocorre por atividade praticamente

oposta do câmbio vascular, justificando a adoção de terminologias diferentes para estas variações cambiais.

Schenck (1893) e Pfeiffer (1926) comentam que Sapindaceae e Malpighiaceae são similares, apresentando o mesmo tipo de variação cambial, embora Schenck (1893) nomeie essa variação de cunhas de floema (para Malpighiaceae) e Pfeiffer (1926), de tipo lobado.

As neoformações de cilindros vasculares periféricos estão presentes em raízes e em caules de *Serjania caracasana*, mas somente nos caules de *Serjania piscatoria*. As neoformações já foram reportadas na literatura por Schenck (1893) e mais detalhadamente descritas por Tamaio & Angyalossy (2009), que as denominam de anéis vasculares. As neoformações também foram observadas em caules de *Serjania caracasana* por Tamaio & Angyalossy (2009) e são formadas por novos câmbios originados de células parenquimáticas do floema secundário que se desdiferenciam. Como observado em Schenck (1893), também foram encontradas neoformações de cilindros vasculares periféricos bastante abundantes nos caules de indivíduos de *Serjania piscatoria* coletados e analisados no presente trabalho. Nas amostras aqui estudadas, observa-se, pela primeira vez, a ocorrência de neoformações de cilindros vasculares em raízes de lianas desta família, na espécie *Serjania caracasana*, com três indivíduos exibindo distintos padrões: uma raiz simples, uma com neoformações de cilindros vasculares periféricos e uma que exibiu uma combinação de xilema interrompido por cunhas de floema e neoformações de cilindros vasculares periféricos.

Portanto, desde as obras de Schenck (1893) e Pfeiffer (1926) já se menciona sobre o surgimento de alguns tipos de variações apenas no crescimento secundário tardio dos caules de lianas, como os tipos comentados acima. A maturidade do órgão – seu estágio de desenvolvimento – é o fator principal para o surgimento desse tipo de variações cambiais. Tal informação é inerente a cada espécie, variando muito, mesmo em um mesmo gênero. Espécies como *Serjania communis* não exibem grande crescimento em espessura, e seus caules apresentam xilema interrompido por cunhas de floema com diâmetros de 63mm², enquanto *Serjania lethalis* atinge um estágio similar de desenvolvimento, com cunhas de diâmetros de 980mm² em seus caules.

Combinações de variações cambiais de diferentes tipos já são conhecidas na literatura para caules de diversas famílias, como: a presença de caules achatados com câmbios sucessivos em Leguminosae (Carlquist, 2001a; Angyalossy *et al.*, 2012); arcos ou cunhas de floema combinadas com xilema em placas dispersas pela proliferação de parênquima em Bignoniaceae e Malpighiaceae (Angyalossy *et al.*,

2012); e mesmo a presença, em *Thinouia ventricosa*, Sapindaceae, de caules lobados com câmbios sucessivos expostos por Carlquist (2001a). Trata-se, no entanto, da primeira referência à presença de dois tipos distintos de variações cambiais combinadas em raízes de lianas, na espécie *Serjania caracasana*, com a ocorrência simultânea de cunhas de floema e neoformação de cilindros vasculares periféricos.

Dimorfismo de Vasos

De modo geral, existe grande semelhança entre o xilema secundário das raízes e caules das lianas estudadas, principalmente no que tange à presença marcante do dimorfismo de vasos.

Diversos autores comentam sobre a presença de vasos de grande calibre em lianas, principalmente quando comparadas a plantas com hábito autossuportante (Ewers *et al.*, 1990, 1991, 1997; Carlquist, 1991 ; Wyka *et al.*, 2013). Um exemplo interessante é a comparação realizada entre plantas de diferentes hábitos que pertencem à mesma espécie, *Machaerium floribundum* (Leguminosae). Dias-Leme (1999) comparou indivíduos lianescentes e arbóreos desta espécie e verificou que os vasos apresentam diâmetros maiores e são mais abundantes nas lianas do que nas árvores (Angyalossy *et al.*, 2012). Comparando plantas trepadeiras e autossuportantes quanto ao diâmetro dos vasos, Ewers *et al.* (1997) encontra valores significativamente maiores de médias e diâmetros de vaso máximo nas espécies escandentes. Os vasos de maior calibre em espécies lianescentes estão associados a uma maior condutividade hídrica, como já foi mostrado para diversas espécies com este hábito (Ewers *et al.*, 1990; Ewers & Fisher 1991; Dias-Leme 1999; Angyalossy *et al.*, 2012).

Para categorizar os vasos em dois grupos (grande e pequeno calibre), o valor limítrofe de 50µm pode ser utilizado como teto para o diâmetro dos vasos de pequeno calibre, bastante estreitos na família (Pace & Angyalossy, 2013).

O diâmetro e a frequência dos vasos são os principais componentes selecionados na análise de agrupamento. Apenas o diâmetro dos vasos de maior calibre é responsável por 95,5% da variância encontrada, sendo parte do restante (2,73%) representado pelo diâmetro e frequência dos vasos de menor calibre. Tais dados confirmam a semelhança entre os gêneros e órgãos (raízes e caules), não sendo possível agrupar as espécies analisadas. Alguns autores descrevem o diâmetro dos vasos do xilema secundário de Sapindaceae como médio, em maioria, e comentam que as lianas são uma grande exceção, apresentando vasos com

valores que ultrapassam os 100µm (Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Klaassen, 1999). Estudos específicos com espécies de lianas corroboram esta afirmação (Tamaio, 2001; Araújo & Costa, 2007; Figueiredo, 2011).

A presença de vasos de maior calibre predominantemente solitários e de vasos menor calibre em extensas cadeias radiais, nas lianas de Sapindaceae, também é reportado por Metcalfe & Chalk (1950); Klaassen (1999); Tamaio (2001); Araújo & Costa (2007); Tamaio & Angyalossy (2009). Os vasos de menor calibre em grandes cadeias radiais são característicos em lianas de algumas famílias, como Sapindaceae e Malpighiaceae (Metcalfe & Chalk, 1950), embora possam ser encontrados igualmente no gênero *Entada*, de Leguminosae (Evans *et al.*, 2006). Em outras famílias, no entanto, os vasos de menor calibre estão, do mesmo modo, presentes, mas em distintos arranjos, como por exemplo: cachos em *Dioclea*, uma Leguminosae (Dias-Leme, 1999), difuso em Menispermaceae (Tamaio, 2006), e em volta dos vasos de maior calibre, em Bignoniaceae (Pace *et al.*, 2009).

Em termos comparativos entre raízes e caules, os dados quantitativos, quando não estatisticamente iguais, apresentam-se geralmente menores em raízes do que nos caules. Este padrão foi observado para os diâmetros de vaso por Ewers *et al.* (1997), em lianas de Fabaceae, por Carlquist (2001b) no gênero lianescente *Austrobaileya* (Austrobaileaceae) e por Tamaio (2006) em lianas de Menispermaceae. Outro dado interessante é que Ewers *et al.* (1997) não encontram diferenças estatisticamente significativas entre os hábitos trepador e autosuportante para diâmetro de vasos das raízes, como reportam para os caules.

Em espécies autosuportantes, o padrão observado é o das raízes apresentarem vasos de maior diâmetro quando comparadas com seus caules (Ewers *et al.*, 1997; Machado *et al.*, 1997; McElrone *et al.*, 2004; Psaras & Sofroniou, 2004).

Dados quantitativos para raízes de espécies lianescentes ainda são bastante escassos, necessitando de mais estudos com outras famílias para confirmar este padrão.

Parênquima

Algumas características do parênquima axial e radial também fazem parte da síndrome vascular lianescente e são observadas nas lianas analisadas, como: a abundância de parênquima, maior em lianas do que em espécies autosuportantes relacionadas e a presença de parênquima axial e radial não lignificado no xilema secundário das plantas escandentes.

O parênquima axial em faixas predomina nas espécies estudadas dos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia* e *Serjania*, como é mencionado por Figueiredo (2011) para *Paullinia carpopoda*, por Klaassen (1999) para o gênero *Serjania* e por Araújo & Costa (2007) para *Serjania corrugata*. Tamaio (2001) não observa faixas de parênquima no xilema secundário de *Serjania caracasana*, nem tampouco Klaassen (1999) para *Cardiospermum* e *Paullinia*. Os estudos de Klaassen (1999) e Tamaio (2001) são análises microscópicas do xilema secundário, o que pode causar dificuldade de visualização das faixas de parênquima axial.

Em *Thinouia* e *Urvillea*, faixas similares também são observadas, porém correspondem a faixas de fibras semelhantes a parênquima (falso parênquima). Fibras de paredes delgadas intercalam-se com fibras de parede espessa, criando o mesmo padrão que, na análise macroscópica, pode ser erroneamente interpretado como faixas de parênquima axial (Mazzoni-Viveiros, 1996). Klaassen (1999) cita a presença de dimorfismo de fibras em 13 dos 103 gêneros estudados por ele. Em *Allophylus* e *Paranephelium*, autosuportantes, esta característica é estável em termos do gênero, podendo ser empregada para a sua identificação. Tais fibras têm como conteúdo, principalmente amido, o que provavelmente confere a elas função idêntica à do parênquima axial (Harrar, 1946 *apud* Mazzoni-Viveiros, 1996). Muitas das espécies com pouco parênquima têm faixas vasicêntricas de fibras septadas extensas que se parecem com faixas de parênquima (Metcalf & Chalk, 1950). Segundo Klaassen (1999), as fibras dimórficas aparecem em faixas tangenciais nos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Serjania* e *Thinouia*. O autor comenta, ainda, que em *Serjania* as fibras com paredes espessas formam igualmente padrões aliformes e confluentes, ao passo que, em *Thinouia*, formam-se faixas tangenciais onduladas de fibras com parede espessa. Nota-se, portanto, a presença de um padrão em faixas no xilema secundário das lianas de Sapindaceae, seja ele formado por parênquima axial ou por falso parênquima (com função de parênquima). O parênquima axial propriamente dito em *Thinouia* é do tipo paratraqueal escasso e, em *Urvillea*, é vasicêntrico. Parênquima axial vasicêntrico também pode ser observado em *Paullinia carpopoda*, e o paratraqueal escasso ocorre em algumas espécies do gênero *Serjania*, como *Serjania lethalis*.

O parênquima axial é abundante na maioria das espécies analisadas e há, em *Serjania caracasana*, variação intra-específica entre pouco abundante e abundante em algumas raízes e caules. Para Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1950), o parênquima é escasso em geral na família Sapindaceae. Metcalfe & Chalk (1950) reportam parênquima paratraqueal escasso em 50% dos gêneros da família, com frequência muito dispersa e limitada a células ocasionais adjacentes aos vasos.

Para *Serjania* e *Paullinia*, no entanto, os autores observam parênquima dos tipos difuso e difuso em agregados, junto com parênquima vasicêntrico abundante. Dias-Leme (1999) comparou indivíduos lianescentes e arbóreos de *Machaerium floribundum* e encontrou quase duas vezes mais parênquima axial e radial nas lianas do que nas arbóreas.

Outro caráter típico da síndrome é a presença de parênquima axial não lignificado que foi observado nas espécies *Cardiospermum halicacabum* e *Serjania caracasana* analisadas sob aspecto microscópico. Tamaio (2001) e Araújo & Costa (2007) reportam a presença de parênquima não lignificado em *Serjania caracasana* e *Serjania corrugata*, respectivamente. Dias-Leme (1999) observa a presença de parênquima não lignificado apenas nas lianas de *Machaerium floribundum* (Leguminosae).

O parênquima radial é, em geral, de difícil visualização na análise macroscópica das lianas de Sapindaceae, principalmente nos planos tangencial e radial, mas com frequência no transversal, como comenta Figueiredo (2011). Ocorre dimorfismo de raios nas espécies analisadas, com raios altos e largos coocorrendo com raios baixos e finos, na mesma amostra. Segundo Solereder (1908) os raios são, na maioria dos casos, estreitos na família Sapindaceae, embora sejam são comparativamente mais largos na espécie *Serjania faveolata*. Raios também são tipicamente baixos na família, raramente atingindo 1 mm de altura, exceto em espécies de *Serjania* e *Paullinia* (Metcalf & Chalk, 1950). Klaassen (1999) separa os tipos de raios encontrados na família Sapindaceae em seis diferentes grupos, e mesmo assim se refere às lianas em separado, em função de suas características únicas na família. O autor comenta sobre o dimorfismo de raios, citando a presença nas lianas de raios pequenos, com 1-4 células de largura e altura de até 500 µm, ocorrendo juntos com vasos de 3-70 células de largura e mais de 1 mm de altura. Tamaio (2001) descreve o parênquima radial como tendo uma a duas células de largura, raios maiores que 1mm de altura e em duas alturas. Nas amostras analisadas, não foram encontrados raios maiores que 1mm de altura.

Koek-Noorman & Westra (2012) fazem considerações interessantes sobre o uso cada vez mais raro de imagens macroscópicas em trabalhos de anatomia de madeira, uma vez que maioria apresenta apenas fotografias microscópicas. Em seu artigo com madeiras de Annonaceae, os autores mostram que características observadas com precisão sob uma lente manual de 10x de aumento podem auxiliar bastante na identificação a nível de gênero. Koek-noorman & Westra (2012) comentam as vantagens em utilizar a análise macroscópica sobre a microscópica:

facilidade, rapidez e possibilidade de observar, de uma só vez, uma área amostral relativamente grande. A análise macroscópica, realizada com uma lente de 10x de aumento, fornece informações a um nível de observação localizado entre o microscópio e o olho desarmado (Westra & Koek-Noorman, 2004).

Algumas características, no entanto, só foram detectadas sob análise microscópica, como ocorreu no estudo de Koek-noorman & Westra (2012). A princípio, todos os gêneros de lianas de Sapindaceae estudados parecem apresentar parênquima axial em faixas, uma característica bastante fácil de ser visualizada na análise macroscópica e mais dificilmente observável em análise microscópica. Porém, na microscopia, verifica-se a presença de diversos tipos de parênquima axial não visíveis em maior escala: o parênquima não lignificado em *Cardiospermum* e *Serjania caracasana*, o parênquima vasicêntrico, bastante marcado em *Paullinia carpopoda* e o parênquima paratraqueal escasso, observado em *Thinouia scandens*. Além dos tipos de parênquima, apenas na análise microscópica é possível perceber que os gêneros *Thinouia* e *Urvillea* não compartilham das faixas de parênquima axial tão características das lianas da família e que tal padrão em faixas nestes gêneros é originado pela presença de falso parênquima. Além do tipo de parênquima, outras informações necessitaram de confirmação microscópica: a presença de vasos pequenos em cadeias radiais em *Cardiospermum halicacabum* e o número de polos de protoxilema nas raízes não observável na macroscopia.

Portanto, os trabalhos envolvendo descrições anatômicas de xilema secundário devem, preferencialmente, contar com análises macro e microscópicas, pois o emprego de apenas uma ou a outra técnica podem levar a descrições errôneas e incompletas.

Porção auto suportante x porção lianescente

Verifica-se a presença de duas fases bastante marcadas no xilema secundário – a autossuportante e a lianescente – em algumas espécies analisadas dos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Thinouia* e *Urvillea*. Referências anteriores ao tema (Ewers *et al.*, 1991; Gallenmüller *et al.*, 2004; Rowe & Speck, 2004; Angyalossy *et al.*, 2012; Wyka *et al.*, 2013) mencionam as características morfológicas, anatômicas e biomecânicas da fase inicial autossuportante do crescimento das lianas. Segundo Angyalossy *et al.* (2012), morfológicamente, a transição da fase autossuportante para a lianescente pode ser percebida pela emissão de estruturas acessórias para escalar, como gavinhas, ganchos e raízes

grampiformes, ou mesmo a formação de um caule volúvel. Anatomicamente, a fase juvenil autossuportante apresenta vasos escassos de pequeno calibre, fibras de paredes espessas e praticamente nenhum parênquima axial, já a fase lianescente possui vasos de grande calibre, raios largos e mais parênquima axial (Ewers *et al.*, 1991; Angyalossy *et al.*, 2012). Esta mudança ontogenética que ocorre no caule de algumas espécies de lianas é bastante impressionante e apresenta grande interferência em sua condutividade hídrica, segundo Ewers *et al.* (1991). Em termos biomecânicos, a fase autossuportante é mais rígida e menos flexível que a lianescente em termos gerais (Gallenmüller *et al.*, 2004; Rowe & Speck, 2004; Angyalossy *et al.*, 2012).

A anatomia da fase autossuportante é encontrada ainda nos "searchers" ou ramos buscadores que são produzidos pelas lianas quando estão em busca de um ponto de apoio para continuar seu desenvolvimento (Ewers *et al.*, 1991).

A fase inicial autossuportante do crescimento secundário das lianas de Sapindaceae é bastante similar, em características do xilema, aos hábitos arbustivo e arbóreo. No entanto, há uma característica que chama a atenção por não ser esperada na fase autossuportante: a presença de vasos de menor calibre em cadeias radiais. Segundo Klaassen (1999), espécies arbóreas com anel poroso apresentam o arranjo dos vasos de menor calibre do lenho tardio em pequenos radiais múltiplos. Uma minoria dos vasos de espécies autossuportantes com porosidade difusa está arranjada desta forma.

Injúrias

Outro fator que pode contribuir com o surgimento de diferentes configurações anatômicas em raízes e caules de lianas são os mecanismos de resposta às injúrias. Segundo Fisher & Ewers (1991), mesmo os movimentos de torção e flexão, comumente observados em caules de lianas, poderiam resultar em fratura parcial ou mesmo quebra total destas estruturas. Aciona-se, assim, um mecanismo de regeneração dos tecidos lesados que varia enormemente entre as espécies e que pode resultar em uma potencialização da variação cambial previamente existente, segundo os autores.

Diversos tipos de reações às injúrias estão presentes no xilema secundário das raízes e dos caules de lianas estudados. Algumas dessas reações extrapolam a área xilemática e estão presentes também na casca, enquanto outras geram configurações similares a variações cambiais. No presente trabalho, apenas os mecanismos de resposta às injúrias na casca e no xilema são abordados. Cabe

ressaltar que estudos com reações a injúrias são bastante complexos por si só e podem estar enfocados em injúrias causadas de forma experimental ou aquelas naturalmente encontradas nas coletas. Para melhor compreender os mecanismos, análises mais detalhadas precisam ser feitas em toda a região afetada e nas áreas próximas a ela. No presente trabalho, o enfoque centrou-se nas observações anatômicas simples sobre estes fenômenos, explicadas a seguir.

Entre os efeitos das injúrias observados em lianas de Sapindaceae, temos: vasos obstruídos por um conteúdo aparentemente líquido e de coloração variada (indo de amarelo a vermelho), acúmulo de substâncias com forte coloração – provavelmente metabólitos secundários – nas células próximas à região afetada pela injúria, alteração na organização das células do xilema e da casca e presença de máculas e necrose tecidual.

Observou-se a presença de substâncias orgânicas que obstruem vasos próximos à região afetada pela injúria em algumas das espécies estudadas. No gênero *Paullinia*, principalmente, muitas amostras apresentam exsudado abundante no momento da coleta, que continua sendo liberado por horas após a incisão, mudando de cor, muitas vezes de leitoso ou transparente para um vermelho intenso. Fisher & Ewers (1991) comentam que uma resposta imediata de muitas espécies à quebra ou a um corte no caule é a saída de látex, mucilagem ou resina, que podem selar a superfície. Segundo os autores, tais secreções podem ser importantes para afastar herbívoros e reparar danos causados por insetos, além disso podem obliterar o lúmen dos vasos com o passar do tempo (Shigo, 1984). Tilos não estão presentes nas amostras estudadas neste trabalho, embora tenha sido observado por Figueiredo (2011) em *Paullinia carpopoda*, *Serjania lethalis* e *Serjania laruoteana*. O autor não comenta sobre a presença de injúrias ou estabelece relação entre a obstrução nos vasos e possíveis ferimentos. Fisher & Ewers (1991) observaram a presença de tilos e depósitos nos vasos próximos à região de injúria em espécies que não apresentavam variação cambial, em diversas famílias: Actinidiaceae, Mysiaceae e Bignoniaceae. Para espécies com raios largos e não lignificados, como *Tinomiscium petiolare* (Menispermaceae), os autores reportam a presença de tilos obstruindo os vasos.

O acúmulo de substâncias com diferentes cores nas células próximas à região afetada pela injúria está presente, do mesmo modo, em diversas amostras de raízes e caules. Segundo Shigo (1984), forma-se uma espécie de "zona de barreira" (*barrier zone*) em volta da injúria para isolá-la e o xilema adjacente é, em geral, pigmentado e rico em compostos fenólicos antimicrobianos. Testes histoquímicos específicos para detectar substâncias presentes no látex, mucilagem ou resina, e

testes para compostos fenólicos são necessários para descobrir os principais componentes químicos nos exsudados e conteúdo das células associadas a injúrias.

A alteração observada na organização das células do xilema e da casca e a presença de máculas estão relacionadas a uma injúria que atinge a região do câmbio, alterando seu funcionamento. A necrose tecidual é similar, sendo causada por uma infecção por microrganismos ou fungos que causam a morte do tecido lesado.

Outro fato interessante sobre os mecanismos de resposta às injúrias se relaciona com a ausência de cerne em lianas. Teoricamente em lianas, todo o caule seria funcional e estaria conduzindo durante toda a vida da planta (Fisher & Ewers, 1991). Os autores comentam sobre a grande quantidade de parênquima vivo (não-lignificado) no xilema das lianas: sua madeira é mais macia e tende a se deteriorar rapidamente após o corte, mas a presença deste parênquima funcional no xilema secundário resulta na formação de calos e periderme de regeneração quando exposto, além de ter função de armazenamento e regeneração (Fisher & Ewers, 1991).

Injúrias nos caules estreitos das lianas, quando comparadas a troncos de espécies arbóreas, têm outro significado para a produtividade da planta como um todo, visto que uma grande área foliar é nutricional e hidraulicamente atendida por áreas caulinares e mesmo radiculares pequenas. Quando esta área é afetada por uma injúria, o potencial impacto da mesma é muito maior do que o observado em árvores, arbustos ou ervas (Fisher & Ewers, 1991).

Metcalf & Chalk (1950) comentam também sobre a tendência em lianas de Sapindaceae de formar vasos em cadeias muito longas em diversas espécies. Os autores atribuem este fato a uma provável reação às injúrias.

CONCLUSÕES

1 - Algumas características da síndrome vascular lianescente podem ser observadas em raízes e caules de lianas de Sapindaceae:

1.1 - Variações cambiais: nas raízes, presentes apenas em *Serjania caracasana* (xilema interrompido por cunhas de floema e neoformações de cilindros vasculares periféricos), *Serjania lethalis* (xilema interrompido por cunhas de floema), e *Urvillea rufescens* (tipo lobado). Nos caules, estão presentes os tipos: lobado e cordado (desde o crescimento primário), dividido (estabelecido no início do crescimento secundário), fissurado, cordado, com câmbios sucessivos, com xilema

interrompido por cunhas de floema e com neoformações de cilindros vasculares periféricos (apenas no crescimento secundário tardio). Não há coincidência entre as variações cambiais encontradas em raízes e caules, à exceção de *Urvillea rufescens*, com o tipo lobado nos dois órgãos.

1.2 - Para o xilema secundário, as características qualitativas ou quantitativas não são suficientes para separar as espécies por órgão ou por gênero, pois são muito similares. Raízes e caules apresentam dimorfismo de vasos com os vasos de menor calibre em extensas cadeias radiais, parênquima axial predominantemente em faixas, falso parênquima em *Thinouia* e *Urvillea*, parênquima axial não lignificado e raios altos e largos coocorrendo com raios baixos e estreitos.

2 - Em algumas espécies dos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Thinouia* e *Urvillea*, observa-se a presença de uma fase autossuportante inicial no xilema secundário, com vasos de pequeno calibre, parênquima pouco abundante e fibras de paredes espessas. Na fase lianescente, aparecem vasos de maior calibre, parênquima abundante e raios mais largos. Os vasos de pequeno calibre em cadeias radiais estão presentes nas duas fases do xilema secundário.

3 - Injúrias são bastante frequentes em raízes e caules de lianas de Sapindaceae. Seus efeitos no xilema secundário podem ser: vasos obstruídos por conteúdo, acúmulo de substâncias coloridas nas células da região da injúria, mudança na organização celular próximo à área afetada e presença de máculas e necrose tecidual no xilema secundário e casca.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Rodríguez P. 1993a.** A revision of *Lophostigma* (Sapindaceae). *Systematic Botany* **18**(3): 379–388.
- Acevedo-Rodríguez P. 1993b.** Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part I: A revision of *Serjania* Sec. *Platycoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, London, v. 67. 93pp.
- Acevedo-Rodríguez P, Somner G. 2001.** Two new species of *Serjania* (Sapindaceae) from southeastern Brazil. *Brittonia* **53**(4): 477–481.

- Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2012.** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* **5**: 167–182.
- Angyalossy V, Pace MR, Lima AC. 2015.** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham R, Putz FE, eds. *Ecology of lianas*. Oxford: Wiley-Blackwell Publishers.
- Araújo GUC, Costa CG. 2006.** Cambial variant in the stem of *Serjania corrugata* (Sapindaceae). *IAWA Journal* **27**(3): 269–280.
- Araújo GUC, Costa, CG. 2007.** Anatomia do caule de *Serjania corrugata* Radlk. (Sapindaceae). *Acta Botanica Brasilica* **21**: 489–497.
- Barbosa ACF, Pace MR, Witovisk L, Angyalossy V. 2010.** A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal* **31**: 373–383.
- Borniego, ML, Cabanillas PA. 2014.** Cambial variant development in *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *Darwiniana*, Nueva serie **2**(1): 144-153.
- Boureau, E. 1957.** Anatomie végétale. V. 3. Presse Universitaire de France, Paris. 752p.
- Brandes A, Barros CF. 2008.** Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* **22**: 465– 480.
- Bukatsch F. 1972.** Bermerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*, **61**:255.
- Carlquist S. 1981.** Wood anatomy of Nepenthaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **108**: 324–330.
- Carlquist S. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 53–72
- Carlquist S. 1996.** Wood and bark anatomy of lianoid Indomalasian and Asiatic species of *Gnetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 1–24.
- Carlquist S. 1999.** Wood, stem, and root anatomy of Basellaceae with relation to systematics and cambial variants. *Flora* **194**: 1–12.
- Carlquist S. 2001a.** Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon wood. 2nd edn. Springer-Verlag: New York.
- Carlquist S. 2001b.** Observations on the vegetative anatomy of *Austrobaileya*: habitat, organographic and phylogenetic conclusions. *Botanical Journal of the Linnean Society* **135**: 1–11.

- Carlquist S. 2004.** Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **146**: 129–143.
- Carlquist S. 2007.** Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Botanical Journal of the Linnean Society* **153**: 141–155.
- Carlquist S, Zona S. 1988.** Wood anatomy of Acanthaceae: a survey. *ALISO* **12**(1): 201–227.
- COPANT (Pan American Standards Commission) 1973.** Madeiras: descrição macroscópica, microscópica e geral da madeira. *COPANT* **30**: 1–15.
- Dias-Leme CL. 1999.** Árvores e lianas de Leguminosae Papilionoideae: anatomia do caule. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Dobbins DR, Fisher JB. 1986.** Wound Responses in Girdled Stems of Lianas. *Botanical Gazette* **147**(3): 278–289.
- Esau K. 1953.** Plant anatomy. New York: Wiley.
- Esau, K. 1969.** The Phloem. In: Handbuch der Pflanzenanatomie V/2. Berlin: Gebr. Borntraeger.
- Estevan DA, Vieira AOS. 2002.** Sapindaceae na flora arbórea da bacia do rio Tibagi (PR). XI Encontro Anual de Iniciação Científica, Maringá, Paraná.
- Evans JA, Gasson PE, Lewis GP. 2006.** Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae). *IAWA Journal*, Supplement **5**, 117.
- Ewers FW, Carlton MR, Fisher JB, Kolb KJ, Tyree MT. 1997.** Vessel diameters in roots versus stems of tropical lianas and other growth forms. *IAWA Journal* **18**: 261–279.
- Ewers FW, Fisher JB. 1991.** Why vines have narrow stems: histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). *Oecologia* **88**: 233–237.
- Ewers FW, Fisher JB, Chiu S-T. 1990.** A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* **84**: 544–552.
- Ferrucci, M. S. 1998.** Sapindaceae. In: A. T. Hunziker, ed. *Flora Fanerogâmica Argentina*, Vol. 52. Córdoba: Programa Floras Regionales, 1–44.
- Ferrucci, M.S. 2004.** Sapindaceae. Aportes Botánicos de Salta. *Serie Flora* **7**: 1-53.
- Figueiredo, C. F. 2011.** Anatomia e identificação macroscópica caulinar das lianas da Reserva Florestal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo-SP, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Fisher, J.B., Ewers, F.W. 1991.** Structural responses to stem injury in vines. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 99-124.

- Gabrielli AC. 1992.** Contribuição ao estudo anatômico da raiz de *Pyrostegia venusta* (Ker) Miers - Bignoniaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **15**(2): 95–104.
- Gallenmüller F, Rowe N, Speck T. 2004.** Development and growth form of the neotropical liana *Croton nuntians*: the effect of light and mode of attachment on the biomechanics of the stem. *Journal of Plant Growth Regulation* **23**: 83–97.
- Gentry AH. 1991.** The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz FE, Mooney HA, eds. *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–49.
- Gerlach D. 1984.** Botanische Mikrotechnik. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Goulart SL, Marcati CR. 2008.** Anatomia comparada do lenho em raiz e caule de *Lippia salviifolia* Cham. (Verbenaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **31**(2): 263–275.
- Hearn D. 2009.** Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). *American Journal of Botany* **96**(11): 1941–1956.
- Holbrook NM, Putz FE. 1996.** Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down. In: SS Mulkey, RL Chazdon, AP Smith, eds. *Tropical forests plant ecophysiology*. New York: Chapman & Hall, 363–393.
- IAWA. 1989.** IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. **10**: 219–332.
- Isnard S, Silk WK. 2009.** Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st Century. *American Journal of Botany* **96**(7): 1205–1221.
- Junikka L. 1994.** Survey of english macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* **15**(1): 3–45.
- Klaassen R. 1999.** Wood anatomy of the Sapindaceae. *IAWA Journal Supplement* **2**.
- Koek-Noorman, J. & Westra, L.Y.T. 2012.** Macrophotographic wood atlas of Annonaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **169**: 135–189.
- Kraus JE, Arduin M. 1997.** Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Ed. EDUR: Rio de Janeiro.
- Lima AC, Pace MR, Angyalossy V. 2010.** Seasonality and growth rings in lianas of Bignoniaceae. *Trees* **24**: 1045–1060.
- Lima, A. C. 2012.** *Sazonalidade da atividade cambial em lianas*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Lista de Espécies da Flora do Brasil. 2015.** Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 31 Jan. 2015

- Machado SR, Angyalossy-Alfonso V, Morretes BL. 1997.** Comparative Wood anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal* **18**(1): 13–25.
- Machado SR, Marcati CR, Morretes BL, Angyalossy V. 2005.** Comparative bark anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal* **26**(4): 477–487.
- Machado SR, Rodella RA, Angyalossy V, Marcati CR. 2007.** Structural variations in root and stem Wood of *Styrax* (Styracaceae) from Brazilian Forest and Cerrado. *IAWA Journal* **28**(2): 173-188.
- Martinelli V, Pace MR, Angyalossy V. 2008.** Análise anatômica comparativa entre raiz e caule de lianas em Bignoniaceae (Bignoniaceae). 16º. Simpósio Internacional de Iniciação Científica, Ribeirão Preto, São Paulo.
- Mazzoni-Viveiros, S.C. 1996.** Aspectos estruturais de *Tibouchina pulchra* Cogn. (Melastomataceae) sob o impacto de poluentes atmosféricos provenientes do complexo industrial de Cubatão, SP - Brasil. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- McElrone AJ, Pockman WT, Martínez-Vilalta J, Jackson RB. 2004.** Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist* **163**: 507–517.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950.** Anatomy of the dicotyledons. Oxford: Clarendon Press.
- Obaton M. 1960.** Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale. *Annales des Sciences Naturelles* **12**(1): 1-220.
- Olson ME. 2005.** Wood, bark, and pith anatomy in *Pittocaulon* (~*Senecio*, *Asteraceae*): Water storage and systematics. *Journal of the Torrey Botanical Society* **132**(2): 173–186.
- Ozório-Filho H. 2002.** Variação cambial em Bignoniaceae: padrão anatômico e desenvolvimento do caule. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. São Paulo.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2009.** The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development* **11**: 465–479.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2011.** Evolution of disparity between the regular and variant phloem in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany* **98**: 602–618.
- Palhares D, Paula JE, Pereira LAR, Silveira CES. 2007a.** Comparative wood anatomy of stem, root and xylopodium of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA Journal* **28**(1): 83–94.

- Palhares D, Paula JE, Pereira LAR, Silveira CES. 2007b.** Comparative anatomy of the bark of stems roots and xylopodia of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA Journal* **28**(3): 315–324.
- Pfeiffer H. 1926.** Das Abnorme Dickenwachstum – Handbuch der Pflanzenanatomie. Band IX. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeeger.
- Prakash, N. 1972.** Root wood anatomy of some tropical economic plants: notes from the Jodrell Laboratory. *Royal Botanic Gardens* **7**: 1–19
- Psaras GK, Sofroniou I. 2004.** Stem and root wood anatomy of the shrub *Phlomis fruticosa* (Labiatae). *IAWA Journal* **25**: 71–77.
- Putz FE, Holbrook NM. 1991.** Biomechanical studies of vines. In F. E. Putz and H. A. Mooney, eds., *The Biology of Vines*. Cambridge: Cambridge University Press, 73–97
- Putz FE, Mooney HA. eds. 1991.** *The Biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press.
- R Core Team. 2014.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (<http://www.R-project.org/>).
- Radlkofer, L. 1931.** Sapindaceae. In: A. Engler ed. *Das Pflanzenreich* IV, 165, Heft 98a-h. Leipzig: W. Engelmann, 1–1539
- Rollet, B. 1982.** Intérêt de l'étude des écorces dans la détermination des arbres tropicaux sur pied. *Bois Forêts Trop* **195**: 31–50.
- Roth, I. 1981.** Structural patterns of tropical barks. Handbuch der Pflanzenanatomie. Band IX, Teil 3. Berlin: Gebr. Borntraeger.
- Rowe N, Isnard S, Speck T. 2004.** Diversity of Mechanical Architectures in Climbing Plants: An Evolutionary Perspective. *Journal of Plant Growth Regulation* **23**:108–128.
- Rowe NP, Speck T. 2004.** Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* **166**: 61–72.
- Schenck H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In A. F. W. Schimper. ed. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Gustav Fisher, Jena, 1–271.
- Shigo, A.L. 1984.** Compartmentalization: a conceptual framework for understading how trees grow and defend themselves. *Annual Review of Phytopathology* **22**: 189–214.
- Solereeder H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press.

- Tamaio N. 2001.** *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd. (Sapindaceae): estudo anatômico do caule e da raiz. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Tamaio N. 2006.** Anatomia do caule e da raiz em Menispermaceae. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Tamaio N, Angyalossy V. 2009.** Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): enfoque na adequação terminológica. *Rodriguésia* **60**(3): 651-666.
- Tamaio N, Neves MF, Brandes A, Vieira RC. 2011.** Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora-Morphology, Distribution Functional Ecology Plants* **206**(11):987–996.
- Tamaio N, Somner GV. 2010.** Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae). *Journal of the Torrey Botanical Society* **137**(4): 319–326.
- Tamaio N, Vieira RC, Angyalossy V. 2009.** Origin of successive cambia on stem in three specimens of Menispermaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 839-848.
- Tamaio, N. 2011.** Caracterização anatômica das madeiras de lianas de Sapindaceae utilizadas comercialmente em São Paulo - SP. *Cerne* **17**(4): 533-540.
- The Plant List. 2013.** Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Trockenbrodt M. 1990.** Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *IAWA Bulletin n.s.* **11**: 141-166.
- Van der Walt, J.J.A., Van der Schijff, H.P. & Schweickerdt, H.G. 1973.** Anomalous secondary growth in the stem of lianas *Mikania cordata* (Burm. F.) Robins (Compositae) and *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindaceae). *Kirkia* **9**: 109-138.
- Westra, L. Y. Th. & Koek-Noorman, J. 2004.** Wood atlas of the Euphorbiaceae s.l.. *IAWA Journal Supplement* **4**–110.
- Wyka, T. P., Oleksyn, J., Karolewski, P., & Schnitzer, S. A. 2013.** Phenotypic correlates of the lianescent growth form: a review. *Annals of Botany*.
- Zimmermann MH, Potter D. 1982.** Vessel-length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bulletin n.s.* **3**(2): 103-109.

Capítulo 2

**A raiz de *Serjania caracasana* (Sapindaceae):
variações cambiais, neoformações e conexões
vasculares**

"(...)

Everybody knows that it's so hard to dig and get to the root
Everybody knows that it's so hard to dig and get to the root
You eat the fruit, you go ahead, you wake up on your bed
But I love her face 'cause it has nothing to do with all I said
(...)"

Caetano Veloso

Trecho da canção "Maria Bethânia", do cantor e compositor Caetano Veloso.

ABSTRACT

Lianas of Sapindaceae, tribe Paullinieae, exhibit stems with cambial variants of the types lobed, compound, divided, fissured, corded, successive cambia, xylem furrowed by phloem wedges and neoformations of peripheral vascular cylinders, but their root anatomy has never been investigated. Previous studies with several species from different genera of this tribe showed that there are only three types of internal morphologies in the roots, on what regards the cambial variants: simple (without cambial variants), xylem furrowed by phloem wedges and neoformations of peripheral vascular cylinders. The goal of this work is to analyse the root anatomy of *Serjania caracasana*, emphasizing the secondary xylem, phloem and cambial variants; and aiming at understanding whether the neoformed peripheral cylinders are connected with the central vascular cylinder. Usual methodologies in plant anatomy were used for the preparation of slides and polished samples were macroscopically analysed. Micro computed tomography (micro CT) was also used to visualize the samples three-dimensionally in a nondestructive way. Our results show that the roots microscopical features of secondary xylem and phloem are similar to those of the stems in this species. Regarding cambial variants, both xylem furrowed by phloem wedges and neoformations of peripheral cylinders arise in roots in mature stages of development. Vascular connections between the neoformed cylinders and the original vascular cylinder are found in several points of the roots. These vascular connections have a "funnel" or "whirlpool" shape and are composed by twisted conducting elements of secondary xylem and phloem, connecting both cylinders. The presence of xylem furrowed by phloem wedges, neoformations of peripheral cylinders (also called tertiary vascular cylinders) and the connections suggest the need for an improved conductive area in these roots, with their maturity.

RESUMO

Lianas de Sapindaceae, tribo Paullinieae, apresentam caules com variações cambiais dos tipos lobado, composto, dividido, fissurado, cordado, câmbios sucessivos, xilema interrompido por cunhas de floema e neoformação de cilindros vasculares periféricos, mas a anatomia de suas raízes ainda não foi analisada. Estudos anteriores com várias espécies de diferentes gêneros dessa tribo mostraram que as raízes apresentam apenas três tipos de morfologias internas em relação às variações cambiais: simples (sem variação cambial), xilema interrompido por cunhas de floema e neoformações de cilindros vasculares periféricos. O objetivo deste trabalho é analisar a anatomia das raízes de *Serjania caracasana*, com ênfase no xilema e floema secundários e nas variações cambiais, e buscar entender se as neoformações de cilindros vasculares periféricos têm conexão com o cilindro central. Protocolos usuais para anatomia foram empregados no preparo das lâminas anatômicas e amostras polidas foram analisadas macroscopicamente. Utilizou-se, também, a micro tomografia computadorizada (micro CT) para visualizar as amostras em três dimensões de forma não destrutiva. Os resultados mostram que as características microscópicas do xilema e floema secundários das raízes de *Serjania caracasana* são similares àsquelas dos caules dessa espécie. Quanto às variações cambiais, tanto o xilema interrompido por cunhas de floema quanto as neoformações surgem em raízes em estágio avançado de desenvolvimento nessa espécie. Conexões vasculares entre os cilindros neoformados e o cilindro vascular original são observadas em diversos pontos das amostras. Estas conexões vasculares têm forma de funil ou vórtice e são formadas por elementos condutores do xilema e floema secundários torcidos, ligando os dois cilindros. A presença de xilema interrompido por cunhas de floema, as neoformações de cilindros vasculares periféricos (também chamadas cilindros vasculares terciários) e as conexões sugerem a necessidade de um incremento de área condutora nas raízes com a continuidade do seu desenvolvimento.

INTRODUÇÃO

A anatomia das raízes fornece subsídios para estudos sobre desenvolvimento, sistemática e relações filogenéticas, embora as raízes figurem entre os órgãos vegetais menos estudados na atualidade em função das dificuldades de coleta no campo (Seago & Fernando, 2013).

Os estudos anatômicos feitos com espécies arbóreas e arbustivas, bastante recorrentes na literatura (cf. Zimmermann & Potter, 1982; Carlquist, 1996, 2004, 2007; Machado *et al.*, 1997, 2005, 2007; McElrone *et al.*, 2004; Psaras & Sofroniou, 2004; Palhares *et al.*, 2007a, 2007b; Goulart & Marcati, 2008; Hearn, 2009), apontam algumas diferenças no xilema secundário entre a configuração do caule e da raiz, como maior diâmetro dos vasos nas raízes (Machado *et al.*, 1997; McElrone *et al.*, 2004; Psaras & Sofroniou, 2004, Machado *et al.*, 2007) e a presença de fibras septadas e raios mais largos no lenho desse órgão (Goulart & Marcati, 2008).

Os trabalhos disponíveis com lianas têm demonstrado, por sua vez, que a raiz de espécies com esse hábito em diversas famílias repete o padrão de variação cambial observado no caule, quando presente. Em seu trabalho pioneiro, Schenck (1893) cita alguns estudos que comprovariam tal premissa (Crüger, 1850, 1851 *apud* Schenck, 1893; Van Tieghen, 1884; Avetta, 1887). Tais observações necessitam de confirmação empírica, uma vez que, como Schenck (1893) já apontava, os estudos com raízes ainda são bastante escassos se comparados à diversidade de trabalhos de anatomia caulinar disponíveis.

Para as lianas de Sapindaceae, Schenck (1893) comenta que Crüger (1850, 1851 *apud* Schenck, 1893) não encontrou raízes com variações cambiais como ocorre nos caules dessa família. Tamaio (2001) observou o desenvolvimento do caule composto de *Serjania caracasana* desde o crescimento primário até o secundário tardio, quando neoformações de cilindros vasculares periféricos se instalam no órgão. Raízes jovens da mesma espécie foram analisadas pela autora, que também não encontrou variações cambiais no órgão (Tamaio, 2001). Em amostras em estágio de desenvolvimento avançado analisadas macroscopicamente no primeiro Capítulo desse trabalho, dois tipos de variações cambiais foram identificadas nas raízes dessa espécie: o xilema interrompido por cunhas de floema e as neoformações de cilindros vasculares periféricos.

Com o intuito de trazer informações adicionais que reiterem, ou não, o que a literatura disponibiliza sobre a anatomia das raízes de Sapindaceae, o objetivo desse trabalho é analisar a configuração estrutural das raízes de *Serjania*

caracasana em estágio de desenvolvimento avançado, com ênfase na anatomia do xilema e floema secundários, além da origem e progressão das variações cambiais - neoformações de cilindros vasculares periféricos e xilema interrompido por cunhas de floema - nelas observadas anteriormente. Pretende-se entender o porquê da formação das neoformações de cilindros vasculares periféricos e se as mesmas mantêm conexão com o cilindro vascular central.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material

Raízes e caules em crescimento secundário avançado pertencentes à espécie *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd., tribo Paullinieae, família Sapindaceae, foram coletadas e analisadas no presente trabalho. Três amostras foram empregadas: Somner 1450, coletada no Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro, RJ; Somner 1590 e Somner 1608, coletadas na Reserva Biológica Federal do Tinguá, Rio de Janeiro, RJ. As exsicatas correspondentes às coletas estão depositadas no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal Rural do Rio De Janeiro, RJ (RBR).

Métodos

Coletas

Raízes e Caules dos três indivíduos de *Serjania caracasana* foram coletadas a aproximadamente 30 cm da região de transição entre caule e raiz. As amostras foram fixadas em FAA 70% (Formaldeído, Ácido Acético e Álcool Etílico 70%, 18:1:1) ainda no campo e armazenadas em etanol 70%. Ramos jovens destas amostras, reprodutivos quando possível, foram coletados e prensados para a confecção de exsicatas.

Análise Macroscópica

Para a visualização das etapas de desenvolvimento de raízes e caules, o indivíduo Somner 1590 foi polido e analisado empregando-se a mesma técnica utilizada e detalhada no Capítulo 1.

Análise Microscópica

As raízes dos três indivíduos de *Serjania caracasana* foram seccionadas no micrótomo de deslize com espessuras variando de 10 a 20µm nos três planos: transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial, utilizando-se a técnica de Barbosa *et al.* (2010). O indivíduo Somner 1450 foi adicionalmente emblocado em PEG (polietilenoglicol) 1500 (Gerlach, 1984).

Os cortes foram distendidos em água destilada, desidratados em série etanólica e corados com Safranina 1% e Azul de Astra 1% (Bukatsch, 1972, modificado por Kraus & Arduin, 1997). Lâminas permanentes foram montadas usando Bálsamo do Canadá.

A dissociação dos elementos celulares do xilema foi realizada segundo metodologia de Franklin (1945), para auxiliar a análise quantitativa e qualitativa dos elementos xilemáticos.

As lâminas de tamanho tradicional foram fotografadas em microscópio ótico Leica DMLB e câmera digital DFC310 acoplada.

As amostras apresentavam, com frequência, diâmetros maiores que 10 cm. Por esse motivo, para obter-se uma visão do todo nessas amostras grandes, pedaços de vidro de 4 mm de espessura e tamanhos diversos foram empregados na montagem de lâminas grandes, com secções completas das amostras, nos planos transversal e longitudinal. Estas lâminas grandes foram fotografadas em estereomicroscópio e também nos equipamentos modificados disponíveis no laboratório de anatomia e biomecânica do CIRAD, em Montpellier, França, sob supervisão do Dr. Nick Rowe, pesquisador nesse instituto.

A análise dos caracteres qualitativos e quantitativos do xilema secundário seguiu as normas da IAWA Committee (IAWA, 1989). O floema foi analisado seguindo a IAWA list of Macroscopic and Microscopic Features (IAWA Bark Committee, in prep.).

Os elementos celulares do xilema e floema secundários foram mensurados empregando-se o software ImageJ versão 1.39d (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) com 30

repetições por medida. Os dados foram tabelados em Excel e foram calculadas as médias, desvios-padrão e os valores máximos e mínimos. A notação usada nos textos foi: valor mínimo-média-valor máximo.

Micro tomografia computadorizada (micro CT)

No desenrolar das análises, conexões vasculares entre os cilindros periféricos neoformados e o cilindro vascular central foram detectadas anatomicamente. Em decorrência desse achado, o emprego de uma ferramenta metodológica complementar fez-se necessário: a micro tomografia computadorizada (micro CT), que permite a visualização de amostras em três dimensões e, especialmente, de forma não destrutiva.

Utilizou-se o micro tomógrafo SkyScan 1176, que fotografa em intervalos de 9µm até 18µm. Os parâmetros empregados no equipamento foram: fonte – 50 kV/500µA; filtro – Al 0,5mm; resolução média – 18µm; 360°; câmera – 2x Offset. As imagens obtidas, via tomografia, foram editadas empregando-se os softwares Dataviewer 64-bit version e CTvox: Volume Rendering 64-bit version, ambos disponíveis gratuitamente em <http://www.skyscan.be/products/downloads.htm>.

Duas amostras da raiz de dois indivíduos foram tomografadas: Somner 1590 e Somner 1608: a primeira amostra foi seca à temperatura ambiente, e as outras foram retiradas do álcool e embaladas em parafilme antes de serem colocadas no tomógrafo.

RESULTADOS

Progressão do desenvolvimento em raízes e caules

As raízes e caules de *Serjania caracasana* analisadas em distintos estágios de desenvolvimento apresentam diferentes configurações anatômicas (Figura 1A-B).

As raízes em crescimento secundário inicial apresentam um câmbio normal em conformação e produtos, sendo do tipo simples, sem variação cambial (Figura 1A-I). Em um passo seguinte no desenvolvimento, observa-se o surgimento de neoformações de cilindros vasculares na periferia das raízes e aparecem interrupções no xilema secundário, em diversos pontos da circunferência do órgão, por cunhas de floema secundário (Figura 1A-II). Nos passos seguintes (Figura 1A-III a V) as variações cambiais se intensificam.

Nos caules, a variação cambial do tipo caule composto está presente desde o crescimento primário, como comentado no Capítulo 1. No crescimento secundário inicial (Figura 1B-I,II), o caule é formado por um cilindro vascular central e diversos cilindros vasculares periféricos, variando em arranjo (Figura 1B-I e II) e número (Figura 1B-II e III). O xilema interrompido por cunhas de floema (Figura 1B-II a V) tanto no cilindro central como nos periféricos e as neoformações de cilindros vasculares periféricos (Figura 1B-IV a V) surgem no crescimento secundário bastante tardio.

Nos próximos tópicos serão detalhados os aspectos anatômicos do xilema e do floema secundários, a origem das variações cambiais, e como ocorrem as conexões vasculares das neoformações observadas apenas para as raízes maduras desta espécie.

Figura 1: *Serjania caracasana*, progressão do desenvolvimento da raiz e do caule, no mesmo indivíduo. A) Raiz de um indivíduo da espécie em diferentes momentos do crescimento secundário, desde a ausência de variações cambiais (I), neoformações de cilindros vasculares periféricos - seta branca (II-V) e xilema interrompido por Cunhas de floema - cabeça de seta branca (II-V). B) Caule composto do mesmo indivíduo em crescimento secundário inicial com um cilindro central e quatro/cinco periféricos (I-II) que variam em arranjo (II) e em número (III) próximo aos nós, com xilema interrompido por Cunhas de floema - cabeça de seta branca (II-V), e neoformação de cilindros vasculares periféricos - seta branca (IV-V).

Xilema secundário da raiz

Camadas de crescimento. Indistintas.

Vasos. Porosidade. Difusa (Figura 2A). Grupamento e Arranjo. Vasos de grande calibre predominantemente solitários, mas também em múltiplos de 2-3 em arranjo tangencial (Figura 2A-B); vasos de pequeno calibre em longas cadeias radiais, de 2 a 18 vasos (Figura 2A-B). Placas de perfuração. Simples e transversais (Figura 2C,D). Pontoações intervasculares. Alternas (Figura 2E), com diâmetro variando de 4-5-6µm. Pontoações radio-vasculares. Com bordas distintas, similares às pontoações intervasculares em tamanho e forma em todo o raio. Diâmetro tangencial do lúmen do vaso. Vasos em duas classes distintas de diâmetro (dimorfismo de vasos), os de maior calibre variando de 109-220-306µm, os de menor calibre, 10-27-40µm. Número de vasos por milímetro quadrado. Os vasos de maior calibre apresentam frequências de 10-16-18 vasos/mm²; os de menor calibre, com 69-81-97 vasos/mm². Comprimento médio do elemento de vaso. Os de maior calibre variando de 224-289-380µm, os de menor calibre, 253-324-419µm.

Fibras. Fibras com pontoações simples a muito reduzidas; presença de amido nas fibras (Figura 2E,H). Fibras septadas. Presentes (Figura 2F). Espessura da parede. De fina a média (Figura 2B). Comprimento médio. 297-488-712µm.

Parênquima Axial. Tipo. Em faixas com mais de três células de largura (Figura 2B) e paratraqueal escasso (Figura 2A). Tipos celulares. Duas células por série parenquimática (Figura 2F), parênquima não lignificado presente.

Raios. Largura. 1 a 2 células de largura (Figura 2F). Altura. Menores que 1mm. Composição celular. Heterocelulares, corpo com células quadradas e eretas, eventualmente corpo com células procumbentes e margens com células quadradas (Figura 2G). Raios por milímetro. Variam em frequência de 7-9-10 raios/mm. Parênquima não lignificado compõe alguns raios.

Inclusões Minerais. Cristais prismáticos. Cristais prismáticos em séries cristalíferas no parênquima axial (Figura 2C) e radial (Figura 2H).

Figura 2: *Serjania caracasana*, xilema secundário das raízes. A-B. Secção transversal. A) Porosidade difusa, vasos de grande calibre solitários a múltiplos tangenciais de 2-3 (cabeça de seta branca), vasos de pequeno calibre em cadeias radiais (cabeça de seta preta). Parênquima paratraqueal escasso - Seta amarela. B) Fibras (Fi) intercaladas com faixas de parênquima axial (Pa), raiz diarca. C-D. Macerado. C) Elemento de vaso de grande calibre e cristais prismáticos em série cristalífera (cabeça de seta verde). D) Elementos de vaso de pequeno calibre com placas de perfuração simples. E-F. Secção longitudinal tangencial. E) Pontoações intervasculares alternas (seta vermelha) e grande quantidade de amido (cabeça de seta vermelha). F) Fibras septadas (seta azul) e duas células por série parenquimática (cabeça de seta azul). G-H. Secção longitudinal radial. G) Raios com células quadradas e procumbentes. H) Cristais prismáticos nos raios (cabeça de seta verde) e amido nas fibras e no parênquima (cabeça de seta vermelha).

Floema secundário da raiz

O Floema secundário das raízes de *Serjania caracasana* é composto por floema condutor e floema não condutor (Figura 3A,B,E).

Floema Condutor

A região condutora do floema secundário das raízes de *Serjania caracasana* é marcada pela presença de elementos de tubo crivado, parênquima axial disperso entre os elementos de tubo crivado e raios; fibras estão ausentes (Figura 3B,C,D).

Elementos de tubo crivado. Os elementos de tubo crivado (Figura 3B,C,D) apresentam calose e proteína P, que é observada na região da placa crivada como tampão de proteína-P em secção longitudinal (Figura 3D). Cada elemento de tubo crivado tem uma célula companheira (Figura 3C). Diâmetro. Variando de 28-35-45µm. Comprimento. Variando de 178-256-293µm. Área Crivada. Simples e transversal a levemente inclinada (Figura 3C-D). Células companheiras. Uma célula companheira por elemento de tubo crivado detectada em secção transversal (Figura 3C) com protoplasto presente.

Parênquima Axial. Tipo. Difuso entre os elementos de tubo crivado, muitas apresentam conteúdo avermelhado (Figura 3A-C).

Fibras. Ausentes no floema condutor.

Raios. Largura. 1 a 2 células. Composição celular. Heterocelulares compostos por células quadradas e algumas eretas na margem e corpo composto por células procumbentes e quadradas. Conteúdo muito evidente após a coloração com safranina assumindo a coloração avermelhada. (Figura 3A-B).

Floema Não Condutor

A porção não condutora do floema tem início com a perda do protoplasto das células companheiras e o colapso dos elementos de tubo crivado, que posteriormente encontram-se completamente colapsados e não mais visíveis (Figura 3A,E). As células do parênquima axial e radial se expandem e se dividem formando o tecido de dilatação, além de apresentarem acúmulo de compostos avermelhados (Figura 3A,E, F). A dilatação do raio é bastante evidente (Figura 3A,B,E,F). Além de cristais prismáticos, diferenciam-se fibroesclereídes principalmente na porção mais interna do floema não condutor (floema condutor inicial) (Figura 3A,F,H) e esclereídes na porção mais externa do floema não condutor (Figura 3G). Células secretoras maiores do que as células adjacentes, apresentando contorno circular em secção transversal, são observadas de forma difusa (Figura 3A, E, F).

Figura 3: *Serjania caracasana*, floema secundário nas raízes. A-C. Secção transversal. A) Vista geral do floema secundário, composto pelo floema condutor (Fc) e floema não condutor (Fnc). B-D. Floema condutor. B) Parênquima axial difuso no floema secundário e raios com conteúdo avermelhado. C) Floema condutor com elementos de tubo crivado com placa crivada transversal e simples e células companheiras (cabeça de seta vermelha). D. Secção longitudinal tangencial. D) Elementos de tubo crivado com proteína-P acumulada na placa crivada (seta amarela). E-H. Floema não condutor. E-F. Secção transversal. E) Início da diferenciação do floema não condutor (Fnc), onde se observa a dilatação do raio e o conteúdo avermelhado nas células parenquimáticas axiais e radiais, bem como células secretoras. F) Floema não condutor contendo fibroesclereídes, raios dilatados e células secretoras. G-H. Secção longitudinal radial. G) Esclereídes e H) Fibroesclereídes, em detalhe, no floema não condutor. Es - Esclereídes, Fe - Fibroesclereídes, Pd - Divisão e expansão do parênquima axial, Pe - Periderme, Rd - Dilatação do Raio, Rdd - Dilatação do raio por divisão celular, Seta verde - Célula secretora, X - Xilema.

Variações cambiais nas raízes de *Serjania caracasana*

As raízes de *Serjania caracasana* apresentam dois tipos de variações cambiais, detalhadas a seguir: o xilema interrompido por cunhas de floema e as neoformações de cilindros vasculares periféricos.

Xilema interrompido por cunhas de floema

Raízes maduras de *Serjania caracasana* apresentam xilema interrompido por cunhas de floema originadas de um câmbio que se mantém contínuo, assim como os caules, que, aparentemente, apresentam etapas similares de diferenciação às das raízes. Nas raízes dessa espécie, o crescimento secundário inicial é normal, sem alterações visíveis na produção de xilema ou de floema secundários. Em estágios de crescimento secundário mais avançados, no entanto, raízes de lianas dessa espécie apresentam o xilema interrompido por cunhas de floema (Figura 4A), muitas vezes associados à presença de neoformações de cilindros vasculares periféricos (Figura 4A) no mesmo indivíduo. A formação desse tipo de variação cambial inicia-se em algumas regiões da circunferência do órgão (Figura 4B), aparentemente ao acaso, com uma alteração em sua atividade, passando a produzir mais floema para o exterior e menos xilema para o interior (Figura 4C). Interessante notar que raios limitantes estão presentes nas bordas das cunhas de floema (Figura 4D). Conforme progride a atividade do câmbio, as cunhas de floema tornam-se muito pronunciadas no interior do xilema (Figura 4A,E).

Independentemente do estágio de desenvolvimento das cunhas, não ocorre descontinuidade do câmbio em nenhum momento na espécie observada (Figura 4C-E), e não há regularidade de número ou posição em que as cunhas irão aparecer nessa espécie. Ocorre a formação de células axiais do xilema inclinadas nos casos de grande desenvolvimento das cunhas (Figura 4E).

Figura 4: Variação cambial do tipo xilema interrompido por cunhas de floema em raízes de *Serjania caracasana*. A-E. Secção transversal. A) Xilema interrompido por cunhas de floema (cabeça de seta branca) e neoformações de cilindros vasculares periféricos (seta branca). B-E. Cunhas de floema formadas por câmbio contínuo em diferentes etapas de desenvolvimento, interrompendo o xilema. B) Cunhas de floema (linha vermelha) intercaladas com regiões de produção regular de xilema e floema pelo câmbio. C) Início de formação da cunha de floema (seta vermelha); note o câmbio contínuo (asterisco amarelo). D) Cunha de floema (linha vermelha) e raios limitantes (linha branca). E) Cunhas de floema pronunciadas interrompendo o xilema (asteriscos brancos).

Neoformações de cilindros vasculares periféricos

Com a continuidade do crescimento secundário nas amostras de *Serjania caracasana* (raiz e caule), cilindros vasculares adicionais surgem na periferia das raízes (Figura 5A,C) e entre os cilindros compostos nos caules.

As raízes de *Serjania caracasana* apresentam crescimento secundário inicial normal, até que novos cilindros periféricos aparecem na região mais externa do órgão (Figura 5A,C), no floema não condutor, junto às células parenquimáticas que formam o tecido de dilatação (Figura 5A-F). Essas neoformações podem surgir de forma mais localizada em uma área da raiz, formando um semicírculo (Figura 5A,B), ou de forma difusa acompanhando toda a circunferência da mesma (Figura 5C). Os novos câmbios (Figura 5E,F), que se formam pela atividade meristemática das células parenquimáticas do floema (Figura 5D), possuem atividade normal, formando xilema e floema secundários (Figura 5B,E,F). O câmbio pode se diferenciar paralelo ao câmbio do cilindro central, originando xilema voltado para o interior e floema para o exterior (Figura 5A-B) ou, também, diferenciar-se em posição perpendicular ao câmbio do cilindro central, formando o xilema e o floema perpendiculares aos do cilindro central (Figura 5D-F).

Figura 5: Variação cambial do tipo neoformações de cilindros vasculares periféricos em raízes de *Serjania caracasana*. A-F. Seção Transversal. A) Raiz com neoformações (seta branca) de cilindros vasculares periféricos. B) Detalhe da região de floema não condutor com neoformações de cilindros vasculares periféricos (círculo azul). C) Raiz com neoformações de cilindros vasculares periféricos (seta branca) em distintas fases de desenvolvimento e xilema interrompido por cunhas de floema (cabeça de seta branca). D) Neoformações (círculo azul) surgindo na região do floema não condutor (Fnc). E) Neoformação em fase mais inicial de desenvolvimento. F) Cilindros vascular periférico neoformado já maduro. C - Câmbio do cilindro neoformado; F - Floema do cilindro neoformado; Fc - Floema condutor; Pe - Periderme; X - Xilema do cilindro neoformado.

Conexões vasculares

Em raízes e caules de *Serjania caracasana*, as neoformações de cilindros vasculares periféricos são formados no floema não condutor (Figura 6A) dos indivíduos com crescimento secundário bastante avançado, como mencionado anteriormente. A busca de informações sobre o porquê das neoformações surgirem apenas em estágios mais desenvolvidos trouxe como resultado que elas se conectam ao cilindro vascular central por meio das aqui denominadas conexões vasculares (Figura 6A-B).

Em análise anatômica, as conexões vasculares entre cilindros periféricos neoformados e o cilindro central se assemelham a um funil ou vórtice (Figura 6A -B). Nessa região, os elementos condutores axiais do xilema e floema secundários se torcem e orientam-se radialmente, constituindo uma "ponte" que liga as duas estruturas (Figuras 6B-C). Nessa "ponte" há a comunicação do floema e do xilema da neoformação com os do cilindro central, observando-se o floema da primeira imerso no floema do segundo (Figura 6B). A comunicação do xilema da conexão com o do cilindro central é observada por meio de um vaso, radialmente orientado, no interior do xilema do cilindro central (Figura 6C).

Em uma análise de tomografia computadorizada visando entender as conexões vasculares em três dimensões, percebem-se duas formas distintas de conexões vasculares encontradas nas raízes.

Na primeira situação se observa, por meio da sequência de imagens (Figuras 6E-F), a fusão completa entre o cilindro vascular neoformado e o cilindro central na região da conexão vascular, tanto em séries transversais (Figura 6E I-IV, 6G I-II, círculo amarelo) quanto em séries longitudinais (Figura 6F I-III, 6I I-III, círculo amarelo). O cilindro vascular neoformado, primeiramente em posição periférica na raiz (Figura 6E I, 6F I), sofre uma modificação de formato, assemelhando-se agora a uma gota em vista transversal (Figura 6E II-III), ao mesmo tempo que o xilema do cilindro central parece apresentar um sulco. A conexão vascular está formada (Figura 6E II-IV, 6F II-IV), e os tecidos condutores do xilema e do floema secundários do cilindro neoformado e do cilindro central estão ligados nessas etapas. Ao final do processo, o cilindro vascular neoformado é completamente fusionado ao cilindro vascular central (Figura 6E V, 6F V), de maneira a promover um incremento de tecido vascular no mesmo. Situação similar pode ser observada em outra raiz de *Serjania caracasana* (Figura 6G,I - linha amarela), em que ocorre a fusão total do cilindro periférico neoformado (Figura 6G I, 6I I) com o cilindro

vascular central, de forma gradual (Figura 6G II-IV, 6I II-IV), até que não se encontrem mais vestígios do cilindro periférico neoformado original (Figura 6G V, 6I V).

Uma segunda situação observada, por meio da sequência de imagens, é o de uma fusão parcial entre cilindro periférico neoformado e cilindro vascular central na região da conexão (Figura 6G,H - linha vermelha) de modo a continuar existindo um cilindro periférico (neoformação) após o final da conexão vascular. A fusão parcial se inicia da mesma forma que a total com um cilindro neoformado (Figura 6G I, 6H I) localizado perifericamente em relação ao cilindro vascular central. A neoformação então se conecta ao cilindro central (Figura 6G II-IV, 6H II-IV), mas não se funde totalmente a ele e continua a existir como unidade após o final da conexão (Figura 6G V, 6H V). Note-se que é comum haver fusões e fragmentações também entre as neoformações de cilindros periféricos (Figura 6G IV-V, 6H II-V).

Cabe ressaltar que as conexões vasculares também foram observadas nos caules de lianas de *Serjania caracasana*, nos mesmos indivíduos em que as raízes foram analisadas.

Figura 6: Conexões vasculares entre as neoformações de cilindros vasculares periféricos e o cilindro central em raízes de *Serjania caracasana*. A-C. Análise anatômica; Seção transversal. A) Raiz com conexão (linha preta) entre uma neoformação e o cilindro central, e outras neoformações (seta branca). B) Detalhe da conexão em forma de funil, com tecido do floema da conexão (Fco) e tecido do xilema da conexão (Xco) imersos no cilindro central. C) Vaso da conexão com tilos (linha amarela) radialmente orientado, em contraste com vasos axialmente orientados do cilindro central (seta amarela). E-I. Micro Tomografia Computadorizada (Micro CT). E,F) Cilindro periférico neoformado (linha amarela) fundindo-se totalmente ao cilindro vascular central, na superfície transversal (E) e longitudinal (F). G,I) Cilindros periféricos neoformados fundindo-se totalmente (linha amarela) ou parcialmente (linha vermelha) ao cilindro vascular central, nas superfícies transversal (G), e em superfícies longitudinais (H e I).

DISCUSSÃO

Xilema e floema em raízes de *Serjania caracasana*

As análises microscópicas do xilema e floema secundários das raízes de *Serjania caracasana* mostraram-se bastante similares ao que fora encontrado na literatura para a espécie (Tamaio, 2001) ou mesmo para caules do gênero (Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Klaassen, 1999; Araújo & Costa, 2007; Figueiredo, 2011). Em relação às características qualitativas do xilema, o tipo de parênquima axial constitui a única exceção, com o parênquima em faixas aqui relatado. Esse resultado difere do que foi observado por Tamaio (2001), que o descreveu, para a raiz, como sendo apenas do tipo paratraqueal escasso. O parênquima em faixas foi primeiramente notado na análise macroscópica de raízes e caules (ver Capítulo 1). Sua visualização foi confirmada na análise microscópica, embora sua identificação tenha sido dificultada em muitas regiões ou mesmo em algumas amostras, pois confunde-se com as fibras de parede mais delgada no xilema secundário.

Em contrapartida, entre os dados biométricos obtidos por meio da análise macroscópica (ver Capítulo 1) e da microscópica, a frequência dos vasos de pequeno calibre variou bastante, sendo muito maior na mensuração microscópica (69-81-97 vasos/mm²) do que na macroscópica (5-25-68 vasos/mm²) para as raízes de *Serjania caracasana*. Os vasos de menor calibre apresentam diâmetros bastante reduzidos nas lianas de Sapindaceae, com valores variando de 11 a 50µm (ver Capítulo 1) o que provavelmente torna muitos deles imperceptíveis na análise macroscópica, justificando a diferença quantitativa entre os dois métodos. Reforça-se, assim, a importância do emprego não só da análise macroscópica como também da microscópica na caracterização anatômica do xilema secundário, principalmente de lianas, visando-se obter dados mais fiáveis e completos.

O dimorfismo de vasos observado nas raízes da espécie estudada é relatado por Tamaio (2001) como vasos de pelo menos duas classes de diâmetro nas raízes, e também nos caules dessa espécie. O dimorfismo de vasos foi destacado inclusive nos estudos de Klaassen (1999), Araújo & Costa (2007) e Figueiredo (2011), somente para o caule do gênero. A tribo Paullinieae, na qual estão localizadas as lianas de Sapindaceae, foi mencionada por Solereder (1908) como tendo vasos de

maior diâmetro do que o padrão encontrado na família, que é o de vasos médios. A presença de dimorfismo de vasos e de vasos de grande calibre é uma das características mais importantes da síndrome vascular lianescente (Angyalossy *et al.*, 2012), além da ocorrência de variações cambiais, parênquima axial e radial não lignificado, e de grande quantidade de parênquima, não só radial como axial. Estas características são bastante marcantes e recorrentes em espécies lianescentes, principalmente quando comparadas a espécies relacionadas de hábitos autossuportantes.

Para o floema secundário, os dados aqui obtidos também corroboram a descrição feita por Tamaio (2001) para as raízes de *Serjania caracasana*. A autora comenta sobre a presença de fibroesclereídes e esclereídes nas porções mais externas do floema não condutor (Tamaio, 2001). Acrescentamos aqui a observação de que há uma distinção bastante notória sobre a localização de fibroesclereídes e esclereídes, ocorrendo as primeiras, principalmente, na região do floema não condutor inicial mais próxima à porção condutora, e as últimas presentes apenas na região mais externa.

Variações cambiais em raízes de *Serjania caracasana*

Estudos que analisam raízes de lianas são muito mais escassos que aqueles sobre os caules. Schenck (1893) comenta que trabalhar com raízes requer maior esforço de coleta e, por essa razão evitou fazê-lo por falta de tempo para cavar e coletar, embora tenha se referido a alguns trabalhos em que as raízes foram estudadas, para diversas famílias: Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Phytolacaceae e Nyctaginaceae com câmbios sucessivos na raiz e no caule (Avetta, 1887), o que também ocorre em Menispermaceae (Eichler *apud* Schenck, 1893); Dilleniaceae, com *Dolioscarpus* apresentando câmbios sucessivos no caule e na raiz (Schenck, 1893), Polygalaceae com câmbios sucessivos no caule e na raiz (Crüger, 1850 *apud* Schenck, 1893), entre outros trabalhos para diversas famílias. O autor cita ainda um trabalho de Crüger (*apud* Schenck, 1893) em que as raízes de lianas Sapindaceae foram analisadas e não foram encontradas variações cambiais nas raízes.

Em seu estudo sobre diversos tipos de variações cambiais (por ele denominadas de anomalias) em raízes de dicotiledôneas, Avetta (1887) comenta que nem sempre a variação cambial encontrada no caule de uma planta é a mesma encontrada na sua raiz. O autor observa que, no que diz respeito às raízes, as

variações cambiais parecem ser mais comuns em plantas autossuportantes do que em lianescentes, encontrando essas estruturas em apenas seis espécies escandentes das 41 com variações cambiais por ele analisadas e pertencentes a outros hábitos (Avetta, 1887).

Em estudos mais recentes, a estrutura anatômica de raízes de lianas foi analisada em comparação com os caules, para famílias como Menispermaceae (Tamaio, 2006), Basellaceae (Carlquist, 1999) e Bignoniaceae (Gabrielli, 1992, Martinelli *et al.* 2008). O aspecto comum entre estes trabalhos é a presença de um mesmo tipo de variação cambial nos caules e raízes das espécies das lianas estudadas, como já havia mostrado Schenck (1893), o que vai em direção oposta ao comentado por Avetta (1887).

Schenck (1893) destaca que o estudo de Crüger não encontrou variações cambiais em raízes de espécies de Sapindaceae. Tamaio (2001) também não observou variação cambial em raízes de *Serjania caracasana*, o contrário do que foi observado no presente trabalho. Analisando o estudo de Tamaio, observamos que as raízes incluídas em seu trabalho eram muito jovens, com diâmetro reduzido. Essas raízes apresentavam crescimento secundário inicial, o que explica a ausência de variação cambial no estudo da autora. As raízes estudadas no presente trabalho apresentam crescimento secundário já bastante avançado, com a presença de variações cambiais do tipo xilema interrompido por cunhas de floema e neoformações de cilindros vasculares periféricos nas mesmas.

O xilema interrompido por cunhas de floema e sua origem

Em indivíduos coletados das espécies *Serjania caracasana*, *Serjania communis*, *Serjania cuspidata* e *Serjania lethalis*, a variação cambial do tipo xilema interrompido por cunhas de floema, formadas por um câmbio contínuo, pode ser encontrada principalmente em caules maduros (Capítulo 1). Nas raízes em crescimento secundário avançado, *Serjania caracasana* e *Serjania lethalis* apresentam esse tipo de variação cambial (Capítulo 1).

O xilema interrompido por cunhas de floema, em número de quatro ou múltiplos de quatro, é um tipo de variação cambial característico dos caules de lianas da tribo Bignonieae (Bignoniaceae), sendo uma sinapomorfia da tribo. Entretanto, também pode ser encontrado de outras formas, geralmente menos regulares, em diversas outras ordens e famílias (Angyalossy *et al.*, 2015). Em um trabalho bastante abrangente sobre anatomia de lianas e evolução de seus sistemas vasculares, Angyalossy e colaboradores (2015) comentam as prováveis origens independentes

desse tipo de variação cambial, que evoluiu, pelo menos, cinco vezes entre as Rosídeas e seis vezes nas Asterídeas, sem, contudo, mencionarem a sua presença entre as Sapindales, ordem à qual pertence a família Sapindaceae. Os autores afirmam que a variação cambial "xilema interrompido por cunhas de floema" pode ser dividida em dois grandes grupos, de acordo com a descontinuidade do câmbio, como se observa em Bignoniaceae, Icacinaceae e Leguminosae, ou com a sua continuidade, como em Apocynaceae, Convolvulaceae, Malpighiaceae e outras famílias. Tal variação também é observada na espécie estudada de Sapindaceae.

A origem do xilema interrompido por cunhas de floema em espécies cujo câmbio sempre é contínuo consiste em uma produção desigual de floema e xilema secundário em regiões aleatórias da circunferência do órgão. Nessas áreas, a produção de xilema pelo câmbio é reduzida, enquanto que a de floema é aumentada (Angyalossy *et al.*, 2015). Como o câmbio segue contínuo, pode ocorrer a formação de células axiais do xilema inclinadas quando as cunhas se desenvolvem muito, como comentado pelos autores para lianas de Malpighiaceae e para o gênero *Perianthomega* (Bignoniaceae), do mesmo modo que foi observado para *Serjania caracasana*. Nas lianas de famílias em que o câmbio sofre uma descontinuidade com a formação e desenvolvimento das cunhas, não mais ocorrem divisões anticlinais pelo câmbio da porção variante, segundo Angyalossy *et al.* (2015), indicando que provavelmente o câmbio de lianas de Sapindaceae continua se dividindo anticlinal e periclinamente, pois mantém-se contínuo.

Um último mas não menos importante aspecto relacionado às cunhas de floema é a ocorrência de raios limitantes (Schenck, 1893), mais comuns em espécies com descontinuidade do câmbio, mas também observados na espécie aqui estudada, apesar de seu câmbio contínuo. Esses raios largos que margeiam as cunhas são aparentemente o resultado de uma acomodação relacionada ao crescimento do órgão e à formação das cunhas de floema, que é um tecido delicado, que poderia facilmente sofrer fraturas sem essas estruturas (Angyalossy *et al.*, 2015).

As neoformações de cilindros vasculares periféricos e sua origem

Segundo Schenck (1893), as neoformações de cilindros vasculares periféricos são variações cambiais encontradas em caules de diversas famílias: Vitaceae, Phytocreneae, Papilionaceae, Caesalpiniaceae, Convolvulaceae, Bignoniaceae e Rubiaceae, além de Sapindaceae. O autor explica que as neoformações aparecem no crescimento secundário avançado, e que um novo câmbio surge na periferia, i.e., no parênquima do floema (não condutor) do cilindro central original. Ou seja,

exatamente o que se observa no presente trabalho nas raízes de *Serjania caracasana*.

Estudos mais recentes também demonstram a presença de neoformações de cilindros vasculares periféricos em caules muito desenvolvidos de lianas de famílias como Leguminosae (Dias Leme, 1999), Bignoniaceae, Euphorbiaceae e Combretaceae (Angyalossy *et al.*, 2015), além de Sapindaceae (Tamaio, 2001; Tamaio & Angyalossy, 2009). Essas variações cambiais têm origem por meio da formação de novos câmbios na região mais externa dos caules, no floema não condutor e, dependendo da orientação da divisão celular de suas células seus produtos, podem ser paralelos ou perpendiculares ao câmbio original. Por exemplo, em Leguminosae, células do parênquima axial na região do floema não condutor originam os novos câmbios, que são paralelos ao câmbio original do cilindro central (Dias Leme, 1999), enquanto que em Bignoniaceae, o parênquima radial dilatado sofre divisões anticlinais e gera novos câmbios perpendiculares ao original (Angyalossy *et al.*, 2015).

Para caules de lianas de Sapindaceae, Tamaio & Angyalossy (2009) descrevem a formação de novos sistemas vasculares em amostras de diâmetros maiores que quatro centímetros, portanto, já em estágio muito avançado de crescimento do órgão. Nesses caules, os novos câmbios se originam de divisões de células parenquimáticas do floema não condutor, entre os cilindros periféricos e o cilindro central do caule do tipo composto e também na região mais externa do mesmo (Tamaio, 2001; Tamaio & Angyalossy, 2009). As autoras não comentam especificamente se os novos câmbios são paralelos ou perpendiculares ao câmbio do cilindro central, mas as imagens sugerem que os mesmos são paralelos. Esses novos câmbios formam xilema e floema secundário de forma regular, isto é, floema para o exterior do órgão e xilema para o interior (Tamaio, 2001; Tamaio & Angyalossy, 2009).

Para as raízes de *Serjania caracasana* analisadas em detalhe no presente trabalho, as duas situações foram observadas: o surgimento de novos câmbios na região do floema não condutor que se estabelecem paralelamente ao câmbio do cilindro central, e outros que se formam perpendicularmente ao mesmo. É possível que a diferenciação das células parenquimáticas que dão origem aos novos câmbios seja aleatória em raízes de *Serjania caracasana*: quando essas células se dividem anticlinalmente, geram um novo câmbio perpendicular ao câmbio original, como ocorre em Bignoniaceae (Angyalossy *et al.*, 2015); quando se dividem periclinamente, surge um câmbio neoformado paralelo ao câmbio original, como

ocorre em Leguminosae (Dias Leme, 1999) e nos exemplos de Tamaio (2001) e Tamaio & Angyalossy (2009) para os caules da espécie.

Um dado interessante é levantado por Van Thieghem (1884) e Avetta (1887) sobre os novos câmbios que surgem posteriormente na região do floema secundário não condutor, para raízes. Os autores se referem à ocorrência de tecidos vasculares terciários em raízes, ou seja, o xilema e o floema originados por esse novo câmbio seria terciário (além do primário e do secundário). Van Thieghem (1884) explica que células que se diferenciaram em parênquima podem, com frequência, retornar à fase meristemática e recomeçar a se dividir, produzindo, nas palavras do autor, tecidos vasculares terciários. Seguindo a definição de Van Thieghem (1884) e Avetta (1887), a denominação "cilindros vasculares terciários" parece correta também para as neoformações de cilindros vasculares periféricos, pois se formam na região do floema secundário a partir de células de parênquima já anteriormente diferenciadas.

Em termos comparativos, nas amostras de *Serjania caracasana* aqui analisadas, as neoformações de cilindros vasculares periféricos, ou seja, os cilindros vasculares terciários, surgem mais precocemente nas raízes do que nos caules. Os caules da espécie apresentam variação cambial do tipo composto desde o crescimento primário, com um cilindro central e diversos cilindros periféricos que variam em arranjo e número próximo à região nodal (Tamaio, 2001; Tamaio & Angyalossy, 2009). Uma hipótese possível para o aparecimento das neoformações em raízes muito antes do que nos caules é a necessidade de incremento vascular, de xilema e floema "terciários", para essas raízes que estão crescendo em espessura, ampliando a condutividade hídrica e dos fotossintatos entre as raízes e os caules compostos. Um dado que corrobora essa hipótese é o surgimento de conexões vasculares entre os cilindros periféricos neoformados e o cilindro vascular central, abordadas em maior detalhe a seguir.

Conexões vasculares e a função dos cilindros periféricos neoformados

Até o presente momento, não existem referências específicas na literatura sobre a ocorrência de conexões vasculares entre o cilindro vascular central e as neoformações de cilindros vasculares periféricos, tanto em caule quanto em raiz.

Em caules, são conhecidas as conexões vasculares na região nodal. Para *Serjania caracasana*, a anatomia da região nodal de seu caule do tipo composto foi estudada por Tamaio (2001), e ilustrada em Tamaio *et al.* (2011). A complexa sequência de transformação de alguns dos cilindros periféricos dessa espécie e sua

participação na formação dos traços na região do nó, que terminam por vascularizar folhas, gavinhas, estípulas e catafilos que protegem as gemas laterais, é explicada pela autora com riqueza de detalhes (Tamaio, 2001). Porém, as conexões vasculares observadas em raízes no presente trabalho, entre os cilindros periféricos neoformados e o cilindro vascular central, seguem no sentido oposto à saída de traço foliar (Tamaio, 2001; Tamaio *et al.*, 2011), com a conexão sendo formada no sentido centrípeto entre o cilindro vascular periférico (= cilindro vascular terciário) e o cilindro vascular central.

O estudo de Van der Walt *et al.* (1973) com caules da liana *Paullinia pinnata* parece se aproximar mais da explicação de como se formam as conexões vasculares das neoformações com o cilindro central observadas nas raízes do presente trabalho. Os autores analisaram a anatomia caulinar da região do nó e do entrenó dessa espécie, que apresenta um caule composto com um cilindro central e três periféricos. As imagens esquemáticas presentes no artigo de Van der Walt *et al.* (1973) em muito se assemelham às conexões vasculares encontradas no presente trabalho, com algumas ressalvas: as raízes não apresentam nós e entrenós e os cilindros periféricos dos caules compostos não são homólogos às neoformações de cilindros periféricos encontradas em raízes e caules, visto que os primeiros têm origem já na estrutura primária do caule e as neoformações se formam a partir de novos câmbios originados na região do floema não condutor (Tamaio, 2001; Tamaio & Angyalossy, 2009).

A fusão gradual do cilindro vascular periférico ao cilindro vascular central na região nodal do caule de *Paullinia pinnata*, segundo Van de Walt *et al.* (1973), tem início na região do entrenó, às vezes distante até 30mm do nó. A incorporação do cilindro periférico ao central começa com uma irregularidade localizada na atividade do câmbio de ambos os cilindros, que diminuem a formação de tecidos vasculares secundários até sua total interrupção. Isso ocorre na região em que os câmbios do cilindro central e do periférico estão mais próximos entre si, gerando um sulco longitudinal no xilema do cilindro central e, posteriormente, fazendo com que o cilindro periférico assuma a forma semelhante a um feixe vascular colateral (Van der Walt *et al.*, 1973). O cilindro vascular periférico segue em direção ao sulco cada vez mais profundo no xilema do cilindro central, até que os câmbios se fundem em um câmbio comum, na região do nó, com o antigo cilindro periférico fazendo parte do cilindro central. Os autores ainda explicam que, acima da região nodal, o cilindro periférico que foi incorporado reemerge gradualmente do cilindro central para formar um cilindro distinto e isolado novamente.

Algo bastante similar parece ocorrer nas conexões vasculares encontradas entre os cilindros vasculares neoformados e o cilindro central nas raízes de *Serjania caracasana*. Por não possuírem nós e entrenós, as conexões nas raízes aparentemente surgem em locais aleatórios ao longo de seu comprimento. Na região das conexões, elementos condutores axiais do xilema e do floema aparecem torcidos e orientados radialmente, conectando os dois cilindros. Essa fusão pode ser parcial ou total, por isso hipotetizou-se que as neoformações podem representar um incremento na vascularização para as partes mais velhas da raiz, aumentando a condução de seiva floemática e xilemática nessas regiões. As neoformações e suas conexões, e mesmo as cunhas de floema, podem surgir como recursos para ampliar o sistema vascular e garantir uma condução mais eficiente nas raízes, que não apresentam variações cambiais desde o crescimento primário como os caules. Assim, propõe-se que as neoformações surgem tardiamente nos caules compostos dessa espécie e precocemente nas suas raízes simples. É preciso considerar, no entanto, que mais estudos são necessários para se compreender uma estrutura tão complexa como essa.

CONCLUSÕES

1 - O xilema e o floema secundários das raízes de *Serjania caracasana* mostram-se similares às descrições existentes para os caules dessa espécie, com destaque para a presença de dimorfismo de vasos também nas raízes.

2 - As raízes em estágios mais avançados de desenvolvimento de *Serjania caracasana* apresentam variações cambiais surgidas tardiamente, num "estágio terciário" do crescimento, dos tipos:

2.1 - Xilema interrompido por cunhas de floema, formadas por um câmbio contínuo;

2.2 - Neoformações de cilindros vasculares periféricos na região do floema não condutor.

3 - Entre as neoformações de cilindros vasculares periféricos (= cilindros vasculares terciários) e o cilindro vascular central observam-se conexões vasculares unindo o xilema e floema secundários dessas formações. A presença de variações cambiais terciárias e de conexões vasculares nas raízes sugerem um incremento de área condutora nesse órgão.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2012.** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* **5**: 167–182.
- Angyalossy V, Pace MR, Lima AC. 2015.** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham R, Putz FE, eds. *Ecology of lianas*. Oxford: Wiley-Blackwell Publishers.
- Araújo GUC, Costa, CG. 2007.** Anatomia do caule de *Serjania corrugata* Radlk. (Sapindaceae). *Acta Botanica Brasilica* **21**: 489–497.
- Avetta C. 1887.** Contribuzione allo studio delle anomalie di struttura nelle radici delle dicotiledoni. *Annuario dell' Istituto Botanico di Roma* **3**(1): 91-107.
- Bukatsch F. 1972.** Bermerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* **61**:255.
- Carlquist S. 1996.** Wood and bark anatomy of lianoid Indomalasian and Asiatic species of *Gnetum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* **121**: 1–24.
- Carlquist S. 1999.** Wood, stem, and root anatomy of Basellaceae with relation to systematics and cambial variants. *Flora* **194**: 1–12.
- Carlquist S. 2004.** Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **146**: 129–143.
- Carlquist S. 2007.** Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Botanical Journal of the Linnean Society* **153**: 141–155.
- Dias-Leme CL. 1999.** Árvores e lianas de Leguminosae Papilionoideae: anatomia do caule. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Figueiredo C. F. 2011.** Anatomia e identificação macroscópica caulinar das lianas da Reserva Florestal do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo-SP, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Franklin GL. 1945.** Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* **155**: 51p.
- Gabrielli AC. 1992.** Contribuição ao estudo anatômico da raiz de *Pyrostegia venusta* (Ker) Miers - Bignoniaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **15**(2): 95–104.
- Gerlach D. 1984.** Botanische Mikrotechnik. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

- Goulart SL, Marcati CR. 2008.** Anatomia comparada do lenho em raiz e caule de *Lippia salviifolia* Cham. (Verbenaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **31**(2): 263–275.
- Hearn D. 2009.** Developmental patterns in anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). *American Journal of Botany* **96**(11): 1941–1956.
- IAWA. 1989.** IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. **10**: 219–332.
- Klaassen R. 1999.** Wood anatomy of the Sapindaceae. *IAWA Journal Supplement* **2**.
- Kraus JE, Arduin M. 1997.** Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Ed. EDUR: Rio de Janeiro.
- Machado SR, Marcati CR, Morretes BL, Angyalossy V. 2005.** Comparative bark anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal* **26**(4): 477–487.
- Machado SR, Rodella RA, Angyalossy V, Marcati CR. 2007.** Structural variations in root and stem Wood of *Styrax* (Styracaceae) from Brazilian Forest and Cerrado. *IAWA Journal* **28**(2): 173–188.
- Machado SR, Angyalossy-Alfonso V, Morretes BL. 1997.** Comparative Wood anatomy of root and stem in *Styrax camporum* (Styracaceae). *IAWA Journal* **18**(1): 13–25.
- McElrone AJ, Pockman WT, Martínez-Vilalta J, Jackson RB. 2004.** Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist* **163**: 507–517.
- Metcalf CR, Chalk L. 1950.** Anatomy of the dicotyledons. Oxford: Clarendon Press.
- Palhares D, Paula JE, Pereira LAR, Silveira CES. 2007a.** Comparative wood anatomy of stem, root and xylopodium of *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *IAWA Journal* **28**(1): 83–94.
- Psaras GK, Sofroniou I. 2004.** Stem and root wood anatomy of the shrub *Phlomis fruticosa* (Labiateae). *IAWA Journal* **25**: 71–77.
- Schenck H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. II. Theil. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In A. F. W. Schimper. ed. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Gustav Fisher, Jena, 1–271.
- Seago JL Jr., Fernando DD. 2013.** Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany* **112**: 223–238.
- Solereeder H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon

Press.

- Tamaio N, Angyalossy V. 2009.** Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): enfoque na adequação terminológica. *Rodriguésia* **60**(3): 651-666.
- Tamaio N, Neves MF, Brandes A, Vieira RC. 2011.** Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora-Morphology, Distribution Functional Ecology Plants* **206**(11):987–996.
- Tamaio N, Vieira RC, Angyalossy V. 2009.** Origin of successive cambia on stem in three specimens of Menispermaceae. *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 839-848.
- Tamaio N. 2001.** *Serjania caracasana* (Jacq.) Willd. (Sapindaceae): estudo anatômico do caule e da raiz. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Tamaio N. 2006.** Anatomia do caule e da raiz em Menispermaceae. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
- Van der Walt, J.J.A., Van der Schijff, H.P. & Schweickerdt, H.G. 1973.** Anomalous secondary growth in the stem of lianas *Mikania cordata* (Burm. F.) Robins (Compositae) and *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindaceae). *Kirkia* **9**: 109-138.
- Van Tieghen, PH. 1884.** *Traité de Botanique*. Paris.
- Zimmermann MH, Potter D. 1982.** Vessel-length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bulletin* n.s. **3**(2): 103-109.

CONCLUSÕES GERAIS

Este estudo, feito a partir de uma análise macroscópica comparativa de raízes e caules de lianas de Sapindaceae, procurou mostrar, no primeiro capítulo, a estrutura do sistema vascular dos dois órgãos identificando semelhanças e diferenças nas variações cambiais e no xilema secundário. No segundo capítulo, por sua vez, a análise restringiu-se ao estudo microscópico das raízes de apenas uma espécie lianescente, *Serjania caracasana*, para descrever o seu xilema e floema secundários e o desenvolvimento das variações cambiais e conexões vasculares.

Em termos gerais, os resultados confirmaram algumas das hipóteses apresentadas em estudos anteriores e trouxeram aspectos completamente novos que não tinham sido discutidos nas pesquisas sobre o tema, principalmente, na análise específica feita em raízes de *Serjania caracasana*.

No primeiro capítulo, verificou-se que as raízes de lianas de Sapindaceae apresentam, como os caules, as principais características da síndrome vascular lianescente, como: a presença de dimorfismo de vasos, com os vasos de menor calibre ocorrendo em extensas cadeias radiais; parênquima axial predominantemente em faixas; o falso parênquima de *Thinouia* e *Urvillea*; o parênquima não lignificado e o dimorfismo de raios. As variações cambiais, contudo, são menos frequentes e diversas nas raízes em comparação aos caules, sendo encontradas apenas em *Serjania caracasana*, *Serjania lethalis* e *Urvillea rufescens*. Em algumas espécies dos gêneros *Cardiospermum*, *Paullinia*, *Thinouia* e *Urvillea*, observou-se uma diferença de configuração anatômica: i. fase autossuportante inicial no xilema secundário, com vasos de pequeno calibre, parênquima pouco abundante e fibras de paredes espessas; ii. fase lianescente, com vasos de maior calibre, parênquima abundante e raios mais largos. Por fim, foram detectadas injúrias bastante frequentes tanto em raízes quanto em caules de lianas de Sapindaceae. Os efeitos no xilema secundário são diversos: vasos obstruídos por conteúdo, acúmulo de substâncias nas células da região da injúria, mudança na organização celular próximo à área afetada e presença de máculas e necrose tecidual no xilema secundário e casca.

O segundo capítulo trouxe uma contribuição interessante, ainda que preliminar, para perspectivas de análise de anatomia de raízes de lianas. Embora se tenha feito um estudo com base em apenas uma espécie, o trabalho mostrou como a microtomografia computadorizada pode ser usada em conjunto com os dados

microscópicos, auxiliando na sua interpretação. A visualização da amostra em três dimensões e de forma não destrutiva é precisa o bastante para detectar as conexões vasculares entre as neoformações e o cilindro central. A análise dos resultados mostrou que o xilema e o floema secundários das raízes de *Serjania caracasana* são bastante similares ao que pesquisas anteriores apresentaram para os caules da espécie. No que se refere às variações cambiais, notou-se o seu surgimento nas raízes bastante maduras de *Serjania caracasana*, o que pode evidenciar, como afirmavam Van Tieghen (1884) e Avetta (1887), um "estágio terciário do crescimento". As variações cambiais observadas nas raízes foram: xilema interrompido por cunhas de floema, formadas por um câmbio contínuo e neoformações de cilindros vasculares periféricos, na região do floema não condutor. A presença de "cilindros vasculares terciários" e de conexões vasculares nas raízes sugerem um incremento de área condutora nesse órgão.

Pesquisas adicionais sobre a anatomia das raízes de lianas poderão elucidar vários dos aspectos levantados nesse estudo feito com base em apenas uma espécie. Estudos com raízes de outras espécies lianescetes são necessários para confirmar as questões aqui levantadas e testar os protocolos apresentados preliminarmente como ferramenta metodológica (análise a partir da micro tomografia computadorizada). A postulação de um "estágio terciário de crescimento", embora não seja uma questão nova, precisa ser amadurecida e discutida mais profundamente em estudos futuros.