



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

**Anatomia de plântulas e folhas adultas de duas espécies do
Cerrado: *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae)
e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr. (Fabaceae)**

Mestranda: Júlia Carolina Garcez Athan

Orientadora: Professora Dra. Sueli Maria Gomes

Brasília

2026



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Botânica

Anatomia de plântulas e folhas adultas de duas espécies do Cerrado: *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae) e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr. (Fabaceae)

Defesa submetida ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Botânica

Mestranda: Júlia Carolina Garcez Athan

Orientadora: Professora Dra. Sueli Maria Gomes

Brasília

2026

Ficha catalográfica elaborada automaticamente,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

A865a Athan, Júlia Carolina Garcez
Anatomia de plântulas e folhas adultas de duas espécies do Cerrado: *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae) e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr. (Fabaceae) / Júlia Carolina Garcez Athan; orientador Sueli Maria Gomes. Brasília, 2026.
73 p.

Dissertação (Mestrado em Botânica) Universidade de Brasília, 2026.

1. Anatomia de plântulas. 2. Cerrado. 3. Ductos secretores. 4. Mesofilo dorsiventral gradativo. I. Gomes, Sueli Maria, orient. II. Título.

Anatomia de plântulas e folhas adultas de duas espécies do Cerrado: *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae) e *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr. (Fabaceae)

Trabalho realizado junto ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em Botânica.

Banca examinadora

Professora Dra. Sueli Maria Gomes
Orientadora, Universidade de Brasília

Dra. Cinthia Gracielly Rodrigues Caldeira
Membro Titular Externo, Instituto Federal do Norte de Minas

Dra. Silvia Dias da Costa Fernandes
Membro Titular Externo, Instituto Federal de Brasília

Dra. Cristiane de Silva Ferreira
Membro Suplente Interno, Universidade de Brasília

Agradecimentos

Agradeço a Deus pela força, sabedoria e discernimento ao longo desta jornada.

À minha orientadora, Professora Dra. Sueli Maria Gomes, pelo incentivo, pelos ensinamentos, por seu comprometimento, pelos conselhos e por compartilhar sua experiência de vida.

Aos meus pais, Anarcene Terezinha Garcez e Helder Athan da Silva, pela ajuda e pelo apoio, me estimulando nos momentos mais difíceis, e pelo carinho ao longo deste percurso. Aos meus familiares e amigos, principalmente ao Danilo Costa Barbosa, à Ivy Garcez Reis, Libânia de Fátima do Amaral e Mariana Cavalcante Galheiro, por estarem sempre presentes e me incentivando.

Ao Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPGBOT), da Universidade de Brasília, pela oportunidade de desenvolvimento deste estudo.

Ao Laboratório de Fisiologia Vegetal da Universidade de Brasília e à sua equipe, em especial à Professora Dra. Cristiane de Silva Ferreira, por disponibilizar o fotomicroscópio.

Ao Programa de Apoio à Pós-Graduação da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/PROAP), pelo apoio financeiro concedido nas coletas e na compra de materiais de consumo para realização dos experimentos.

À técnica do Laboratório de Anatomia Vegetal, Flávia Regina da Silva do Espírito Santo, do Departamento de Botânica, pelo auxílio nos procedimentos, pela companhia e pela amizade.

A todos os colegas do PPGBOT pelo convívio, pelo auxílio nas dúvidas e pela cooperação, especialmente à Cinthia Gracielly Rodrigues Caldeira, Lissyanne Fleury Santos Vieira, Rebeca de Oliveira Monteiro e Scheila Cristina Biazatti.

Aos estagiários João Gabriel Garcia, à Karina Chaves Rogelin e ao Yuri Vieira dos Santos, pela ajuda com o andamento da pesquisa.

RESUMO GERAL

A literatura anatômica vegetal ainda apresenta lacunas significativas no que diz respeito ao estudo de espécies nativas, especialmente do bioma Cerrado. Dentre essas lacunas, destaca-se o conhecimento escasso sobre a anatomia de plântulas, fase ontogenética crítica para o estabelecimento e sobrevivência vegetal. Este trabalho propõe uma abordagem anatômica das plântulas de duas espécies nativas do Cerrado, com foco nas estruturas primárias do corpo vegetal de *Anacardium humile* (Anacardiaceae) e *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae) com diferentes dias após germinação, bem como de suas folhas adultas. As coletas foram realizadas em Luziânia-GO e o material foi analisado por meio de secções histológicas obtidas com ou sem inclusão em parafina. Em *A. humile*, a raiz possui epiderme unisseriada com pelos absorventes, córtex com colênquima angular seguido por parênquima e xilema inicialmente hexarco, tornando-se poliarco ao longo do desenvolvimento. A presença de colênquima radicular constitui característica singular de *A. humile*. Na raiz, *E. gummiferum* apresenta córtex parenquimático e endoderme com estrias de Caspary bem definidas, periciclo unisseriado e xilema primário poliarco com nove arcos, além de medula parenquimática central. O colo de *E. gummiferum* apresenta organização intermediária entre raiz e caule, com vascularização sinuosa e crescimento secundário precoce, enquanto em *A. humile* essa região acompanha mais diretamente a diferenciação caulinar. No caule, ambas exibem epiderme unisseriada com tricomas, porém *E. gummiferum* apresenta indumento tector denso e córtex que passa de mais de 10 camadas parenquimáticas na região distal para cerca de 20 camadas de colênquima angular na região proximal. Em *A. humile*, o córtex caulinar possui 1–6 camadas de colênquima angular e formação de felogênio entre 15 e 20 dias após a germinação. As folhas adultas de *E. gummiferum* possuem epiderme com células buladas e cutícula espessa, nervura mediana biconvexa com uma camada de colênquima e 1–3 camadas parenquimáticas, além de bainha esclerenquimática com até 11 camadas de fibras e pecíolo com até quatro camadas hipodérmicas secretoras, sete camadas parenquimáticas e cerca de 15 camadas de fibras. Em *A. humile*, o pecíolo e a nervura central apresentam colênquima angular e feixes vasculares com bainha esclerenquimática com extensões adaxiais e abaxiais. As semelhanças estruturais entre as espécies, como folhas hipoestomáticas, mesófilo dorsiventral gradativo e presença de tecidos mecânicos e secretores, indicam estratégias anatômicas convergentes relacionadas ao estresse hídrico e às condições sazonais do Cerrado. Por outro lado, singularidades como a ocorrência de colênquima na raiz de *A. humile*, a organização poliarca com medula radicular em *E. gummiferum* e a diferença na posição dos ductos secretores evidenciam trajetórias anatômicas distintas entre Fabaceae e Anacardiaceae. Em conjunto, os dados ampliam o conhecimento sobre a ontogenia e a anatomia comparada de espécies lenhosas do Cerrado, contribuindo para a compreensão de adaptações estruturais e para a delimitação de caracteres diagnósticos entre os grupos estudados.

Palavras-chave: Cajuzinho-do-cerrado, Tamboril-do-cerrado, ontogenia.

ABSTRACT

The plant anatomical literature on plants still presents significant gaps regarding the study of native species, especially those from the Cerrado biome. Among these gaps, the limited knowledge of seedling anatomy stands out, despite this ontogenetic stage being critical for plant establishment and survival. This study proposes an anatomical approach to the seedlings of two native Cerrado species, focusing on the primary structures of the plants of *Anacardium humile* (Anacardiaceae) and *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae) at different days after germination, as well as their adult leaves. Samples were collected in Luziânia, Goiás, Brazil, and analyzed through histological sections obtained with or without paraffin embedding. In *A. humile*, the root exhibits a uniseriate epidermis with root hairs, a cortex composed of angular collenchyma followed by parenchyma, and a xylem that is initially hexarch, becoming polyarch during the development. The presence of collenchyma in the root constitutes a unique characteristic of *A. humile*. In *E. gummiferum*, the root presents a parenchymatous cortex, an endodermis with well-defined Casparian strips, a uniseriate pericycle, and a polyarch primary xylem with nine poles, in addition to a central parenchymatic pith. The hypocotyl-root transition zone of *E. gummiferum* displays an intermediate organization between root and stem, with sinuous vascularization and early secondary growth, whereas in *A. humile* this region more directly follows stem differentiation. In the stem, both species exhibit a uniseriate epidermis with trichomes; however, *E. gummiferum* possesses a dense covering of non-glandular trichomes and a cortex that changes from more than 10 layers of parenchyma in the distal region to approximately 20 layers of angular collenchyma in the proximal region. In *A. humile*, the stem cortex has 1–6 layers of angular collenchyma and forms a phellogen between 15 and 20 days after the germination. Adult leaves of *E. gummiferum* possess an epidermis with bulliform cells and a thick cuticle, a biconvex midrib with one layer of collenchyma and 1–3 layers of parenchyma, as well as a sclerenchyma sheath with up to 11 fiber layers. The petiole presents up to four layers of secretory hypodermal cells, seven layers of parenchyma, and approximately 15 layers of fibers. In *A. humile*, the petiole and leaf midrib show angular collenchyma and vascular bundles with a sclerenchyma sheath with adaxial and abaxial extensions. Structural similarities between the species, such as hypostomatic leaves, a gradually dorsiventral mesophyll, and the presence of mechanical and secretory tissues, indicate convergent anatomical strategies related to water stress and the seasonal conditions of the Cerrado. On the other hand, singular features such as the occurrence of collenchyma in the root of *A. humile*, the polyarch organization with a root pith in *E. gummiferum*, and differences in the position of secretory ducts reveal distinct anatomical trajectories between Fabaceae and Anacardiaceae. Taken together, these data expand the current knowledge on the ontogeny and comparative anatomy of woody Cerrado species, contributing to the understanding of structural adaptations and to the identification of diagnostic characters among the studied groups.

Keywords: Cajuzinho-do-cerrado, Tamboril-do-cerrado, ontogeny.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1. Anatomia da raiz de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; ST; dias após a germinação: A–B, 15; C–E, 10; F–H, 5). A, Plântula; B, Zona suberosa com raízes laterais (setas), presença de felogênio (setas ocas) e súber, xilema (seta branca) e floema secundário (seta vermelha); C, Raiz lateral jovem em ramificação endógena; D–E, Zona pilífera, com ductos secretores no floema primário; F, Região com colênquima angular (setas), endoderme com estrias de Caspary (setas ocas) e xilema com nove arcos; G–H, Endoderme com estria de Caspary e cilindro vascular hexarco (H= detalhe de G). Barras = 100µm.

Figura 2. Anatomia do caule de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; A–G, ST; H, SL; dias após a germinação: A, G, 20; B– F 10; H, 15. A, Plântula; B, Feixes vasculares com início do câmbio interfascicular (setas) e com ductos secretores (asteriscos); C–G, Desenvolvimento secundário, com estabelecimento do felogênio (C, setas) e a substituição da epiderme pela periderme (G); H, Corte longitudinal evidenciando os ductos secretores (asteriscos). Barras = 100µm.

Figura 3. Anatomia do caule de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; ST; dias após a germinação: 15) - II. A, Plântula; B, Ducto resinífero (asteriscos) revestido por tecido epitelial; C–E, Desenvolvimento secundário estabelecido: largura relativamente uniforme no caule. Barras = 100µm.

Figura 4. Anatomia da folha de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae, ST; A, C, E, nervura mediana; B, D, F, lâmina; dias após a germinação: A–B, 10; C–D, 20; E–F, 23). A, Vascularização em estágio primário; B, Mesofilo com camadas indistintas, com células tão altas quanto largas; C, Numerosas drusas (setas) e sistema vascular secundário descontínuo; D, Mesofilo no início da diferenciação do parênquima paliádico, com feixe vascular primário com ducto secretor (asterisco) no floema; E, Bainha esclerenquimática lignificada; F, Primeira camada do parênquima paliádico visivelmente distinta, com células 1–2 vezes mais altas que largas (seta laranja). Barras = 100µm.

Figura 5. Anatomia da folha adulta de *Anacardium humile* (Anacardiaceae, ST). A–B, Nervura central (B= detalhe de A) com numerosas drusas (B, setas), bainha esclerenquimática completa e lignificada e vascularização em crescimento secundário; C, Lâmina foliar: mesofilo dorsiventral gradativo, com células da bainha (setas) pouco desenvolvidas no feixe vascular de maior calibre e bem desenvolvidas no de menor calibre; D, Epiderme na face abaxial com estômatos paracíticos; E, Epiderme na face abaxial com tricomas glandulares pluricelulares; F, Pecíolo com sistema vascular em crescimento secundário e bainha esclerenquimática completa. Barras = 100µm.

Capítulo 2

Figura 1. Anatomia da raiz de plântulas de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST; dias após a germinação: A-B, 5; C-D, 10; E, 15). A-B, Colênquima angular (setas pretas), C- D, Xilema com nove arcos e endoderme com estrias de Caspary (setas brancas). Barras = 100µm.

Figura 2. Anatomia do caule de plântula de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST; 10 dias após a germinação).A, Xilema primário em nove arcos. B, Surgimento do xilema primário. C -D, Xilema e floema secundário com ductos secretores. (seta amarela). E, Tricomas tectores na epiderme. Barras = 100µm.

Figura 3. Anatomia da folha adulta de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST). A, Anatomia do folíolo. B, Nervura mediana; C, Lâmina foliar: mesofilo dorsiventral gradativo, com células da bainha (seta amarela) no feixe vascular. D, Epiderme na face abaxial com estômatos paracítico. E, Pecíolo. F, Tricomas tectores envolta do pecíolo. Barras = 100µm

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	5
ABSTRACT.....	6
LISTA DE FIGURAS.....	8
LISTA DE SIGLAS E ABREVIACÕES.....	10
INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS.....	19

CAPÍTULO 1. Anatomia de órgãos vegetativos de plântulas e das folhas adultas de *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae)

RESUMO.....	24
ABSTRACT.....	25
INTRODUÇÃO	26
METODOLOGIA.....	27
RESULTADOS	28
DISCUSSÃO	38
CONCLUSÃO.....	40
REFERÊNCIAS.....	41

CAPÍTULO 2. Anatomia de órgãos vegetativos de plântulas e de folhas adultas de *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F.Macbr.

RESUMO.....	49
ABSTRACT.....	50
INTRODUÇÃO	51
METODOLOGIA.....	52
RESULTADOS	53
DISCUSSÃO	59
CONCLUSÃO.....	61
REFERÊNCIAS.....	62

INTRODUÇÃO GERAL

Numerosas plantas nativas ainda não tiveram estudos básicos, notadamente do ponto de vista anatômico; em especial, a literatura clássica é mais pródiga ao abordar a histologia do corpo das plantas cultivadas (Esau, 1977; Fahn, 1990; Evert, 2013), com raras exceções (Apezzato-da-Glória B & Carmello-Guerreiro, 2022). Descrições anatômicas são importantes para entender a estrutura interna e as funções dos vegetais, deste modo é possível identificar suas adaptações em diferentes habitats (Souza, 2003). Particularmente no que diz respeito às espécies vegetais do Cerrado, como o *Anacardium humile* A. St.-Hil. (Anacardiaceae) e o *Enterolobium gummiiferum* (Mart.) J.F.Macbr. (Fabaceae), há muito o que se estudar, em especial sobre suas plântula.

Grande parte dos estudos sobre a vegetação do Cerrado, são de cunho florístico e fitossociológico (Castro & Martins, 1999; Castro *et al.*, 1999; Ratter *et al.*, 2000; Ribeiro & Tabarelli, 2002; Tannus & Assis, 2004) e apesar do grande número de espécies típicas dessa vegetação a anatomia das plântulas e foliar de seus representantes é pouco conhecida.

O Cerrado é um bioma endêmico do Brasil (Durigan *et al.*, 2004) e cobre cerca de 23% do território brasileira (Durigan *et al.*, 2003a). Apresenta um gradiente fisionômico que varia desde uma paisagem campestre (campos limpos) até uma paisagem com aspecto florestal (cerradões), intermediadas por campos sujos, campos cerrados e cerrados *sensu stricto* (Coutinho, 2002). A paisagem se completa com as matas ciliares ou galerias que percorrem essas formações ao longo dos cursos d'água (Ribeiro & Walter, 1998). Mais recentemente, as folhas de algumas famílias bem representadas no Cerrado têm sido estudadas visando apontar adaptações presentes nesse bioma e indicar caracteres úteis na taxonomia desses representantes (Bieras, 2006).

O Cerrado caracteriza-se por forte sazonalidade hídrica, solos ácidos e pobres em nutrientes, além de recorrência de fogo, fatores que exercem intensa pressão seletiva sobre o estabelecimento das plântulas (Cavalcanti & Joly, 2002; Haridasan, 2008). Nesse cenário, o tipo de germinação representa uma estratégia ecológica fundamental. A germinação epígea, na qual os cotilédones emergem acima do solo, é frequente em espécies do bioma e favorece a rápida aquisição de autonomia fotossintética, embora aumente a exposição a estresses ambientais (Ferreira & Borghetti, 2004). Em contrapartida, a germinação hipógea, em que os cotilédones permanecem protegidos no solo, confere maior tolerância à dessecação, ao fogo e à herbivoria, funcionando como

mecanismo de proteção das reservas (Rizzini, 1997; Oliveira & Marquis, 2002). Assim, a diversidade de estratégias germinativas observada no Cerrado reflete adaptações que maximizam o sucesso de recrutamento em condições ambientais restritivas (Labouriau, 1983; Fenner & Thompson, 2005).

A germinação do gênero *Enterolobium*, como o *Enterolobium contortisiliquum*, é do tipo epígea-fanerocotiledonar (Barreto & Ferreira, 2011), assim como a germinação em Anacardiaceae neotropicais é tipicamente epígea, mas pode ser hipógea (Mitchell *et al.*, 2022).

Os organismos passam por fases, do crescimento até a morte, que são geralmente caracterizadas pela idade cronológica (Portela & Santos, 2011). Essa sequência de fases de desenvolvimento de um indivíduo é denominada ontogenia (Portela & Santos, 2011). Mudanças anatômicas, morfológicas, fisiológicas e bioquímicas acontecem no curso da ontogenia de um órgão. Um indivíduo em um determinado momento pode ser qualificado não só pela idade, mas também por critérios biológicos que indicam a etapa de seu desenvolvimento (Gatsuk *et al.*, 1980).

A ontogenia das plantas se manifesta em estágios de desenvolvimento, que abrangem desde a fase embrionária, dentro da semente, passando pela fase de plântula, até alcançar a fase adulta. As sementes são responsáveis pela propagação sexuada das plantas espermatófitas. Define-se semente como o resultado do desenvolvimento do óvulo após a fecundação nas gimnospermas ou angiospermas, sendo formada por tegumento, embrião e endosperma (Popinigis, 1977; Vidal & Vidal, 1999), cada parte exibindo funções específicas (Souza, 2003).

O tegumento é o revestimento protetor da semente e se origina dos integumentos dos óvulos (Souza, 2003). Em algumas sementes, o tegumento pode ser constituído por duas partes: a testa, que é a parte externa e espessa, geralmente resistente e hidrofóbica, além do tégmen, situado na parte interna, sendo delgado e capaz de absorver água (Esau, 1977). O embrião é constituído pelos cotilédones e pelo eixo embrionário, sendo que este último se organiza com as regiões da radícula, que ocupa parte do hipocótilo, além do eixo caulinar, que abrange o epicótilo e o restante do hipocótilo, portando também a plúmula (Finkler, 2018). Os cotilédones são folhas modificadas, mas possuem estrutura diferente de outras folhas, tendo como função o suprimento de reserva de nutrientes para a plântula em desenvolvimento (Montoro, 2008).

O endosperma, constitui o terceiro componente da semente que resulta da fusão de núcleos polares do saco embrionário do óvulo com um dos dois gametas masculinos

do tubo polínico, sendo, portanto, um tecido triploide (Borguetti & Ferreira, 2004). O endosperma transmite material nutritivo dos óvulos ao embrião, depois disso ele é parcial ou totalmente destruído, ou é utilizado na germinação (Esau, 1977).

Durante a germinação da semente, à medida que o embrião cresce e se torna uma plântula, o caule e a raiz cada vez mais divergem um do outro em sua organização (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014). A raiz cresce como um órgão cilíndrico, com ramificações endógenas, enquanto o caule é composto por nós e entrenós, com folhas e ramos conectados aos nós (Evert, 2013) e com ramificação exógena. A plântula é caracterizada pelo indivíduo que está em desenvolvimento, que emergiu da semente, mas ainda não é completamente autotrófico (Damião-Filho, 1993). A plântula é composta pelo eixo hipocótilo-radícula, um ou mais cotilédones e o caule jovem (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014).

O sistema radicular é a primeira estrutura do embrião a emergir de dentro do tegumento da semente, a partir do meristema apical da raiz ou promeristema (Evert, 2013; Taiz *et al.*, 2017). Esta estrutura, alcunhada raiz embrionária ou radícula, encontra-se na extremidade inferior do hipocótilo e apresenta as funções de fixar a planta no substrato e absorver água e nutrientes (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014), além de armazenamento e condução de nutrientes (Chan, 1952).

A ponta das raízes é revestida pela coifa, que é interpretada como estrutura protetora do meristema apical, cooperando na penetração da raiz no solo (Esau, 1974). As células são vivas e amiúde contêm amido (Beltrati & Paoli, 2003). As paredes da periferia da coifa e as voltadas em direção ao corpo da raiz produzem mucilagem (Souza, 2003), que altera as propriedades do solo circunvizinho, auxiliando a absorção de nutrientes e a defesa contra organismos do solo (Taiz *et al.*, 2017).

A epiderme de raízes jovens é especializada para a função de absorção e em geral é portadora de tricomas, que são expansões tubulares das células epidérmicas que aumentam a superfície de absorção dos sais minerais e água do solo (Esau, 1977). Os pelos radiculares atingem seu completo desenvolvimento na região em que o xilema está ao menos parcialmente maduro (Currier, 1957). A função de absorção não está limitada aos pêlos, as células epidérmicas destituídas destes também absorvem (Esau, 1977), mas é notável a função que estes desempenham em termos de aumentar a superfície absorvente da raiz (Taiz *et al.*, 2017).

Os pelos radiculares originam-se como pequenas papilas que crescem e se alongam (Currier, 1957). O citoplasma concentra-se na papila e o núcleo migra em

direção ao seu ápice (Bonet, 1954). A parede destas células é mais delgada na sua região apical do que na proximal e contém substâncias pécicas e calose, além de celulose (Appezato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2022). Em geral os pelos absorventes extinguem-se nas partes mais velhas da raiz, ou podem aí permanecer (Appezato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2022).

O córtex da raiz geralmente é constituído apenas de células parenquimáticas; se for persistente, pode desenvolver esclerênquima (Esau, 1977). A presença de espaços intercelulares conspícuos é característica nesta região, sendo que em algumas espécies podem-se formar lacunas grandes, que envolvem a destruição de células durante sua formação, constituindo um aerênquima (Esau, 1977). Cloroplastos não são corriqueiros no córtex da raiz, porém, o amido é frequente (Taiz *et al.*, 2017). A camada mais interna é diferenciada em endoderme e uma ou mais camadas, na periferia, podem desenvolver-se numa exoderme (Esau, 1977).

A endoderme e o periciclo são tecidos típicos das raízes. A endoderme regula a entrada de nutrientes que seguirão por via simplástica até alcançar o xilema (Taiz *et al.*, 2017). Já o periciclo acumula as funções de originar o câmbio vascular, o felogênio e as raízes laterais (Taiz *et al.*, 2017). Apesar da importância destes tecidos, não foram encontrados relatos contemporâneos sobre sua ontogênese nas raízes de angiospermas, apenas trabalhos antigos (Haas & Carothers, 1975; Scott & Peterson, 1979; Barnabas & Peterson, 1992; Skene *et al.*, 1998ab), sem a riqueza e qualidade das imagens que hoje se dispõe.

Na região absorvente jovem, a parede da endoderme contém suberina disposta em forma de fita que se estende ao redor da célula, nas paredes radiais e transversais (Esau, 1977). Esta faixa, denominada estria ou faixa de Caspary, não é mero espessamento da parede, mas faz parte da parede primária (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014). A deposição de suberina ocorre de forma contínua ao longo da lamela média, e durante esse processo o protoplasto prende-se com firmeza à estria de Caspary, conforme descrito por Esau (1974). Os materiais que se movem em sentido radial, através da endoderme, não podem passar pela parede desta devido à hidrofobia da suberina presente na estria; também não poderá movimentar-se entre a parede e o citoplasma em função da conexão entre o protoplasto e as estrias (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014).

Os cotilédones na plântula são as folhas embrionárias que, em geral, se desenvolvem com a germinação das sementes, estando diretamente ligados à nutrição da plântula, pois contém reservas de nutrientes que a alimentam, enquanto ela não se torna

autotrófica (Beltrati & Paoli, 2003). A inserção dos cotilédones define a posição do nó cotiledonar, a partir do qual se definem as regiões de epicótilo e hipocótilo, sendo que no hipocótilo ocorre a transição da estrutura da raiz para a estrutura do caule (Damião-Filho, 1993).

O sistema caulinar, constituído pelo caule e suas folhas, é a parte da planta que fica acima do solo. Seu desenvolvimento começa no embrião, representado pela plúmula, constituída pelo epicótilo, uma ou mais folhas jovens e um meristema apical, ou apenas pelo meristema apical (Appezzato-da-Glória B & Carmello-Guerreiro, 2022).

O meristema apical do sistema caulinar é uma estrutura dinâmica que, além de adicionar células ao corpo primário da planta, produz os primórdios foliares e os primórdios de gema, resultando em uma sucessão de unidades similares denominadas fitômeros (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014). Os primórdios foliares formam as folhas, enquanto os primórdios de gemas formam os sistemas caulinares laterais.

A plântula cresce na parte aérea pela atividade da gema apical caulinar, constituída pelo meristema apical caulinar, que apresenta alta taxa de divisão celular, assim produzindo novas células necessárias ao seu crescimento (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014). Morfologicamente, a folha é o mais variável de todos os vegetais. A folha compreende três sistemas de tecidos: o dérmico, originado da protoderme, constitui a epiderme e reveste toda a superfície foliar; o sistema fundamental, que se origina no meristema fundamental e constitui o mesófilo da lâmina foliar e o córtex da nervura mediana e do pecíolo; e o sistema vascular, que se origina do procâmbio e constitui os tecidos vasculares da nervura. A camada mais externa do sistema vascular da folha é o pecíolo. Na lâmina foliar, encontra-se os parênquimas paliçádico e lacunoso, especializados para fotossíntese e trocas gasosas, a epiderme também exerce papéis vitais no funcionamento da folha (Appezzato-da-Glória B & Carmello-Guerreiro, 2022).

As principais células epidérmicas encontradas em todas as angiospermas são as células fundamentais, tricomas e células-guarda. As células fundamentais são células não especializadas (Taiz *et al.*, 2017). Os tricomas são extensões unicelulares ou multicelulares da epiderme da parte aérea, que podem assumir formas, estruturas e funções distintas, incluindo a proteção contra o ataque de insetos e patógenos, a redução da perda de água e o aumento a tolerância a condições de estresse abiótico (Balkunde, Pesch & Hülskamp, 2010). As células-guarda são pares de células do estômato e circulam o ostíolo; elas estão presentes nas estruturas fotossintéticas da parte aérea. As células-guarda regulam as trocas gasosas entre a parte aérea e a atmosfera, mediante mudanças

de turgor fortemente reguladas em resposta à luz e a outros fatores (Lau & Bergmann, 2012). O desenvolvimento e a padronização das nervuras avançam no sentido basípeto. Durante a formação das nervuras, as células do meristema fundamental diferenciam-se em células do pré-procâmbio, um estado intermediário estável, entre células fundamentais e células procambiais (Taiz *et al.*, 2017). As células procambiais são isodiamétricas e pela forma se distinguem das células do meristema fundamental (Apezzato-da-Glória B & Carmello-Guerreiro, 2022).

As folhas são classificadas como simples, constata apenas uma lâmina foliar, ou composta, onde a lâmina foliar está dividida em várias subunidades denominadas folíolos, articulados sobre ráquis de uma folha ou sobre as mesmas divisões do mesmo (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014). De acordo com o número de folíolos, a folha pode ser categorizada como unifoliolada, bifoliolada ou trifoliolada (Souza & Lorenzi, 2019). Quando apresenta mais de três folíolos, a classificação ocorre segundo a sua disposição, podendo ser palmaticompostas ou pinadas — estas últimas podendo ser subdivididas em bipinadas, tripinadas ou quadripinadas (Raven, Evert, & Eichhorn, 2014).

Na fase de plântula, o vegetal exige pleno abastecimento de nutrientes e bons níveis de hidratação necessários para suprir a demanda de energia que será utilizada no metabolismo (Evert, 2013). Além disso, a plântula é vulnerável a perturbações (Miquel, 1987), provocadas por fatores edáficos, climáticos, competição inter e intraespecífica e danos da antropização (Leck *et al.*, 2008). Portanto a fase de plântula é decisiva para a sobrevivência e o estabelecimento dos indivíduos na natureza (Souza, 2003). As características das plântulas das espécies do Cerrado podem trazer à luz fatores intrínsecos a cada espécie e que estejam relacionados ao ambiente em que cada uma vive.

Estudos com o objetivo de descrever os estágios ontogenéticos de plantas são escassos na literatura, mas são de extrema importância para a investigação de estruturas de espécies (Portela & Santos, 2011). O estudo anatômico das plântulas nos permite entender e visualizar sua constituição e estrutura (Evert, 2013). Abordagens ontogenéticas revelam a origem de órgãos, estruturas e tecidos como frutos (Teichman & Van Wyk, 1993), estômatos (*e.g.* Paliwal, 1970), aerênquima (Somavilla & Graciano-Ribeiro, 2012), epiderme múltipla e hipoderme (*e.g.* Nakamura *et al.*, 2015).

Não há estudos anatômicos de *Anacardium humile* e *Enterolobium gummiferum*, o que traz ineditismo para a presente proposta. Os relatos existentes sobre estas espécies versam sobre germinação ou morfologia externa, sem abordagem anatômica similar à que é aqui apresentada. O presente trabalho propõe uma abordagem contemporânea, cujos

resultados contribuirão para o conhecimento botânico em geral, inclusive com aplicações didáticas, para o ensino de Anatomia Vegetal. Uma vez que a anatomia possibilita o relacionamento com as funções fisiológicas, os dados obtidos para as duas espécies poderão subsidiar estudos sobre fisiologia e ecologia, como os aspectos de adaptação das plantas aos diferentes ambientes (Bold, 1988).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida SP, Proença CEB, Sano SM, et al. *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1998.
- Appezato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM. *Anatomia vegetal*, 4th edn. Viçosa: UFV, 2022.
- Balkunde R, Pesch M, Hülskamp M. Trichome patterning in *Arabidopsis thaliana*: from genetic to molecular models. *Current Topics in Developmental Biology* 2010; 91: 299–321.
- Barnabas AD, Peterson CA. Development of Casparian bands and suberin lamellae in the endodermis of onion roots. *Canadian Journal of Botany* 1992; 70: 2233–2237.
- Barreto SSB, Ferreira RA. Aspectos morfológicos de frutos, sementes, plântulas e mudas de Leguminosae Mimosoideae: *Anadenanthera colubrina* (Vellozo) Brenan e *Enterolobium contortisiliquum* (Vellozo) Morong. *Revista Brasileira de Sementes* 2011; 33: 223–232. <https://doi.org/10.1590/S0101-31222011000200004>
- Beltrati CM, Paoli AAS. Semente. In: Appezato-da-Glória B, Carmello-Guerreiro SM, eds. *Anatomia vegetal*. Viçosa: Editora UFV, 2006, 399–412.
- Bieras AC. Morfologia e anatomia foliar de dicotiledôneas arbóreo-arbustivas do cerrado de São Paulo, Brasil. PhD thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.
- Bold HC. *O reino vegetal*. São Paulo: Editora Edgard Blücher Ltda., 1988.
- Bonet A. *Contribution à l'étude de la fécondation chez les Angiospermes*. Paris: Masson, 1954.
- Borguetti F, Ferreira AG. *Germinação: do básico ao aplicado*. Porto Alegre: Artmed, 2004.
- Castro AAJF, Martins FR. Cerrados do Brasil e do nordeste: caracterização, área de ocupação e considerações sobre a sua fitodiversidade. *Pesquisa em Foco* 1999; 7: 147–178.

- Castro AAJF, Martins FR, Tamashiro JY, et al. How rich is the flora of Brazilian cerrados? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 1999; 86: 192–224.
- Cavalcanti RB, Joly CA. Biodiversity and conservation priorities in the Cerrado region. In: Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, 2002, 351–367. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-021>
- Chan TT. The development of the narcissus plant. *The Daffodil and Tulip Year Book* 1952; 17: 72–100.
- Coutinho LM. O bioma cerrado. In: Klein AL, org. *Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois*. São Paulo: Editora da UNESP, 2002, 77–91.
- Currier HB. Callose substance in plant cells. *American Journal of Botany* 1957; 44: 478–488.
- Damião-Filho CF. *Morfologia vegetal*. Jaboticabal: FUNEP, 1993.
- Durigan G, Baitello JB, Franco GADC, et al. *Plantas do Cerrado Paulista: imagens de uma paisagem ameaçada*. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2004.
- Durigan G, Ratter JA, Bridgewater S, et al. Padrões fitogeográficos do cerrado paulista sob uma perspectiva regional. *Hoehnea* 2003; 30: 39–51.
- Esau K. *Anatomy of seed plants*. São Paulo: Edgard Blücher, 1974.
- Esau K. *Anatomy of seed plants*, 2nd edn. New York: John Wiley & Sons, 1977.
- Evert RF. *Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. São Paulo: Editora Blucher, 2013.
- Fahn A. *Plant anatomy*, 4th edn. New York: Pergamon Press, 1990.
- Fenner M, Thompson K. *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press, 2005.
- Finkler R, Pires AS. *Anatomia e morfologia vegetal*. Porto Alegre: Grupo A, 2018.
- Gatsuk LE, Smirnova OV, Vorontzova LI, et al. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 1980; 68: 675–696. <https://doi.org/10.2307/2259413>
- Haas DL, Carothers ZB. Some ultrastructural observations on endodermal cell development in *Zea mays* roots. *American Journal of Botany* 1975; 62: 336–348. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb10106.x>
- Haridasan M. Nutritional adaptations of native plants of the Cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 2008; 20: 183–195. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>

- Labouriau LG. *A germinação das sementes*. Washington: Secretaria Geral da Organização dos Estados Americanos, 1983.
- Lau S, Bergmann DC. Stomatal development: a plant's perspective on cell polarity, cell fate transitions and intercellular communication. *Development* 2012; 139: 3683–3692. <https://doi.org/10.1242/dev.080523>
- Leck MA, Simpson RL, Parker VT. Why seedling? In: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, eds. *Seedling ecology and evolution*. New York: Cambridge University Press, 2008, 3–13.
- Miquel S. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 1987; 9: 101–121.
- Mitchell JD, Pell SK, Bachelier JB, et al. Neotropical Anacardiaceae (cashew family). *Brazilian Journal of Botany* 2022; 45: 139–180. <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00793-5>
- Montoro GR. Morfologia de plântulas de espécies lenhosas do Cerrado. MSc thesis, Universidade de Brasília, Brasília, 2008.
- Nakamura AT, Simão E, Silva L, et al. Origin of the subepidermal tissue in *Piper* L. leaves. *Brazilian Journal of Biology* 2015; 75: 368–371. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.14413>
- Oliveira PS, Marquis RJ, eds. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York: Columbia University Press, 2002.
- Paliwal GS. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Bignoniaceae. *Flora* 1970; 159: 124–132.
- Popinigis F. *Fisiologia da semente*. Brasília: Ministério da Agricultura, 1977.
- Portela RCQ, Santos FAM. Caracterização dos estágios ontogenéticos de três espécies de palmeiras: uma proposta de padronização para estudos de dinâmica populacional. *Brazilian Journal of Botany* 2011; 34: 523–535.
- Ratter JA, Bridgewater S, Ribeiro JF, et al. Estudo preliminar da distribuição das espécies lenhosas da fitofisionomia cerrado sentido restrito nos estados compreendidos pelo bioma Cerrado. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer* 2000; 5: 5–43.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. *Biologia vegetal*, 8th edn. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2014.
- Ribeiro JF, Walter BMT. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP, coords. *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina: EMBRAPA-CPAC, 1998, 89–166.

- Ribeiro LF, Tabarelli M. A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. *Journal of Tropical Ecology* 2002; 18: 775–794.
- Rizzini CT. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos*, 2nd edn. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural, 1997.
- Scott MG, Peterson RL. The root endodermis in *Ranunculus acris* L.: structure and ontogeny. *Canadian Journal of Botany* 1979; 57: 1040–1062.
- Skene KR, Raven JA, Sprent JI. Cluster root development in *Grevillea robusta* (Proteaceae) I. Xylem, pericycle, cortex, and epidermis development in a determinate root. *New Phytologist* 1998a; 138: 725–732.
- Skene KR, Sutherland JM, Raven JA, Sprent JI. Cluster root development in *Grevillea robusta* (Proteaceae). II. The development of the endodermis in a determinate root and in an indeterminate, lateral root. *New Phytologist* 1998b; 138: 733–742.
- Somavilla NS, Graciano-Ribeiro D. Ontogeny and characterization of aerenchymatous tissues of Melastomataceae in the flooded and well-drained soils of a Neotropical savanna. *Flora* 2012; 207: 212–222.
- Souza LA. *Morfologia e anatomia vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula*. Ponta Grossa: UEPG, 2003.
- Souza VC, Lorenzi H. *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil*, 4th edn. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2019.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, et al. *Fisiologia vegetal*, 6th edn. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- Tannus JL, Assis MA. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo cerrado na Gleba Pé-de-Gigante, Santa Rita do Passa Quatro, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 2004; 27: 489–506. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000300010>
- Teichman IV, Van Wyk AE. Ontogeny and structure of the drupe of *Ozoroa paniculosa* (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 1993; 111: 253–263.
- Vidal WN, Vidal MRR. *Botânica: organografia*, 3rd edn. Viçosa: UFV, 1999.

CAPÍTULO 1

**Anatomia de órgãos vegetativos de plântulas e das
folhas adultas de *Anacardium humile* A. St.-Hil.
(Anacardiaceae)**

RESUMO

Anacardium humile (Anacardiaceae) é uma planta encontrada com frequência no Cerrado do Brasil e oferece potencial alimentar e medicinal. Objetivou-se a caracterização anatômica das raízes, caules e folhas desta planta em diferentes estágios de desenvolvimento até a folha adulta. As secções transversais foram obtidas com uso do micrótomo de mesa ou por inclusão em parafina. Preparados paradérmicos foliares foram obtidos por meio de dissociação ácida. Após coloração, os resultados foram registrados sob fotomicroscópio com sistema de captura de imagens. A raiz apresenta epiderme unisseriada, com pelos absorventes a partir de 5 dias pós-germinação, tendo o córtex com colênquima angular seguido de parênquima. A endoderme e o periciclo são pouco conspicuos e o xilema primário é hexarco, evoluindo para nove arcos com 10 dias pós germinação. A emissão de raízes laterais ocorre aos 10 dias e o súber e felogênio são evidenciados aos 15 dias. A presença de colênquima na raiz constitui uma peculiaridade anatômica incomum entre as angiospermas. No caule, a epiderme unisseriada apresenta tricomas glandulares e córtex com 1-6 camadas de colênquima angular; a formação do felogênio ocorre aos 15-20 dias. As folhas são hipostomáticas e os estômatos são paracíticos. As plântulas aos 15 dias pós-germinação têm folhas com duas camadas de parênquima paliçádico, cujas células ainda se apresentam pouco diferenciadas, ca. 1,5 vezes mais altas que largas, enquanto nas folhas adultas são 6-7 vezes mais altas que largas, o que representa uma diferenciação lenta nesta região foliar. Colênquima angular foi observado no pecíolo e nervura central da folha adulta. O mesofilo é dorsiventral gradativo. Os feixes vasculares da lâmina foliar adulta apresentam bainha esclerenquimática com extensões dos dois lados. Os ductos secretores são revestidos por células epiteliais, possuem lúmens muito amplos e ocorrem no floema dos três órgãos e na medula caulinar, com evidências de origem esquizógena.

Palavras chave: cajuí; Cerrado; ducto secretor; estômato paracítico; mesofilo dorsiventral gradativo

ABSTRACT

Anacardium humile (Anacardiaceae) is a plant frequently found in the Brazilian Cerrado and has both nutritional and medicinal uses. This study aimed to characterize the anatomy of the roots, stems, and leaves of this species at different developmental stages, from seedlings to adult leaves. Transverse sections were obtained using a table microtome or through paraffin embedding. Leaf paradermal preparations were obtained by acid dissociation. After staining, the samples were documented using a photomicroscope equipped with an image-capture system. The root exhibits a uniseriate epidermis, with root hairs appearing from 5 days after germination, and a cortex composed of angular collenchyma followed by parenchyma. The endodermis and pericycle are inconspicuous, and the primary xylem is hexarch, developing into nine poles by 10 days after germination. Lateral roots emerge at 10 days, and the suber and phloem are evident at 15 days. The presence of collenchyma in the root constitutes an unusual anatomical feature among angiosperms. On the stem, the uniseriate epidermis bears glandular trichomes, and the cortex contains 1–6 layers of angular collenchyma; phellogen formation occurs at 15–20 days after germination. The leaves are hypostomatic and the stomata are paracytic. Seedlings at 15 days after germination possess leaves with two layers of palisade parenchyma whose cells remain poorly differentiated, being approximately 1.5 times taller than wide, whereas in adult leaves they are 6–7 times taller than wide, indicating slow differentiation in this leaf region. Angular collenchyma was observed in the petiole and midrib of the adult leaf. The mesophyll is gradually dorsiventral. The vascular bundles of the adult leaf blade possess a sclerenchyma sheath with extensions on both sides. Secretory ducts are lined by epithelial cells, have very large lumina, and occur in the phloem of all three organs as well as in the stem pith, with evidence of a schizogenous origin.

Keywords: cajuí; Cerrado; secretory duct; paracytic stoma; gradual dorsiventral mesophyll

INTRODUÇÃO

A família Anacardiaceae, pertence a ordem Sapindales, abarca 80 gêneros com cerca de 800 espécies (APG, 2016) de árvores, arbustos e subarbusto, predominantemente de distribuição Pantropical, com algumas exceções em regiões temperadas (Judd *et al.*, 1999). A família Anacardiaceae forma um grupo monofilético, composto por quatro das tribos Anacardieae, Rhoeae, Dobineeae, Semecarpeae (Wannan & Quinn, 1991), sendo que *Anacardium* L. pertence à primeira tribo, que inclui *A. humile* A. St.-Hil. (cajuí) e *A. occidentale* L. (caju). No Brasil, a Anacardiaceae, compreende 15 gêneros e cerca de 70 espécies (Embrapa, 2026).

Anacardium humile é conhecido como cajuzinho-do-cerrado, cajuí ou cajuzinho-do-campo (Rede de Sementes do Cerrado, 2024). A espécie é encontrada com frequência em campos sujos e cerrado *sensu stricto*, sendo as principais áreas de distribuição os estados de Bahia, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rondônia e São Paulo (López-Naranjo & Pernía, 1990).

As folhas de *A. humile* são simples, alternas, coriáceas, obovais, com 10–40 cm de comprimento na lâmina e pecíolos com 215 mm, venação pinada, com nervuras laterais arqueadas e ramificadas próximo às margens (Alves, 2008; Braz, 2016).

A planta é heliófila (Hoehne, 1946) e melífera (Almeida *et al.*, 1998), com potencial alimentar e medicinal, podendo ser enquadrada no grupo das frutíferas tropicais. O fruto e pseudofruto de *A. humile* possuem grande importância alimentar, industrial, medicinal e econômica (Almeida *et al.*, 1998). O pseudofruto pode ser consumido tanto *in natura*, como na forma de doces, farinhas e sucos (Vieira *et al.*, 2006). Como planta medicinal, todas as partes da planta podem ser utilizadas, sendo que a raiz tem efeito purgativo, enquanto as folhas são expectorantes (Silva *et al.*, 2008). A planta é produtora de compostos bioativos (Oliveira *et al.*, 2012) utilizados como antieméticos, diuréticos e no tratamento de úlceras e gastrites (Luiz-Ferreira *et al.*, 2008).

Anacardium humile recebeu poucas abordagens estruturais, tendo sido estudado na anatomia e histoquímica de suas folhas (Royo *et al.*, 2015) e nectários extraflorais (Lacchia *et al.*, 2016), bem como na ultraestrutura de seus canais secretores (Lacchia & Guerreiro, 2009, De Carvalho *et al.*, 2023). Esta espécie ainda não teve suas plântulas estudadas anatomicamente. Já *A. occidentale* L., o caju, que é uma frutífera amplamente cultivada, atraiu mais a atenção dos estudiosos. A anatomia de raízes e folhas foi descrita para plântulas desta espécie (Rocha *et al.*, 2015, Vasconcelos *et al.*, 2024), que também

já teve as folhas adultas analisadas em sua histologia (Saran, 1938, Chisom, Chukwu & Okeke, 2014, Reis et al., 2014) e superfície micromorfológica (Ramos, Cotta e Fonseca Filho, 2016), bem como a anatomia dos pseudofrutos (Varghese e Pundir, 1964), frutos (Roth, 1974, Wannan e Quinn, 1990) e madeira (Bhat e Bhat, 1983, Asare, Antwi e Bih 2024).

O objetivo do presente trabalho é analisar anatomicamente os órgãos vegetativos de plântulas de *A. humile*, registrar a ontogênese de seus tecidos, bem como a anatomia de suas folhas adultas.

MATERIAL E MÉTODOS

Sementes e folhas adultas foram coletadas em uma propriedade rural no município de Luziânia, Goiás, Brasil (16°24'36,05''S 47°57'18,45''W e 16°24'33''S 47°57'21''W). Ramos das matrizes foram herborizados e depositados no Herbário da Universidade de Brasília (UB), sob os números JCG Athan nº 1 (UB 258007) e nº 2 (UB 258008).

As sementes foram divididas em quatro réplicas com quatro sementes cada e postas para germinar em terra vegetal, sendo irrigadas a cada 12 horas e mantidas sob fotoperíodo de 10 horas diárias. A coleta das plântulas ocorreu no quinto, décimo e décimo quinto dias após a germinação, quando foram lavadas com água destilada e fotografadas. As plântulas e folhas de plantas adultas foram fixadas em formalina: ácido acético glacial: etanol 50% na proporção 1:1:18 (FAA 50; Johansen, 1940). Após 48 horas, as amostras foram transferidas para etanol 50% para armazenamento.

Secções longitudinais da raiz e secções transversais da raiz, caule e folha das plântulas, bem como das folhas adultas, foram obtidos em micrótomo de mesa, a partir de duas réplicas de cada órgão, sendo clarificadas com hipoclorito de sódio 2% por 7 min e, em seguida, lavadas com água destilada. Posteriormente foram coradas com Safranina etanólica 1% por 20 min, diferenciadas em etanol 50% e coradas com Azul de Astra 1% por 5 min. Os cortes foram desidratados em série etanólica crescente (60%, 70%, 80%, 90% e 100%) por 5 min em cada etapa, seguidos pela passagem em gradiente de etanol:acetato de butila (3:1, 1:1, 1:3) e, posteriormente, em acetato de butila puro por 5 min. As lâminas permanentes foram montadas e lutadas com verniz vitral incolor (Paiva et al., 2006).

Duas réplicas de cada órgão, estocadas em etanol 50%, foram desidratadas em gradiente etanólico (60%, 70%, 80%, 90% e 100%) por 24h, diafanizadas em série de acetato de butila 3:1, 1:1, 1:3 e acetato de butila puro, por 24 h, e posteriormente infiltradas em parafina (Johansen, 1940).

Os cortes transversais e longitudinais foram obtidos em micrótomo rotativo (RM 2145, Leica Microsystems, Alemanha), e aderidos à lâmina com adesivo de Haupt (Haupt, 1930), modificado pela adição do adesivo de Bissing na proporção de 1:20 (Bissing, 1974). Os cortes foram desparafinizados em acetato de butila puro por 12 h e corados com Safranina etanólica 1% por 40 min e Azul de Astra etanólico 1% por 10 min (Johansen, 1940). As lâminas permanentes foram confeccionadas após desidratação dos cortes em série etanólica, seguida de gradiente de acetato de butila e lutagem com verniz vitral incolor (Paiva *et al.*, 2006).

Preparados paradérmicos foram obtidos a partir de folhas adultas por meio de dissociação em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio na proporção de 1:1 (Franklin, 1945) por 24 h. Posteriormente, o material foi lavado três vezes com água destilada e armazenados em etanol 50%. O mesofilo foi removido com o auxílio de um pincel, e os preparados paradérmicos foram corados com Safranina etanólica 1% por 10 min (Johansen, 1940). As lâminas permanentes foram confeccionadas após desidratação dos cortes em série etanólica, seguida de passagem em gradiente de acetato de butila e lutagem com verniz vitral incolor (Paiva *et al.*, 2006).

Os registros dos resultados foram efetuados no fotomicroscópio Leica ICC50 HD, Wetzlar, Alemanha, com sistema de captura de imagens LAZ EZ.

RESULTADOS

A morfologia externa dos três estágios das plântulas está ilustrada nas Figuras 1A, 2A e 3A, com diferentes idades após a germinação, onde são indicadas as regiões das secções histológicas da raiz (Fig. 1) e do caule (Figs 2–3). Já a histologia das folhas jovens das plântulas está ilustrada na Figura 4, enquanto a folha adulta é apresentada na Figura 5. A seguir a descrição anatômica destes órgãos vegetativos.

Plântulas: Raiz

A raiz é revestida por epiderme unisseriada, com células cúbicas. Os pelos absorventes estão presentes a partir de 5 dias pós-germinação (Fig. 1G).

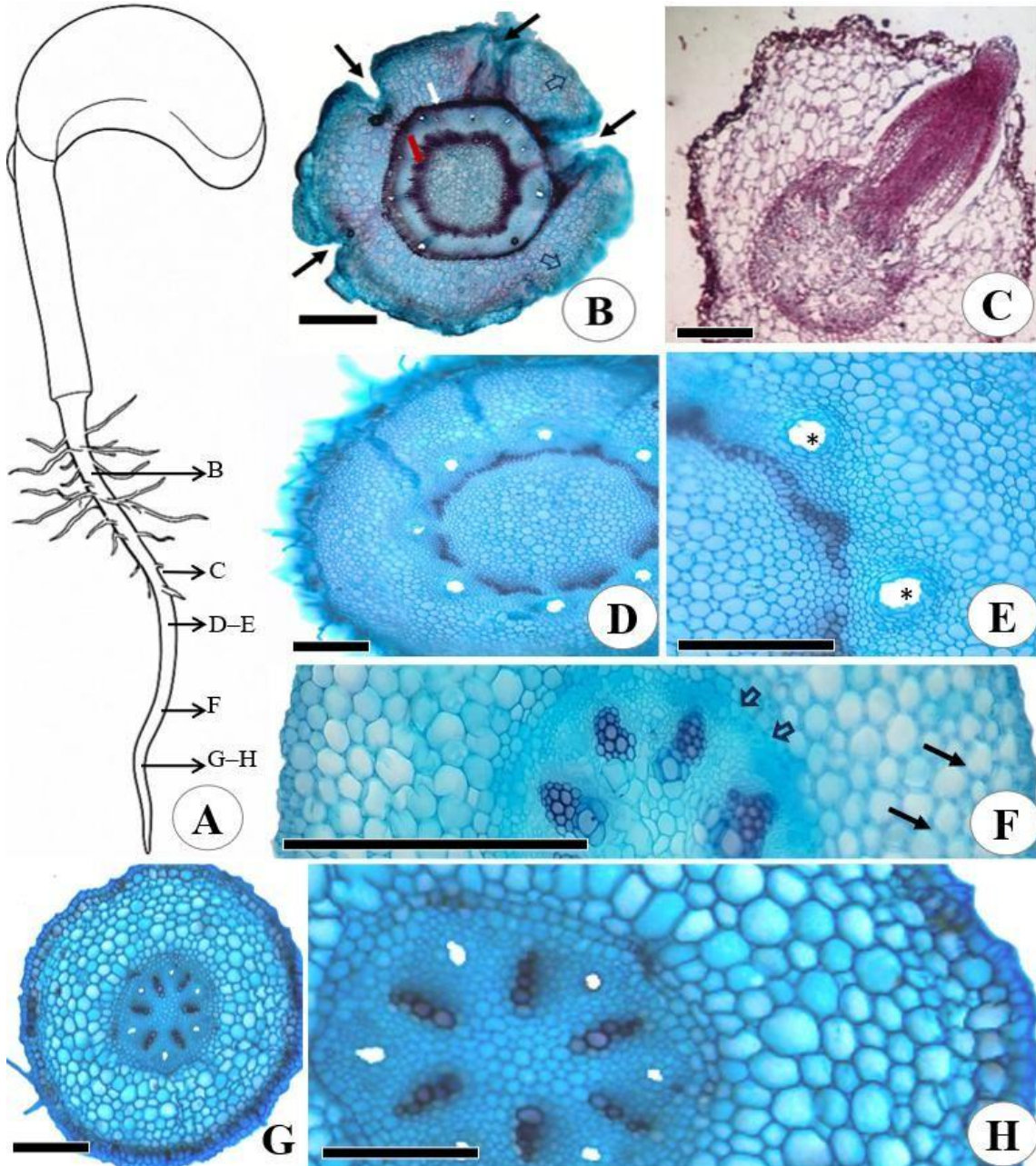


Figura 1. Anatomia da raiz de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; ST; dias após a germinação: A–B, 15; C–E, 10; F–H, 5). A, Plântula; B, Zona suberosa com raízes laterais (setas), presença de felogênio (setas ocas) e súber, xilema (seta branca) e floema secundário (seta vermelha); C, Raiz lateral jovem em ramificação endógena; D–E, Zona pilífera, com ductos secretores no floema primário; F, Região com colênquima angular (setas), endoderme com estrias de Caspary (setas ocas) e xilema com nove arcos; G–H, Endoderme com estria de Caspary e cilindro vascular hexarco (H= detalhe de G). Barras = 100µm.

Constatou-se a presença incomum de colênquima angular subepidérmico na raiz aos 5 dias após a germinação (Fig. 1F, setas pretas). Além do colênquima, o córtex apresenta células parenquimáticas isodiamétricas e com pouco espaço intercelular (Fig. 1D–H). Na parte mais interna do córtex, encontra-se uma endoderme unisseriada com estrias de Caspary (Fig. 1F, setas ocas).

O cilindro vascular é circundado pelo periciclo, que possui de uma (Fig. 1H) até quatro camadas de células (Fig. 1F). O xilema primário apresenta-se inicialmente hexarco (Fig. 1G–H) e posteriormente com nove arcos. Floema e xilema primários encontram-se alternados entre si. Os ductos secretores se desenvolvem cedo no floema primário, apresentando-se nas raízes já aos 5 dias após a germinação (Fig. 1H), sendo revestidos por 1–2 camadas de células epiteliais secretoras (Fig. 1E). Os lúmens dos ductos iniciam-se por esquizogenia, sem evidências de morte de células, e posteriormente ampliam seu diâmetro com evidências de lisogenia, com restos de parede celular perceptíveis no bordo do tecido epitelial (Fig. 1E, asteriscos). Quinze dias após a germinação, o câmbio vascular está plenamente estabelecido, caracterizando um crescimento secundário muito precoce neste órgão (Fig. 1B). Nesta etapa, há um cilindro contínuo de xilema e floema secundários, com raios parenquimáticos dilatados no floema secundário; o floema como um todo é mais volumoso que o xilema, que por seu turno é bem mais lignificado (Fig. 1B).

O centro da raiz é ocupado por uma medula parenquimática, com 7–9 camadas de células aos 5 dias após a germinação (Fig. 1H), que alcançam até 30 camadas aos 10 dias, com evidências de proliferação celular mais na periferia do que no centro medular (Fig. 1C).

A emissão de raízes laterais ocorre de forma endarca, com 10 dias após a germinação (Fig. 1E), com o cilindro vascular ainda em estágio primário de desenvolvimento. Já no 15º dia, a ramificação é mais intensa, quando a raiz principal apresenta várias raízes laterais formadas (Fig. 1B). Nesta última etapa, também se constatou a presença de felogênio (Fig. 1B, setas ocas) e súber.

Plântulas: Caule

O caule apresenta epiderme unisseriada, com tricomas glandulares esparsos, seguido por córtex com colênquima angular em plântulas com 10 dias após a germinação (Fig. 2B), podendo alcançar até 6 camadas celulares aos 15 dias (Fig. 2D). A primeira

camada do colênquima é que se desdiferencia, originando o felogênio (Fig. 2C, setas), formando a periderme, que substitui a epiderme em plântulas com 20 dias de idade (Fig. 2G). O parênquima cortical possui espaços intercelulares reduzidos, com ca. 4 camadas celulares aos 10 dias (Fig. 2B), aumentando para 10–16 camadas aos 15 dias após a germinação (Fig. 2E–F), mas sem aumento significativo desta região aos 20 dias (Fig. 2G).

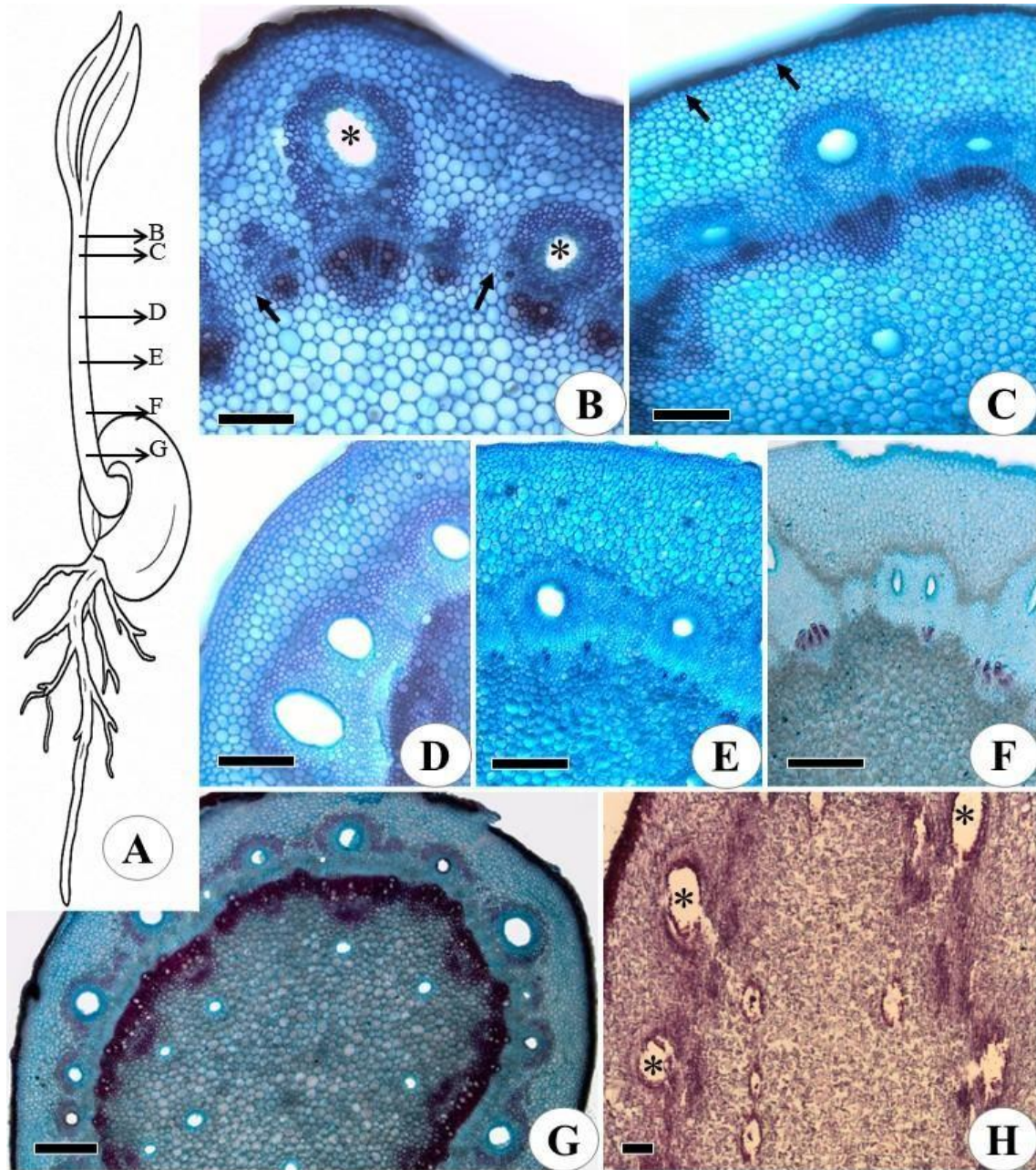


Figura 2. Anatomia do caule de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; A–G, ST; H, SL; dias após a germinação: A, G = 20; B–F = 10; H = 15. A, Plântula; B, Feixes vasculares com início do câmbio interfascicular (setas) e com ductos secretores (asteriscos); C–G, Desenvolvimento secundário, com estabelecimento do felogênio (C, setas) e a substituição da epiderme pela periderme (G); H, Corte longitudinal evidenciando os ductos secretores (asteriscos). Barras = 100μm.

Os feixes vasculares são colaterais no início do desenvolvimento caulinar (Fig. 2B), em que as fibras do floema se apresentam de parede fina e lúmen amplo, característica que se mantém até os 20 dias após germinação (Fig. 2G). O câmbio interfascicular é precoce, pois já está estabelecido em plântulas com 10 dias após a germinação (Fig. 2B, setas) e, ao longo do tempo, o crescimento secundário promove o aumento da largura caulinar, com aumento visivelmente mais pronunciado do volume do floema do que do xilema (Fig. 2C–G).

Um ducto secretor associa-se a cada região de floema primário (Fig. 2B, asteriscos) e depois se formam outros ductos no floema secundário (Fig. 2C, F–G). Na medula, os ductos secretores ocorrem aos 15 dias após a germinação (Fig. 2C), sendo que aos 20 dias estes ductos exibem lúmen menor que aqueles do floema primário (Fig. 2G). Idioblastos contendo drusas ocorrem agrupados nas últimas camadas corticais (Fig. 2D) e esparsos na medula. A Figura 3 ilustra o fato de que o caule em crescimento secundário pode apresentar-se revestido por epiderme, sem periderme (Fig. 3B–D), e com diâmetro relativamente uniforme a diferentes alturas.

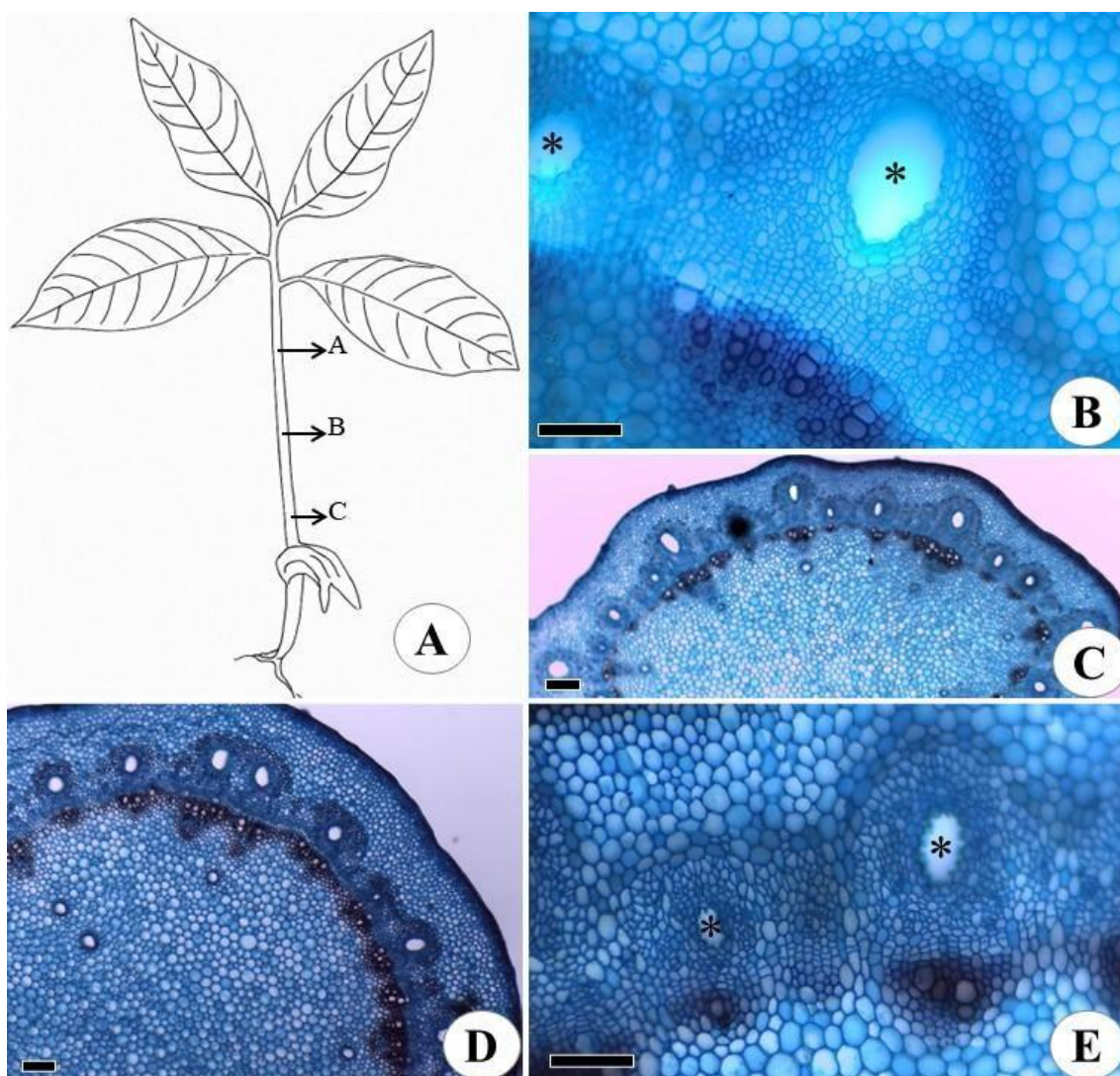


Figura 3. Anatomia do caule de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae; ST; dias após a germinação: 15) - II. A, Plântula; B, Ducto resinífero (asteriscos) revestido por tecido epitelial; C–E, Desenvolvimento secundário estabelecido: largura relativamente uniforme no caule. Barras = 100μm.

Folhas jovens e adultas

Nervura mediana. As folhas jovens e adultas apresentam nervura mediana plano-convexa, com epiderme unisseriada e córtex constituído por ca. 8 camadas celulares (Fig. 4A, C, E, 5A). Na nervura das folhas jovens, tanto a hipoderme como o colênquima são pouco conspícuos (Fig. 4A, C, E), mas na folha adulta uma hipoderme secretora constitui duas camadas adaxiais e uma abaxial, seguida por 4–6 camadas de colênquima e 1–2 de parênquima (Fig. 5A). Idioblastos contendo drusas estão presentes no córtex e medula da folha com 20 dias (Fig. 4C, setas).

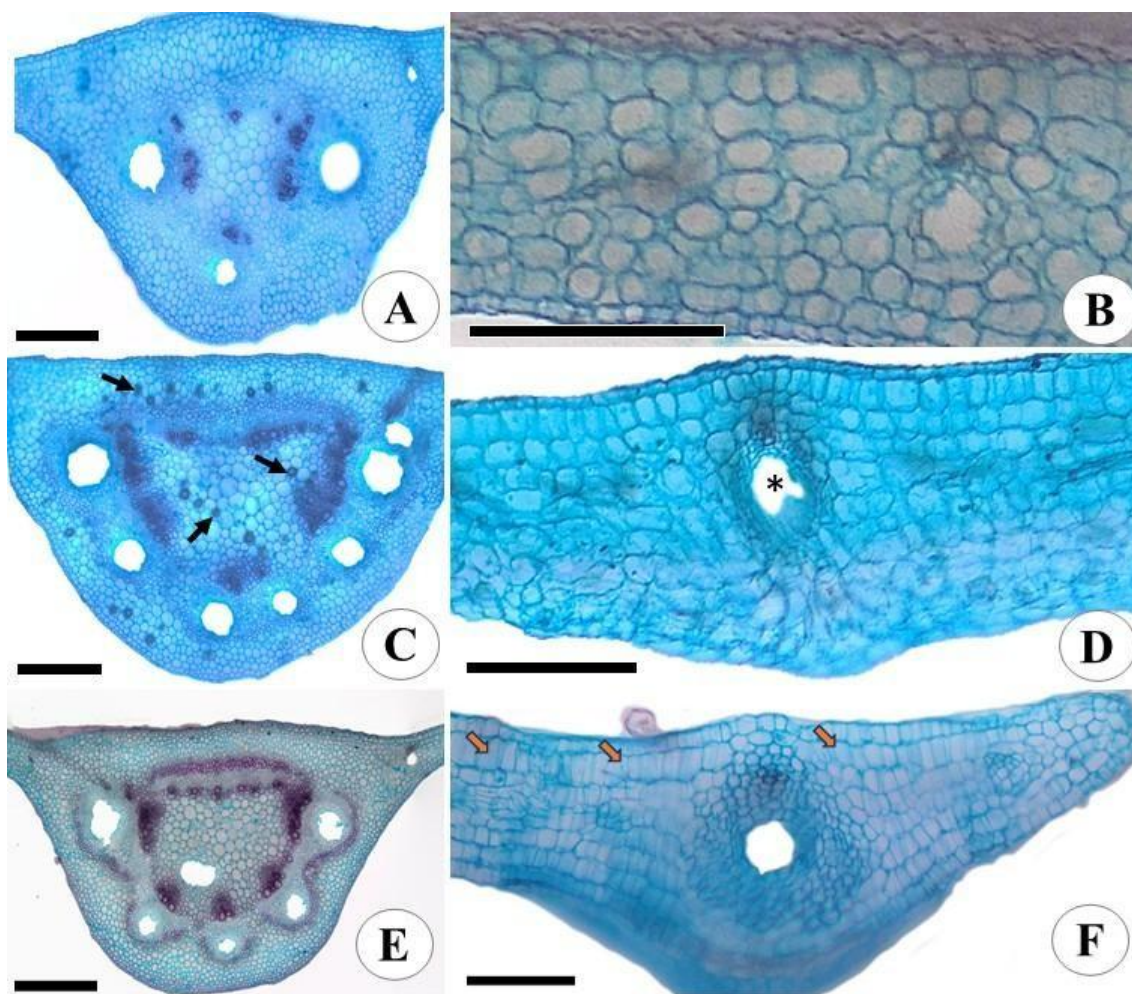


Figura 4. Anatomia da folha de plântulas de *Anacardium humile* (Anacardiaceae), ST; A, C, E, nervura mediana; B, D, F, lâmina; dias após a germinação: A–B, 10; C–D, 20; E–F, 23). A, Vascularização em estágio primário; B, Mesofilo com camadas indistintas, com células tão altas quanto largas; C, Numerosas drusas (setas) e sistema vascular secundário descontínuo; D, Mesofilo no início da diferenciação do parênquima paliçádico, com feixe vascular primário com ducto secretor (asterisco) no floema; E, Bainha esclerenquimática lignificada; F, Primeira camada do parênquima paliçádico visivelmente distinta, com células 1–2 vezes mais altas que largas (seta laranja). Barras = 100μm.

Os feixes vasculares primários colaterais ainda estão presentes na nervura mediana foliar aos 10 dias após a germinação, sendo separados por parênquima interfascicular (Fig. 4A). O crescimento secundário inicia-se na nervura mediana com a desdiferenciação do parênquima interfascicular, originando o câmbio interfascicular, que se estabelece na face adaxial antes da abaxial (Fig. 4C, E), até tornar-se uma região contínua na nervura da folha adulta (Fig. 5A). As fibras do floema primário ainda não se diferenciaram aos 10 dias após a germinação (Fig. 4A), apresentando-se conspícuas apenas aos 20 dias após a germinação (Fig. 4C, E). Na folha adulta, as fibras possuem

parede secundária delgada e lúmen amplo, formando uma bainha contínua que circunda totalmente o sistema vascular na nervura mediana (Fig. 5A–B).

Os ductos secretores estão restritos ao floema primário em nervuras foliares aos 10 dias após a germinação, com 1–2 camadas de células epiteliais (Fig. 4A); posteriormente, eles se apresentam também no floema secundário (Fig. 4C) e na medula parenquimática (Fig. 4E), inclusive nas folhas adultas (Fig. 5A).

Idioblastos contendo drusas ocorrem no floema da nervura mediana da folha adulta (Fig. 5B, setas).

Lâmina foliar (Figs 4B, D, F; 5C). A lâmina foliar apresenta epiderme unisseriada (Figs 4B, D, F; 5C), com estômatos paracíticos (Fig. 5D).

O mesófilo inicialmente é homogêneo, com células tão altas quanto largas aos 10 dias após a germinação (Fig. 4B). Aos 20 dias após a germinação, a primeira camada subepidérmica adaxial apresenta as células ligeiramente mais altas que as demais (Fig. 4D). A diferenciação do parênquima paliçádico prossegue aos 15 dias após a germinação (Fig. 4F). A folha adulta apresenta mesófilo dorsiventral gradativo, com células parenquimáticas diminuindo gradativamente de altura da face adaxial até a abaxial, com as duas primeiras camadas contendo células muito mais altas que nas demais (Fig. 5C).

As nervuras laterais, 10 dias após a germinação, desenvolvem precocemente ductos secretores no floema primário (Fig. 4B, D, F). A bainha dos feixes vasculares é inconspícua no início do desenvolvimento foliar (Fig. 4B, D, F), enquanto na folha adulta a bainha é conspícua e apresenta células menores nos feixes de maior calibre e células maiores em feixes de menor calibre (Fig. 5C, setas). A lignificação só foi observada nas nervuras laterais em folhas adultas, evidenciando uma formação tardia do esclerênquima da bainha interna e da extensão da bainha nos feixes de maior calibre (Fig. 5C).

Pecíolo da folha adulta (Fig. 5F). O pecíolo da folha adulta (Fig. 5F) apresenta estrutura semelhante à do caule em crescimento secundário (Fig. 2G), com colênquima, parênquima, região vascular em crescimento secundário, circundada por bainha esclerenquimática, presença de ductos secretores no floema e medula.

Entre as peculiaridades do pecíolo, tem-se o seu formato levemente achatado adaxialmente, enquanto o caule é roliço; em decorrência disto, a vascularização também tem formato diferente, trapezoidal, em contraposição ao cilindro vascular do caule. As camadas corticais adaxiais e mais superficiais apresentam numerosos idioblastos

contendo drusas, formando uma faixa subepidérmica ausente no caule; drusas também ocorrem de forma mais esparsa no restante do córtex e no floema do pecíolo.

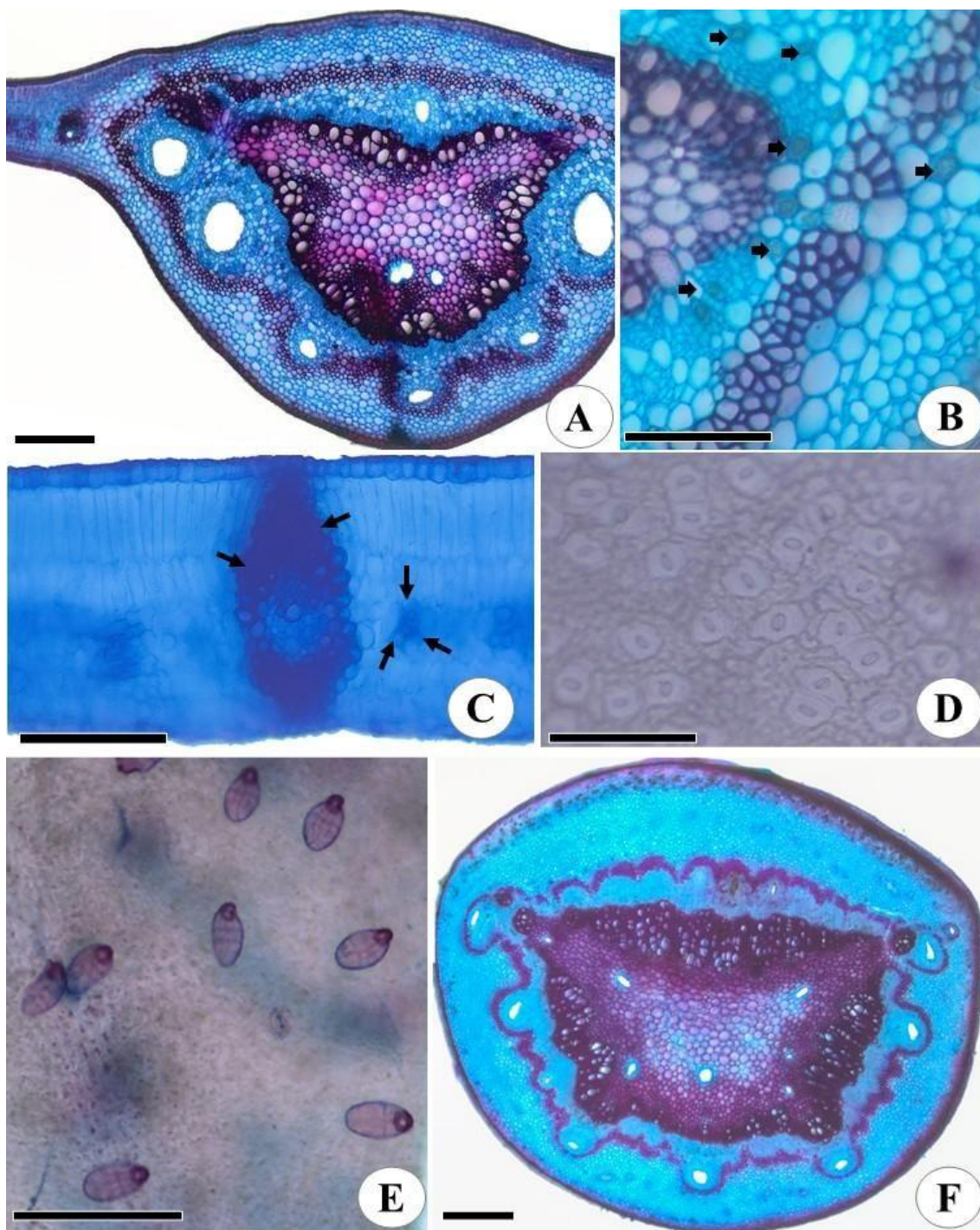


Figura 5. Anatomia da folha adulta de *Anacardium humile* (Anacardiaceae, ST). A–B, Nervura central (B= detalhe de A) com numerosas drusas (B, setas), bainha esclerenquimática completa e lignificada e vascularização em crescimento secundário; C, Lâmina foliar: mesofilo dorsiventral gradativo, com células da bainha (setas) pouco desenvolvidas no feixe vascular de maior calibre e bem desenvolvidas no de menor calibre; D, Epiderme na face abaxial com estômatos paracíticos; E, Epiderme abaxial com tricomas glandulares pluricelulares; F, Pecíolo com sistema vascular em crescimento secundário e bainha esclerenquimática completa. Barras = 100μm.

DISCUSSÃO

Anacardium humile é uma espécie nativa de ampla ocorrência no Cerrado brasileiro (Cota *et al.*, 2021) e o presente trabalho registrou, pela primeira vez, a anatomia de órgãos vegetativos de plântulas desta espécie. As seguintes características histológicas foram constatadas e constituem peculiaridades que merecem destaque: ocorrência de colênquima e medula parenquimática na raiz em estágio primário de crescimento; precocidade do estabelecimento do desenvolvimento secundário; ductos secretores de origem esquizo-lisígena no floema e medula.

Anatomia da raiz. Conforme Fahn (1990), o colênquima é um tecido subepidérmico de dicotiledôneas, que fornece sustentação mecânica flexível em órgãos submetidos à luz. Sua ocorrência em raízes é relatada para poucas espécies de plantas e está relacionada a raízes aéreas (von Guttenberg, 1940, van Fleet, 1950, Fahn, 1990, Leroux, 2012), notadamente em monocotiledôneas (Hinchee, 1981, Bona *et al.*, 2020), onde o vento é um estímulo promotor para a formação deste tecido (Leroux, 2012). No entanto, este não é o caso do colênquima angular, que é aqui relatado para raízes subterrâneas de *A. humile* (Fig. 1F, setas pretas). A função deste tecido não parece evidente nestas raízes, uma vez que o solo lhes fornece a sustentação mecânica, e, portanto, elas não oscilam ao vento, nem se encontram expostas à luz.

Em eudicotiledôneas, o xilema geralmente ocupa a região central da raiz em crescimento primário (Esau, 1977, Evert, 2013). A região medular não é a condição típica na raiz destas plantas, mas sim de caules (Pell, 2004). A medula parenquimática em raízes de eudicotiledôneas tem sido apontada como evidência de uma região de transição entre raiz e caule (Souza & Oliveira, 2004; Ortolani *et al.*, 2008). No entanto, em *A. humile*, a medula foi claramente registrada no centro do cilindro vascular da raiz (Fig. 1F–H), tal como descrito para *A. occidentale* por Reis *et al.* (2014), evidenciando-se como uma peculiaridade anatômica destas espécies. Metcalfe & Chalk (1950) ressaltam que tais variações anatômicas podem ter valor sistemático, especialmente quando analisadas em conjunto com outros caracteres estruturais.

Anatomia do caule. Em *A. humile*, foi observado o início de crescimento secundário vascular com 5 dias após a germinação, à semelhança do que foi relatado para *A. occidentale* por Reis *et al.*, (2014). Esta característica pode constituir uma adaptação à sazonalidade climática do Cerrado, uma vez que a rapidez na instalação do desenvolvimento secundário proporciona maior precocidade no desenvolvimento da

lenhosidade das plântulas, possibilitando maior resistência ao estresse hídrico a que as plantas estão sujeitas neste bioma (Alves *et al.*, 2013).

Plântulas com 20 dias após a germinação já apresentam felogênio e início da formação do súber, com a epiderme ainda remanescente. A periderme não só está associada à idade do órgão, mas também às condições ambientais, oferecendo proteção à planta contra temperaturas extremas causadas, por exemplo, pelo fogo (Aoyama & Mazzoni-Viveiros, 2006).

Anatomia da folha. Martínez-Millán e Cevallos-Ferriz (2005) descreveram os tricomas glandulares de Anacardiaceae como formados por um pedúnculo unicelular ou pluricelular e uma cabeça geralmente pluricelular e multisseriada, de formato ovoide, cônico ou cilíndrico. Isto foi aqui constatado para *A. humile*, em que tricomas densos foram observados na superfície foliar aos 10 dias após a germinação. Indumento denso pode reduzir a perda de água e refletir o excesso de radiação solar, regulando a luz absorvida pela planta (Larcher, 2004).

Folhas de *A. humile* oriundas do Cerrado *sensu stricto* de Minas Gerais apresentam mesofilo bilateral (=dorsiventral) (Royo *et al.*, 2015). Já o presente trabalho registrou mesofilo dorsiventral gradativo em plantas também coletadas em Cerrado *sensu stricto* e Campo Rupestre de Goiás. A classificação do mesofilo dorsiventral gradativo é mais recente que o trabalho de Royo *et al.*, (2015), tendo sido proposta por Pinedo *et al.* (2016) para descrever o clorênquima foliar constituído por células mais altas adaxiais e células mais baixas na face abaxial, o que se aplica plenamente ao mesofilo de *A. humile* (Fig. 6C). A dorsiventralidade não se manifesta desde o início do desenvolvimento foliar, pois folhas jovens, em plântulas *A. humile* com 5 dias, apresentam mesofilo homogêneo, constituído por células tão altas quanto largas (Fig. 4B).

Estômatos do tipo actinocítico, anomocítico e ciclocítico são reportados para as Anacardiaceae, conforme Matel, Gandolfo e Michell (2025). Outro tipo estomático que ocorre na família é o paracítico, relatado para *A. occidentale*, *Pseudospondias microcarpa* (A. Rich.) Engl. e algumas espécies de *Spondias* L. (Wilkinson, 1971), a que se somam também as folhas de *A. humile* aqui relatadas.

São encontradas drusas no colênquima e no parênquima cortical em *A. humile*, que são estruturas comuns quando o cálcio está presente em alta concentração no solo (Dickison, 2000), o que acontece geralmente em ambientes secos (Reis, *et al.*, 2014). As drusas são importantes para proteção contra herbivoria e manutenção do balanço iônico (Larrosa & Duarte, 2005).

A presença de ductos secretores nos órgãos vegetativos de plântulas e órgãos adultos corrobora essa característica marcante descrita para Anacardiaceae em diferentes trabalhos (Pell, 2004; Barroso *et al.*, 2007). Esses ductos são amplos, revestidos por células epiteliais e ocorrem no floema dos três órgãos em *A. humile*. A secção longitudinal permite concluir que estas estruturas secretoras são ductos por apresentarem lúmen alongado, não constituindo, portanto, cavidades secretoras.

Estudos clássicos (McNair, 1918; Venning, 1948; Fahn e Evert, 1974; Nair, Venkaiah e Shah, 1983) mostram que o desenvolvimento dos ductos é esquizógeno em várias espécies de Anacardiaceae, como *Rhus diversiloba*, *Schinus* sp., *Rhus glabra* e *Anacardium occidentale*. Em *A. humile*, no início do desenvolvimento, os ductos não apresentam evidências de lisogenia, tendo, portanto, origem esquizógena. No entanto, cedo apresentam resíduos de parede celular no bordo do lúmen, que podem ser associadas à destruição de algumas células secretoras epiteliais.

Os ductos têm estrutura semelhante e surgem do procâmbio, câmbio e meristema fundamental, e são comumente floemáticos (Fahn e Joel, 1977; Lacchia e Carmelo-Guerreiro, 2009). Apenas alguns gêneros de Anacardiaceae, como *Anacardium*, *Mangifera* e *Schinus* possuem ductos medulares (Venkaiah, 1992; Sawidis *et al.*, 2000).

Segundo Machado e Carmello-Guerreiro (2001), a bainha contribui para a formação de novas células epiteliais, permitindo a renovação e continuidade da atividade secretora durante o desenvolvimento do órgão.

CONCLUSÃO

O presente estudo amplia o conhecimento sobre o desenvolvimento inicial de plântulas de *Anacardium humile*. Os resultados revelam um desenvolvimento anatômico precoce, especialmente no que diz respeito ao início do crescimento secundário na raiz, caule e nervura mediana da folha, ressaltando uma estratégia eficiente de fortalecimento estrutural nos primeiros dias de vida das plântulas. A formação antecipada do câmbio vascular e do felogênio, assim como a presença precoce de tecidos secundários, sugerem uma adaptação funcional ao tipo de ambiente em que a planta se encontra.

A ocorrência de ductos secretores em diversos órgãos examinados, desde os estágios iniciais de ontogênese, valida a relevância dessa característica para a família Anacardiaceae. A localização desses ductos no floema primário e secundário, assim como

na medula, aliada a origem esquizolisígena, demonstram continuidade estrutural e funcional durante o crescimento.

A ocorrência de drusas e tricomas minimiza a perda hídrica e possibilita a defesa contra herbívoros. Assim, os resultados obtidos não apenas registram pela primeira vez a anatomia de plântulas de *A. humile*, mas também revelam um conjunto de adaptações anatômicas essenciais para o estabelecimento e persistência da espécie em seu habitat natural.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adeniran S, Abdulrahman AA, Adebawale A. Effects of lead (Pb) and acid pre-treatment on the germination, growth and anatomy of *Anacardium occidentale* L. (Anacardiaceae). *SSRN* 2024; 23. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4983156>
- Almeida SP, Proença CEB, Sano SM, Ribeiro JF. *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina: EMBRAPA, 1998.
- Aoyama EM, Mazzoni-Viveiros SC. *Adaptações estruturais das plantas ao ambiente*. São Paulo: Instituto de Botânica, 2006.
- APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2016; 181: 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Ariyaratne M, Yakandawala D, Barfuss M, Heckenhauer J, Samuel R. Molecular phylogeny and chromosomal evolution of endemic species of Sri Lanka Anacardiaceae. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* 2020; 48: 289–303. <https://doi.org/10.4038/jnsfsr.v48i3.9368>
- Asare FK, Antwi K, Bih FK. Determination of anatomical features, physical and mechanical properties of cashew wood (*Anacardium occidentale* L.) from semideciduous forest, Ghana. *Pro Ligno* 2024; 20: 40–48.
- Barroso GM, Morim MP, Peixoto AL, Ichaso CLF. *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Viçosa: Editora UFV, 1999.
- Barroso GM, Peixoto AL, Ichaso CLF, Guimarães EF, Costa CG. *Sistemática de angiospermas do Brasil*, vol. 2. Viçosa: Editora UFV, 2007.
- Bhat KV, Bhat KM. Anatomical changes associated with interlocked grain in *Anacardium occidentale* L. *IAWA Journal* 1983; 4: 179–182.

- Bissing DR. Haupt's gelatin adhesive mixed with formalin for affixing paraffin sections to slides. *Stain Technology* 1974; 49: 116–117.
- Bona C, Engels ME, Pieczak FDS, Smidt EDC. Comparative vegetative anatomy of Neotropical Goodyerinae Klotzsch (Orchidaceae Juss.: Orchidoideae Lindl.). *Acta Botanica Brasilica* 2020; 34: 530–539. <https://doi.org/10.1590/1677-941x-abb-2020-0118>
- Carvalho SF, Scudeler EL, Dos Santos DC, Machado SR. Intraspecific variation in ultrastructure and secretion of the resin canals in *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *Protoplasma* 2023; 260: 919–934. <https://doi.org/10.1007/s00709-022-01826-3>
- Cota LG, Moreira PA, Brandão MM, Royo VA, Júnior AFM, Menezes EV, Oliveira DA. Determination of genetic diversity of *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *New Visions in Biological Science* 2021; 2: 50–59.
- Dickison WC. *Integrative Plant Anatomy*. San Diego: Academic Press, 2000.
- Duarte MR, Schroder LM, Toledo MG, Yano M, Machado AA, Modolo AK. Anatomia foliar comparada de espécies de aroeira: *Myracrodruon urundeuva* Allemão e *Schinus terebinthifolius* Raddi. *Visão Acadêmica* 2009; 10: 18–28. <https://doi.org/10.5380/acd.v10i1.21315>
- Embrapa. *Anacardiaceae*. Agência de Informação Tecnológica. Disponível em: <https://www.embrapa.br/agencia-de-informacao-tecnologica/tematicas/especies-arboreas-brasileiras/anacardiaceae> (acesso: 15 March 2026).
- Fahn A, Evert RF. Ultrastructure of secretory ducts of *Rhus glabra* L. *American Journal of Botany* 1974; 61: 1–14.
- Fahn A, Joel DM. Development of primary secretory ducts in the stem of *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae). *Gardens' Bulletin Singapore* 1977; 29: 161–164.
- Falcão WFA. Chave para separar as famílias Anacardiaceae, Burseraceae e Simaroubaceae. *Rodriguésia* 1966; 25: 203–217.
- Ferreira AL, Almeida ACA, Cola M, Barbastefano V, Almeida ABA, Batista LM, Farias-Silva E, Pellizzon CH, Hiruma-Lima CA, Santos LC. Mechanisms of the gastric antiulcerogenic activity of *Anacardium humile* St. Hil on ethanol-induced acute gastric mucosal injury in rats. *Molecules* 2010; 15: 7153–7166.
- Franklin GL. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 1945; 155: 51.
- Haupt AW. A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technology* 1930; 5: 97–98.

- Hinchey MA. Morphogenesis of aerial and subterranean roots of *Monstera deliciosa*. *Botanical Gazette* 1981; 142: 347–359.
- Hoehne FC. *Frutas indígenas*. São Paulo: Instituto de Botânica, 1946.
- Johansen DA. *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill, 1940.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sunderland: Sinauer Associates, 1999.
- Lacchia APS, Guerreiro SMC. Ultra-structural aspects of secretory canals in vegetative and reproductive organs of Anacardiaceae. *Acta Botanica Brasilica* 2009; 23: 376–388. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000200008>
- Lacchia APS, Tölke EEA, Demarco D, Carmello-Guerreiro SM. Presumed domatia are actually extrafloral nectaries on leaves of *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *Rodriguésia* 2016; 67: 19–28. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667102>
- Larcher W. *Ecofisiologia vegetal*. São Paulo: RiMa, 2004.
- Larrosa CRR, Duarte MR. Contribuição ao estudo anatômico do caule de *Himatanthus sucuuba* (Spruce ex Müll. Arg.) Woodson (Apocynaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 2005; 15: 110–114. <https://doi.org/10.1590/S0102-695X2005000200007>
- Leroux O. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Annals of Botany* 2012; 110: 1083–1098.
- Loomis RS, Torrey JG. Chemical control of vascular cambium initiation in isolated radish roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 1964; 52: 3–11.
- Luiz-Ferreira A, Cola-Miranda M, Barbastefano V, Hiruma-Lima CA, Vilegas W, Souza Brito ARM. O *Anacardium humile* St. Hil deve ser usado como um agente antiúlcera? Uma abordagem científica ao conhecimento tradicional. *Fitoterapia* 2008; 79: 207–209. <https://doi.org/10.1016/j.fitote.2007.11.011>
- Machado SR, Carmello-Guerreiro SM. Estrutura e desenvolvimento de canais secretores em frutos de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 2001; 15: 189–195. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062001000200005>
- Martínez-Millán M, Cevallos-Ferriz SRS. Arquitetura foliar de Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2005; 76: 137–190.
- Matel TP, Gandolfo MA, Michell JD. Cuticular morphology of *Schinus* L. and related genera. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2025; 208: 91–123.

- Matsumoto-Kitano M, Kusumoto T, Tarkowski P, et al. Cytokinins are central regulators of cambial activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2008; 105: 20027–20031.
- McNair JB. Secretory canals of *Rhus diversiloba*. *Botanical Gazette* 1918; 65: 268–273.
- Nair GM, Venkaiah K, Shah JJ. Ultrastructure of gum-resin ducts in cashew (*Anacardium occidentale*). *Annals of Botany* 1983; 51: 297–305.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086473>
- Nakamura AT, Simão E, Silva L, Torres GA. Origin of the subepidermal tissue in *Piper* L. leaves. *Brazilian Journal of Biology* 2015; 75: 368–371.
- Naranjo HL, Pernía NE. Anatomía y ecología de los órganos subterráneos de *Anacardium humile* St. Hil. (Anacardiaceae). *Revista Forestal Venezolana* 1990; 24: 55–76.
- Oliveira DL, Rocha C. Alternativas sustentáveis para a merenda escolar com o uso de plantas do Cerrado, promovendo educação ambiental. *REMEA - Revista Eletrônica do Mestrado em Educação Ambiental* 2008; 21: 35–53.
- Oliveira VB, Yamada LT, Fagg CW, et al. Native foods from Brazilian biodiversity as a source of bioactive compounds. *Food Research International* 2012; 48: 170–179.
<https://doi.org/10.1016/j.foodres.2012.03.011>
- Ortolani FA, Mataqueiro MF, Moro JR, et al. Morfoanatomia de plântulas e número cromossômico de *Cybistax antispyhilitica* (Mart.) Mart. (Bignoniaceae). *Acta Botanica Brasilica* 2008; 22: 345–353. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000200004>
- Paiva JGAD, Fank-de-Carvalho SM, Magalhães MP, Graciano-Ribeiro D. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 2006; 20: 257–264.
- Pell SK. Molecular systematics of the cashew family (Anacardiaceae). PhD thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, USA, 2024.
- Pinedo AS, Martins RC, Oliveira RC, Gomes SM. Leaf anatomy in *Allagoptera* (Arecaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 2016; 182: 361–375.
- Ramos GQ, Cotta EA, Fonseca Filho HD. Análise morfológica das folhas de *Anacardium occidentale* L. *Biota Amazônia* 2016; 6: 16–19. <http://dx.doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v6n1p16-19>
- Rede de Sementes do Cerrado. *Anacardium humile* A. St.-Hil. Disponível em: <https://www.rededesementesdocerrado.com.br/> (acesso: 09 February 2026).

- Regina E et al. Avaliação agronômica do cajuzinho-do-cerrado (*Anacardium othonianum* Rizz.) em Goiás. In: VII Encontro de Subsistemas de Cerrado (ENSub), Goiânia, 2010.
- Reis ALLE, Silva DS, Silva KLF, Chagas DB. Caracterização anatômica e histoquímica de raízes e folhas de plântulas de *Anacardium occidentale* L. (Anacardiaceae). *Revista Árvore* 2014; 38: 209–219. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622014000200001>
- Roth I. Desarrollo y estructura anatómica del merrey (*Anacardium occidentale* L.). *Acta Botanica Venezuelica* 1974; 9: 197–233.
- Royo VA, Mercadante-Simões MO, Ribeiro LM, et al. Anatomy, histochemistry, and antifungal activity of *Anacardium humile* (Anacardiaceae) leaf. *Microscopy and Microanalysis* 2015; 21: 1549–1561.
- Sawidis T, Dafnis S, Weryzko-Chmielewska E. Distribution, development and structure of resin ducts in *Pistacia lentiscus* var. *chia* Duhamel. *Flora* 2000; 195: 83–94. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30949-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30949-0)
- Schuetz M, Smith RS, Ellis B. Xylem tissue specification, patterning and differentiation. *Journal of Experimental Botany* 2013; 64: 11–31.
- Silva MR, Lacerda DBCL, Santos GG, Martins DM. Caracterização química de frutos nativos do cerrado. *Ciência Rural* 2008; 38: 1790–1793. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782008000600051>
- Silva ON, Chinalia LA, Paiva JGA. Caracterização histoquímica dos folíolos de *Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae Lindl.). *Revista Caatinga* 2008; 21: 62–68.
- Skene KR, Raven JA, Sprent JI. Cluster root development in *Grevillea robusta* (Proteaceae) I. Xylem, pericycle, cortex, and epidermis development in a determinate root. *New Phytologist* 1998a; 138: 725–732.
- Skene KR, Sutherland JM, Raven JA, Sprent JI. Cluster root development in *Grevillea robusta* (Proteaceae). II. The development of the endodermis in a determinate root and in an indeterminate, lateral root. *New Phytologist* 1998b; 138: 733–742. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00144.x>
- Souza LA, Oliveira JHG. Morfologia e anatomia das plântulas de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb e *T. chrysotricha* (Mart. ex DC.) Standl. (Bignoniaceae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 2004; 26: 217–226.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM, Murphy A. *Fisiologia vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 2017.

- Venkaiah K. Development, ultrastructure and secretion of gum ducts in *Lannea coromandelica* (Houtt.) Merrill (Anacardiaceae). *Annals of Botany* 1992; 69: 449–457.
- Venning FD. The ontogeny of the laticiferous canals in the Anacardiaceae. *American Journal of Botany* 1948; 35: 637–644.
- Vieira RF, Costa TSA, Silva DB, Ferreira FR, Sano SM. *Frutas nativas da região centro-oeste do Brasil*. Brasília: EMBRAPA, 2006.
- Wannan BS, Quinn CJ. Pericarp structure and generic affinities in the Anacardiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1990; 102: 225–252.
- Wannan BS, Quinn CJ. Floral structure and development in Anacardiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1991; 107: 349–385. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1991.tb00228.x>
- Wilkinson HP. Leaf anatomy of various Anacardiaceae with special reference to the epidermis (and some contribution to the taxonomy of the genus *Dracontomelon* Blume). PhD thesis, University of London, UK, 1971.

CAPÍTULO 2

**Anatomia de órgãos vegetativos(raiz-colo e caule) de
plântulas e foliólulos e pecíolos adultos de
Enterolobium gummiferum (Mart.) J.F. Macbr.
(Fabaceae)**

RESUMO

Enterolobium gummiferum é uma espécie arbórea típica do Cerrado, utilizada na construção civil e na medicina popular. Este trabalho teve como objetivo caracterizar a anatomia de plântulas (raiz, colo e caule) e de folhas adultas da espécie. As amostras foram seccionadas em micrótomo de mesa ou incluídas em parafina e posteriormente seccionadas em micrótomo rotativo. Os cortes receberam coloração dupla, e preparações paradermicas foram coradas com safranina a 1%. Os resultados foram registrados por meio de fotomicroscópio equipado com sistema de captura de imagens. As plântulas apresentam raiz e colo revestidos por epiderme unisseriada e córtex parenquimático. Na raiz, a endoderme possui estrias de Caspary bem definidas, o periciclo é unisseriado e o xilema primário é poliarco, com nove polos, enquanto a região central é ocupada por medula parenquimática. O colo caracteriza-se como uma região de transição entre raiz e caule, apresentando vascularização secundária sinuosa e tecidos como endoderme e periciclo ainda conspícuos. No caule, a região distal apresenta cerca de 10 camadas de parênquima cortical, enquanto a região proximal possui aproximadamente 20 camadas de colênquima angular. Ductos secretores de origem procambial e cambial ocorrem associados ao metaxilema da raiz e do caule. As folhas adultas são hipoestomáticas, com estômatos paracíticos e epiderme unisseriada composta por células buladas na face adaxial. O mesofilo é dorsiventral gradativo, com cerca de cinco camadas de parênquima paliádico compacto. A nervura mediana é biconvexa e apresenta vascularização em estágio secundário de crescimento. O pecíolo possui contorno pentagonal, tricomas tectores, córtex com quatro camadas hipodérmicas, sete camadas de parênquima e aproximadamente 15 camadas de fibras. Esses caracteres configuram possíveis estratégias adaptativas às condições de estresse hídrico características do Cerrado.

Palavras-chave: tamboril-do-cerrado, células buladas, mesofilo dorsiventral gradativo.

ABSTRACT

Enterolobium gummiferum is a tree species typical of the Brazilian Cerrado, used in civil construction and traditional medicine. This study aimed to characterize the anatomy of seedlings (root, root–stem transition zone, and stem) and adult leaves of this species. Samples were sectioned using a table microtome or embedded in paraffin and subsequently sectioned with a rotary microtome. The sections were double-stained, and paradermal preparations were stained with 1% safranin. The results were documented using a photomicroscope equipped with an image-capture system. The seedlings exhibit roots and root–stem transition zones covered by a uniseriate epidermis and a parenchymatic cortex. In the root, the endodermis possesses well-defined Casparian strips, the pericycle is uniseriate, and the primary xylem is polyarch, with nine poles, while the central region is occupied by a parenchymatic pith. The root-stem transition zone is characterized as a transitional region between root and stem, displaying sinuous secondary vascularization and still retaining conspicuous endodermal and pericyclic tissues. In the stem, the distal region presents approximately 10 layers of cortical parenchyma, whereas the proximal region contains about 20 layers of angular collenchyma. Secretory ducts of procambial and cambial origin occur in association with the metaxylem of both the root and stem. The adult leaves are hypostomatic, with paracytic stomata and a uniseriate epidermis composed of bullate cells on the adaxial surface. The mesophyll is gradually dorsiventral, with approximately five layers of compact palisade parenchyma. The midrib is biconvex and exhibits vascular tissue in a secondary stage of growth. The petiole has a pentagonal outline, bears non-glandular trichomes, and possesses a cortex composed of four hypodermal layers, seven layers of parenchyma, and approximately 15 layers of fibers. These characteristics represent possible adaptive strategies to the water-stress conditions characteristic of the Cerrado.

Keywords: tamboril-do-Cerrado, bullate cells, gradual dorsiventral mesophyll.

INTRODUÇÃO

Enterolobium gummiferum (Mart.) J.F. Macbr. (Fabaceae) é popularmente conhecida como timburi-do-cerrado, angico-de-minas, orelha-preta, tamboril do cerrado e vinhático-cascudo, sendo típica em áreas de mata e Cerrado *sensu lato* (Santos, 2021). A espécie é encontrada com frequência nos estados da Bahia, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, São Paulo e Tocantins (Reflora, 2025).

Enterolobium gummiferum apresenta uma copa ampla e arredondada, com 4–6 m de altura, com ramos suberosos e troncos tortuosos e com casca acinzentada, profundamente fissurada e suberosa (Santos, 2021). Possui folhas compostas bipinadas, inflorescências em panículas de capítulos, com flores brancas e frutos do tipo vagem (Santos, 2021). Sua floração ocorre nos períodos de agosto a novembro e a sua frutificação, de maio a agosto (Almeida et al., 1998). Apresenta comportamento decidual e é heliófila (Oliveira-Filho et al., 1995), seletiva, xerófita e clímax, características particulares de plantas do Cerrado (Lorenzi, 1998).

As árvores de *E. gummiferum* produzem uma madeira com alto valor comercial, usada na construção civil, com fins estruturais, possuindo alto potencial para o reflorestamento e manejo de áreas degradadas (Pilon & Durigan, 2013; Calgaro et al., 2015), sendo, assim, opção viável para produtores de florestas plantadas. A casca é utilizada no curtimento artesanal de couro e a goma exsudada pelos frutos é usada na medicina popular, no tratamento contra faringite, laringite e inflamações de pele e pulmão (Pereira, 2017).

Estudos anatômicos sobre *E. gummiferum* estão direcionados para a análise da madeira (e.g. Lima, Oliveira e Rodrigues, 2009) ou agricultura (e.g. Deutsch, Döbereiner e Tokarnia (1965)). O objetivo do presente trabalho é analisar anatomicamente a raiz-colo e o caule das plântulas e folíolos e o pecíolo adultos de *E. gummiferum*.

MATERIAL E MÉTODOS

As sementes e os folíolos e pecíolos adultos de *E. gummiferum* foram coletadas em uma propriedade rural no município de Luziânia, Goiás (16°24'38,83''S 47°57'17,44''W e 16°24'54,04''S 47°57'17,74''W). Ramos das matrizes foram herborizados e depositados no Herbário da Universidade de Brasília (UB), sob os

números JCG nº3 (UB 258009) e nº 4 (UB 258010). As sementes foram divididas em quatro réplicas com quatro sementes cada e postas para germinar em terra vegetal regadas a cada 12 horas e dispostas sob luz por 10 horas diárias.

A coleta das plântulas ocorreu no quinto, décimo, décimo quinto e vigésimo dia após a germinação, quando foram lavadas com água destilada e fotografadas. As plântulas e os folíolos e pecíolos adultos foram fixadas em formalina: ácido acético glacial: etanol 50% na proporção 1:1:18 (FAA 50; Johansen, 1940). Após 48 hora, as amostras foram armazenadas em etanol 50%.

Duas réplicas foram destinadas a cortes no micrótomo de mesa onde foram feitos cortes transversais de raiz, caule e folíolos e pecíolos adultos. As secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio (NaClO) 2% por 10 min, lavadas com água destilada por 2 min, coradas com Safranina 1% etanólica por 15 min, lavadas com etanol 50% por 5 min e coradas com azul de Astra 1% por 3 min. Os cortes foram desidratados em série etanólica (60%, 70%, 80%, 90% e 100%) por 5 min, e no gradiente de etanol:acetato de butila (3:1, 1:1, 1:3) e acetato de butila puro por 5 min. As lâminas permanentes foram lutadas com verniz vitral incolor (Paiva et al., 2006).

Duas réplicas de cada estrutura estocada em etanol 50% foram desidratadas em gradiente etanólico (60%, 70%, 80%, 90% e 100%) por 24h, diafanizadas em série de acetato de butila 3:1, 1:1, 1:3 e acetato de butila puro, por 24 h, sendo infiltradas com parafina (Johansen, 1940). No momento de emblocamento, os fragmentos folíolos e pecíolos, caules e raízes foram orientados seguindo o plano de corte transversal.

Os cortes transversais foram obtidos em micrótomo rotativo (RM 2145, Leica Microsystems, Alemanha), e aderidos à lâmina com adesivo de Haupt (Haupt, 1930) misturado com o adesivo de Bissing na proporção 1: 20 (Bissing, 1974). Os cortes foram desparafinizados em acetato de butila puro por 12 h e corados com Safranina etanólica 1% por 40 min e Azul de Astra etanólico 1% por 20 min (Johansen, 1940). As lâminas permanentes foram obtidas após desidratação das secções em série etanólica, seguida de gradiente de acetato de butila e lutagem com verniz vitral incolor (Paiva et al., 2006).

Amostras dos folíolos adultos foram submersas em uma solução ácida: ácido acético glacial: peróxido de hidrogênio na proporção 1:1 por 48 horas (Franklin, 1945), sendo posteriormente lavadas com água destilada a cada 5 min por 3 vezes e armazenadas em etanol 50%. O mesofilo foi retirado com o auxílio de um pincel e o preparado paradérmico foi corado com Safranina etanólica 1% por 10 min (Johansen, 1940). Lâminas permanentes foram confeccionadas após desidratação dos cortes em série

etanólica, seguida de gradiente de acetato de butila e lutagem com verniz vitral incolor (Paiva et al., 2006).

Os registros das imagens das secções dos órgãos e dos preparados paradérmicos foram efetuados em fotomicroscópio Leica ICC50 HD, Wetzlar, Alemanha, acoplado ao sistema de captura de imagens LAZ EZ.

RESULTADOS

Plântulas: Raiz-colo

Enterolobium gummiferum apresenta a raiz (Fig. 1D–F) e a região do colo (Fig. 1A–C) revestidos por epiderme unisseriada com células retangulares. O córtex da raiz e do colo é constituído por parênquima com espaços intercelulares reduzidos.

Na raiz, a região mais interna do córtex apresenta uma endoderme unisseriada com estrias de Caspary (Fig. 1B, C). O periciclo unisseriado circunda o cilindro vascular e apresenta divisões periclinais na região dos polos do xilema (Fig. 1E–F), contribuindo assim para a formação do anel cambial. O xilema primário se apresenta com nove arcos (Fig. 1D), com desenvolvimento exarco. Um ducto secretor está associado a cada grupo de células do metaxilema e apresenta-se revestido por tecido epitelial (Fig. 1D). O floema primário está alternado aos arcos xilemáticos. O centro da raiz é ocupado por medula parenquimática.

O colo possui características semelhantes à raiz, quanto à epiderme, parênquima cortical, endoderme, periciclo e medula. Já o cilindro vascular se apresenta em crescimento secundário nesta região, formando um anel contínuo e sinuoso, com o floema em posição externa ao xilema (Fig. 1A). Os ductos estão presentes na porção mais distal do órgão (Fig. 1C), mas não foram localizados na porção proximal (Fig. 1A–B).

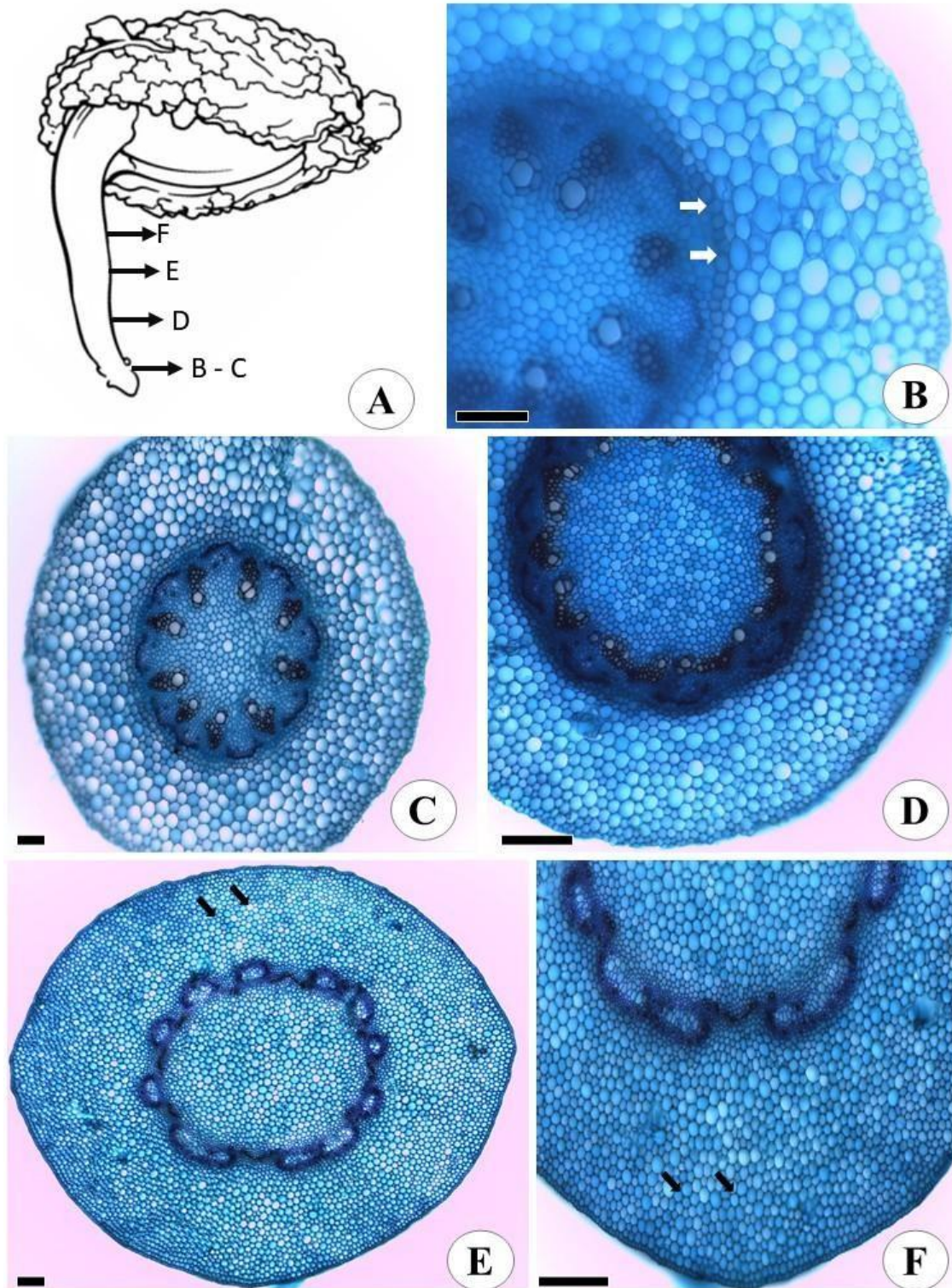


Figura 1. Anatomia da raiz de plântulas de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST; dias após a germinação: A-B, 5; C-D, 10; E, 15). A-B, Colênquima angular (setas pretas), C- D, Xilema com nove arcos e endoderme com estrias de Caspary (setas brancas). Barras = 100μm.

Plântulas: Caule (Fig. 2)

A porção caulinar aparece com 10 dias após a germinação. As secções transversais na Figura 2 ilustram o caule já em crescimento secundário em sua região distal (Fig. 2A–C) e proximal (Fig. 2D–E).

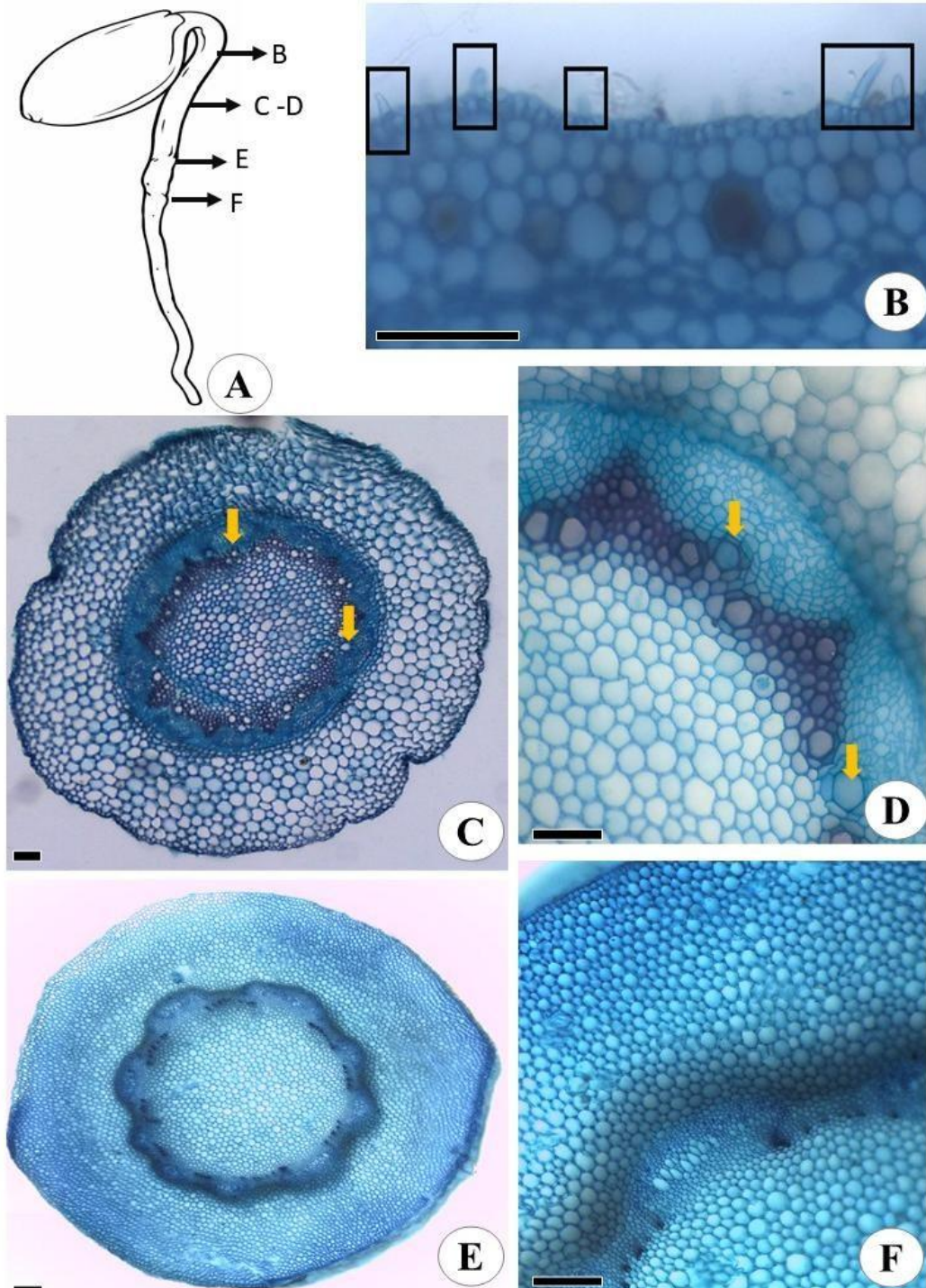


Figura 2. Anatomia do caule de plântula de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST; 10 dias após a germinação). A, Xilema primário em nove arcos. B, Surgimento do xilema primário. C -D, Xilema e floema secundário com ductos secretores. (seta amarela). E, Tricomas tectores na epiderme. Barras = 100µm.

A epiderme é unisseriada e com indumento denso, constituído por tricomas tectores (Fig. 2B), persistindo mesmo após o desenvolvimento secundário ter-se estabelecido no cilindro vascular.

Na região distal do caule (Fig. 2A–C), que é a mais jovem, o córtex possui mais de 10 camadas de parênquima, enquanto na região proximal (Fig. 2D–E), que é mais madura, o córtex é constituído por ca. 20 camadas colenquimáticas angulares. A endoderme e periciclo são facilmente notados na região distal do caule, mas são pouco conspícuos na região proximal.

O cilindro vascular apresenta-se em estágio secundário de crescimento, tendo o floema claramente mais volumoso do que o xilema. O câmbio pode ter até três camadas celulares (Fig. 2C).

Os ductos secretores aparecem na região distal com 15 dias após a germinação e pertencem ao xilema (Fig. 2B–C, setas amarelas). A medula parenquimática não apresenta ductos secretores.

Foliólulos adultos (Fig. 3)

O foliólulo adulto de *Enterolobium gummiiferum* é hipostômaticas e apresenta epiderme unisseriada, com tricomas tectores esparsos. As células epidérmicas possuem paredes anticlinais retas na face adaxial (Fig. 3D), apresentando a parede periclinal externa mais cutícula tão espessas quanto o lúmen na face adaxial e ca. 4 vezes mais espessas na abaxial (Fig. 3A–C). O mesofilo é dorsiventral gradativo (Fig. 3C), com ca. 5 camadas de parênquima paliádico, sendo a primeira camada com células 10–11 vezes mais altas que largas e ca. 5 vezes mais altas que a última camada.

A nervura mediana é biconvexa, com a parte adaxial mais suave que a abaxial. O córtex apresenta uma camada de colênquima, seguida por 1–3 camadas de parênquima adaxial e abaxial. Sua vascularização encontra-se em estágio secundário de crescimento, em formato aberto, apresentando o floema colateral ao xilema e em duas regiões condutoras, sendo a região adaxial bem menor que a abaxial. A bainha é esclerenquimática completa, com até 11 camadas de fibras de parede muito espessa.

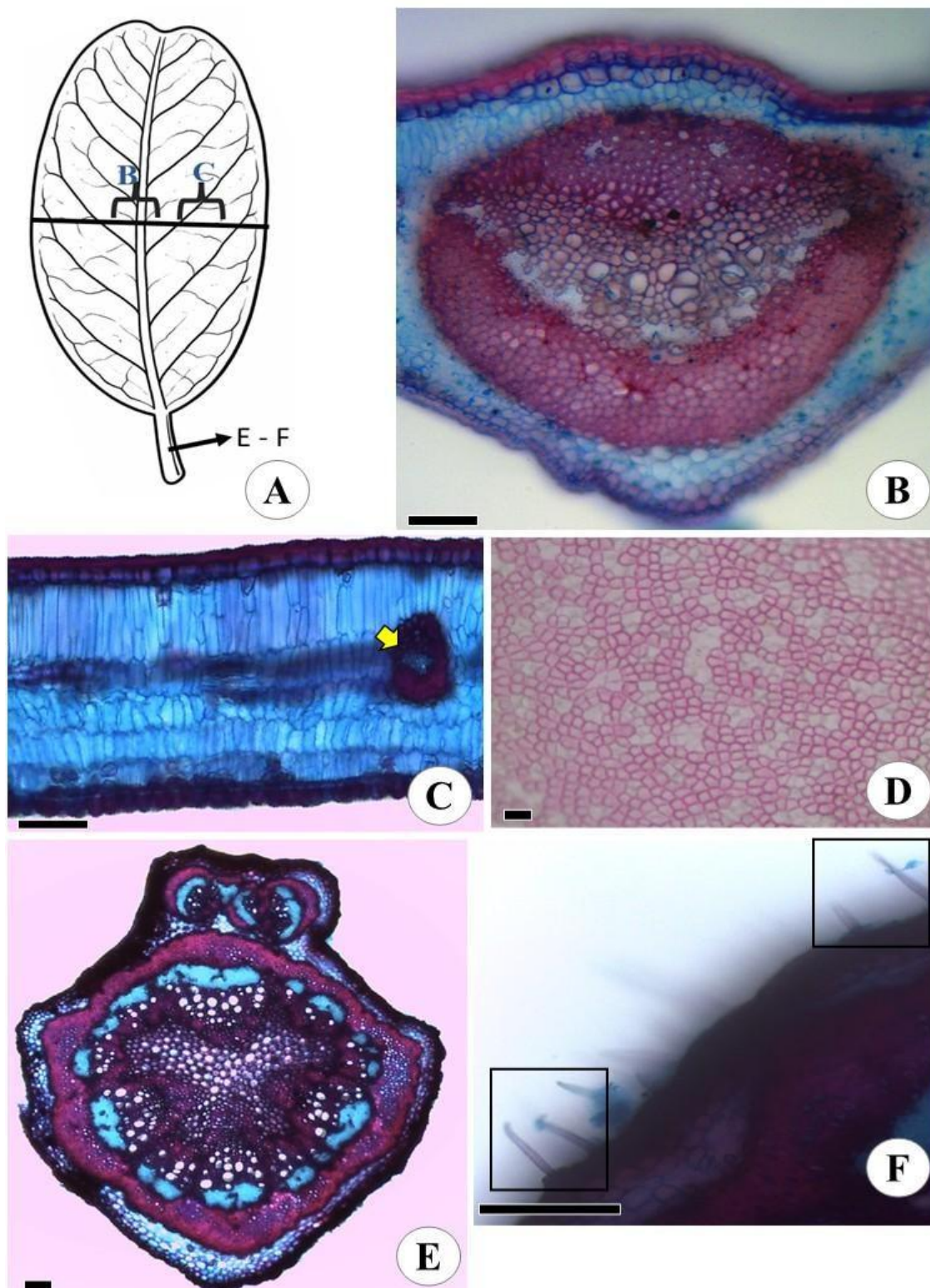


Figura 3. Anatomia da folha adulta de *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; ST). A, Anatomia do folíolo. B, Nervura mediana; C, Lâmina foliar: mesofilo dorsiventral gradativo, com células da bainha (seta amarela) no feixe vascular. D, Epiderme na face abaxial com estômatos paracítico. E, Pecíolo. F, Tricomas tectores envolta do pecíolo. Barras = 100µm.

O pecíolo é pentagonal, com a face adaxial plana e a abaxial obtusa (Fig. 3E). A epiderme apresenta indumento denso, formado por tricomas tectores (Fig. 3F). O córtex possui até 4 camadas hipodérmicas secretoras e até 7 camadas de células parenquimáticas.

O sistema vascular apresenta-se em estágio secundário de crescimento, sendo formado por um cilindro fechado e três grupos vasculares acessórios adaxiais. A bainha esclerenquimática é bem desenvolvida, com até 15 camadas de fibras de parede espessa, assim como nas fibras libriformes. A medula parenquimática é reduzida.

DISCUSSÃO

O registro inédito da anatomia da raiz, colo e caule foi obtido para plântulas de *Enterolobium gummiferum* no presente trabalho, bem como a histologia de suas folhas adultas. Poucas espécies deste gênero receberam abordagem anatômica, destacando-se *E. contortisiliquum* (Vell.) Morong, com estudos sobre suas folhas (Cunha, 2019, de Araújo et al., 2024) e anatomia da madeira (Lima, Oliveira e Rodrigues, 2009; Angélico, 2010), mas nenhum descreveu a anatomia radicular, nem do caule propriamente.

Foi obtido um importante registro de células oriundas de divisões no periciclo, na região adjacente aos polos do xilema (Fig. 1E–F, asteriscos). Trata-se do início da formação do anel cambial na raiz, que, conforme reportado na literatura (Esau, 1977; Fahn, 1990; Appezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro, 2022), origina-se a partir de regiões do periciclo que se dividem periclinalmente, estabelecendo o desenvolvimento secundário no sistema vascular.

As raízes em crescimento primário apresentam o centro ocupado pelo metaxilema em grande parte das eudicotiledôneas (Esau, 1977; Fahn, 1990). Isto não ocorre na raiz de *E. gummiferum*, que apresenta medula parenquimática (Fig. 1E–F), à semelhança de *Dipteryx alata* Vogel (dos Santos et al., 2018) e *Hymenaea martiana* Hayne (Silva, Leite e Saba, 2012), ambas também pertencentes às Fabaceae do Cerrado. Esta característica também foi reportada para *Anacardium humile* (capítulo 1), uma Anacardiaceae que também ocorre no Cerrado. É preciso analisar que fatores estão associados à presença de medula parenquimática nas raízes destas plantas, em contraposição ao que ocorre com outras eudicotiledôneas, que geralmente são protostéllicas.

Espécies de Fabaceae podem apresentar raízes triarcas, tetrarcas, pentarcas até poliarcas (Carneiro, 2022). Em *E. contortisiliquum*, as raízes são tetrarcas (Carneiro, 2022), no que diferem daquelas de *E. gummiferum*, que são poliarcas (Fig. 1E–F). Espécies de *Erythrina* L. também têm raízes poliarcas (Carneiro, 2022). Estes dados demonstram que, dentre as Fabaceae, o número de arcos do xilema primário pode distinguir espécies, mas não constituem marcadores de gêneros.

Os resultados aqui obtidos ilustram não apenas a anatomia da raiz e do caule, mas abrangem a região de transição entre ambos, que é o colo da planta. Em seis espécies de Fabaceae do Cerrado estudadas por Carneiro (2022), a região do colo apresentou sua histologia semelhante ao caule, em especial quanto à vascularização formando um cilindro central e com medula parenquimática. Já em *E. gummiferum*, o colo constitui uma região de reorganização dos tecidos vasculares, que se apresentam sinuosos, com o floema externo ao xilema de modo similar ao caule, mas tendo o periciclo e a endoderme tão conspícuos quanto a raiz, diferindo assim do caule, em que estes dois tecidos não se apresentam tão perceptíveis. Desta forma, o colo das plântulas de *E. gummiferum* define-se com estrutura efetivamente intermediária entre a raiz e o caule.

No caule de *E. gummiferum*, a região cortical praticamente dobra o número de camadas celulares da região distal e mais jovem, até a região proximal e mais madura, além de ocorrer a diferenciação do parênquima em colênquima angular. O colênquima em geral constitui camadas subepidérmicas nos caules das eudicotiledôneas e raramente ocorrem em monocotiledôneas (Esau, 1977; Fahn, 1990; Leroux, 2012; Appezzato-da-Glória e Carmello-Guerreiro, 2022).

Uma peculiaridade se destaca entre as características anatômicas observadas, que é a parede periclinal mais cutícula extremamente espessas nas folhas de *E. gummiferum*, inclusive na face abaxial, onde confere aspecto bulado à superfície foliar (Fig. 3C). Esta característica remete a uma especulação sobre um uso eventual destas plantas para a obtenção de ceras. As ceras têm muita importância econômica, tal como ocorre com a palmeira da carnaúba, *Copernicia prunifera* (Miller) H.E. Moore, que rendeu para o Brasil US\$ 88,7 milhões em exportação anual (IBGE, 2024). Folhas tão cerosas como a de *E. gummiferum* talvez possam ter uma aplicação similar. Atribui-se às ceras foliares em *C. prunifera* um papel na prevenção da perda excessiva de água por evapotranspiração, especialmente durante a estação seca e em altas temperaturas da Caatinga, onde estas plantas ocorrem (Silva et al., 2025). O mesmo se aplica às folhas de

E. gummiferum, mas no Cerrado. Nos dois biomas, há períodos de seca, com forte estresse hídrico e a espessa camada cerosa diminui as perdas de água para o ambiente.

Na dissertação de Cunha (2019) e no artigo de Araujo et al. (2024), as folhas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong são descritas como tendo mesófilo dorsiventral, o que efetivamente se constata no típico parênquima paliádico, seguido por células isodiamétricas de parênquima lacunoso. No presente estudo, *E. gummiferum* teve o mesófilo classificado como dorsiventral gradativo, à semelhança do que foi proposto para espécies de *Allagoptera* L. (Pinedo et al., 2016), em que não há um típico parênquima lacunoso, sendo o clorênquima no mesófilo constituído por células que são mais altas que largas e diminuem gradativamente sua altura na face adaxial para a abaxial (Fig. 3C). Esta característica torna o clorênquima foliar mais compacto, constituindo um caráter adaptativo às condições de estresse hídrico (Fahn, 1982; Dickson, 2000).

Assim como os folíolos de *E. contortisiliquum* (de Araujo et al., 2024) *E. gummiferum* possuem células epidérmicas papilosas na face abaxial (Fig. 3C). Epiderme papilosa é uma característica descrita por Metcalfe e Chalk (1950) em diversos gêneros da família Fabaceae.

Na nervura mediana de *E. gummiferum*, a vascularização é com xilema e floema colaterais, uma característica comum a várias espécies da família Fabaceae (Rezende, Cardoso e Vannucci, 1994; Duarte e Krentkowski, 2014; Mendes, Fortuna-Perez e Rodrigues, 2019;).

Na família Fabaceae são comumente descritos tricomas tectores e glandulares, como em Barros (2010) e Vital, Nakamura e Terra (2020).

Em Barros (2010) as espécies que fazem parte da família Fabaceae foram descritas como anfi-hipoestomáticas ou anfiestomáticas, além dos estômatos serem paracíticos. Porém no *E. gummiferum* os folíolos são hipoestomáticas (de Araujo et al., 2024) e apresentam estômatos paracíticos. Folíolos hipoestomáticas podem ser indicativos de tolerância da planta às condições de estresse hídrico. A sua presença na face abaxial sugere que a planta tende a perder menos água por evapotranspiração (Lleras, 1977) e ser menos sensível a fatores climáticos (Pinho, 2011).

Os ductos secretores são glândulas internas revestidas por um epitélio (Fahn, 1979). São particularmente comuns em famílias como Anacardiaceae, Asteraceae, Calophyllaceae e Salicaceae, e algumas Fabaceae e Malvaceae (Thadeo, Meira e Azevedo, 2014; Prado e Demarco, 2018; Garcia et al., 2020; Costa et al., 2021). A ocorrência de ductos secretores é desuniforme entre os órgãos de *E. gummiferum*, pois

estão presentes no metaxilema das raízes e caules, não tendo sido constatados no colo das plântulas, nem nas folhas.

CONCLUSÃO

O presente trabalho forneceu caracteres anatômicos de *Enterolobium gummiferum*, o que permitiu o registro das estruturas internas de plântulas (raiz, colo e caule) e foliólulo e pecíolo adulto.

Os resultados evidenciam características importantes como a organização poliarca do xilema primário radicular e a presença de medula parenquimática na raiz. O colo caracteriza-se como uma zona de reorganização tecidual, com estrutura intermediária, apresentando vascularização sinuosa similar à caulinar, porém com endoderme e periciclo, típicos da raiz. O caule tem um rápido estabelecimento do crescimento secundário e a diferenciação cortical com colênquima angular demonstrando um desenvolvimento estrutural precoce. Nos folíolos, destaca-se o mesofilo dorsiventral gradativo, hipostomáticas e tem a presença de tricomas tectores, são características que sugere uma estratégia ao estresse hídrico típico do Cerrado.

Os ductos secretores da espécie são de origem procambial e cambial, associados ao metaxilema na raiz e no caule.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, S.P., Proença, C.E.B., Sano, S.M. & Ribeiro, J.F. (1998). *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina: EMBRAPA-CPAC. 464 p.
- Angélico, T.S. (2010). Anatomia da madeira de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong em diferentes condições ambientais. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal), Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Appenzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (orgs.) (2022). *Anatomia vegetal*. 4. ed. Viçosa: Editora UFV.
- Araújo, J.L., Valadares, J. & Silva, L.C. (2024). Caracterização anatômica e histoquímica foliar de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. *Revista Brasileira de Botânica*, 47(1), 15–28.

- Araujo, L.O., Santos, R.B., Costa, A.S. & Lima, J.S. (2015). Aspectos produtivos e nutricionais do baru (*Dipteryx alata* Vogel) no Cerrado brasileiro. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 17(4), 647–653. https://doi.org/10.1590/1983-084X/14_035
- Barros, I.O. (2010). Anatomia foliar de espécies de Fabaceae de uma área de Cerrado, no estado de Pernambuco, Brasil. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Bissing, D.R. (1974). Haupt's gelatin adhesive mixed with formalin for affixing paraffin sections to slides. *Stain Technology*, 49, 116–117.
- Carvalho, L.R., Silva, E.A.A. & Davide, A.C. (2006). Classificação da viabilidade de sementes de espécies florestais nativas quanto à tolerância à dessecação e ao armazenamento. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 58(1), 123–130. <https://doi.org/10.1590/S0102-09352006000100018>
- Costa, M.F., Meira, R.M.S.A., Villagra, B.L.P. & Melo-de-Pinna, G.F.A. (2021). Secretory structures in Malvaceae: anatomical and histochemical characterization. *Journal of Plant Research*, 134, 457–473.
- Cunha, M.C. (2019). Anatomia e micromorfologia foliar de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae). Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative plant anatomy*. San Diego: Academic Press.
- Duarte, M.R. & Krentkowski, J.S. (2014). Anatomical characters of the medicinal leaf and stem of *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 50(2), 367–375.
- Esau, K. (1977). *Anatomy of seed plants*. 2. ed. New York: John Wiley & Sons.
- Fahn, A. (1979). *Secretory tissues in plants*. London: Academic Press. Fahn, A. (1982). *Plant anatomy*. 3. ed. Oxford: Pergamon Press. Fahn, A. (1990). *Plant anatomy*. 4. ed. Oxford: Pergamon Press.
- Franklin, G.L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155, 51.
- Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- Lima, R.S., Oliveira, P.L. & Rodrigues, L.R. (2009). Wood anatomy of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) occurring in two environments. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(2), 361–374. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000400005>

- Lleras, E. (1977). Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica*, 7, 473–476. <https://doi.org/10.1590/1809-43921977073473>
- Lorenzi, H. (1998). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. Vol. 2. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. (1950). *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press.
- Paiva, J.G.A., Fank-de-Carvalho, S.M., Magalhães, M.P. & Graciano-Ribeiro, D. (2006). Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*, 20(2), 257–264. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000200002>
- Pereira, B.A.S. (2017). *Árvores do bioma Cerrado: guia de campo*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Pilon, N.A.L. & Durigan, G. (2013). O que cresce onde e por que? O gradiente de vegetação no Cerrado. *Scientia Forestalis*, 41(100), 483–495.
- Rezende, M.H., Cardoso, L.A. & Vannucci, A.L. (1994). Morfologia e anatomia foliar de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Acta Botanica Brasilica*, 8(1), 19–34.
- Sano, S.M., Ribeiro, J.F. & Brito, M.A. (2004). *Baru: Dipteryx alata Vogel*. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- Silva, S.S., Leite, K.R.B. & Saba, M.D. (2012). Morfologia e anatomia de plântulas de *Hymenaea martiana* Hayne (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Revista Árvore*, 36(4), 591–601.
- Haupt AW. A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technology* 1930;5: 97–98.

APÊNDICE A

Chapter 2: Anatomy of vegetative organs of seedlings and adult leaflets and petioles of *Enterolobium gummiferum* (Mart.) J.F. Macbr. (Fabaceae)”

ABSTRACT

Enterolobium gummiferum is a tree species typical of the Cerrado, used in construction and as a medicinal plant. This study aimed to characterise the anatomy of seedlings (root, root–stem transition zone and stem) and adult leaves of the species. The samples were sectioned on a table microtome, embedded in paraffin and sectioned on a rotary microtome. The sections were double stained, and there were also paraderma preparations stained with 1% safranin. The results were recorded using a photomicroscope with an image capture system. The seedlings have roots and root–stem transition zones covered by a single-layered epidermis and parenchymatic cortex. In the root, the endoderm has Caspary stripes and the pericycle is single-layered. The primary root xylem is polyarchic, with nine arches, and the centre is occupied by parenchymatic pith. The root–stem transition zone is defined as the transition area, with sinuous secondary vascularisation and conspicuous tissues such as endoderm and pericycle. In the stem, the distal region has 10 ca of cortical parenchyma, while the proximal region has about 20 ca of angular collenchyma. Secretory ducts of procambial and cambial origin occur associated with the metaxylem in the root and stem. The adult leaves are hypostomatic, with paracytic stomata and a uniseriate epidermis with bulated cells abaxially. The mesophyll is dorsiventral gradual, with about 5 ca of compact palisade parenchyma. The median vein is biconvex, with secondary vascularisation. The median rib is biconvex, with secondary vascularisation. The petiole is pentagonal, with trichomes, cortex with 4 hypodermic cells, 7 parenchyma cells and 15 fibre cells. These characteristics represent possible adaptive strategies to water stress in the Cerrado.

Keywords: tamboril-do-Cerrado, bullate cells, gradual dorsiventral mesophyll.

INTRODUCTION

Enterolobium gummiferum (Mart.) J.F. Macbr. (Fabaceae) is popularly known as timburi-do-cerrado, angico-de-minas, orelha-preta, tamboril do cerrado, and vinhático-cascudo, and is typical of forested areas and the Cerrado sensu lato (Santos, 2021). The species is frequently found in the Brazilian states of Bahia, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Piauí, São Paulo, and Tocantins (Reflora, 2025).

Enterolobium gummiferum presents a broad and rounded crown, reaching 4–6 m in height, with corky branches and tortuous trunks bearing grayish, deeply fissured, and suberous bark (Santos, 2021). It has bipinnate compound leaves, inflorescences in panicles of capitula with white flowers, and legume-type fruits (Santos, 2021). Flowering occurs from August to November and fruiting from May to August (Almeida et al., 1998). The species is deciduous and heliophilous (Oliveira-Filho et al., 1995), selective, xerophytic, and climax, characteristics typical of Cerrado plants (Lorenzi, 1998).

Trees of *E. gummiferum* produce wood of high commercial value used in civil construction for structural purposes, and they show high potential for reforestation and the management of degraded areas (Pilon & Durigan, 2013; Calgaro et al., 2015), making them a viable option for planted forests. The bark is used in artisanal leather tanning, and the gum exuded by the fruits is employed in folk medicine for the treatment of pharyngitis, laryngitis, and skin and lung inflammations (Pereira, 2017).

Anatomical studies on *E. gummiferum* have mainly focused on wood analysis (e.g., Lima, Oliveira & Rodrigues, 2009) or agriculture (e.g., Deutsch, Döbereiner & Tokarnia, 1965). The objective of the present study is to anatomically analyze the root–stem transition zone and stem of seedlings, as well as the adult leaflet and petiole of *Enterolobium gummiferum*.

MATERIAL AND METHODS

Seeds, as well as adult leaflets and petioles of *Enterolobium gummiferum*, were collected from a rural property in the municipality of Luziânia, Goiás, Brazil (16°24'38.83''S 47°57'17.44''W and 16°24'54.04''S 47°57'17.74''W). Branches from the mother plants were herborized and deposited in the Herbarium of the University of

Brasília (UB) under the numbers JCG No. 3 (UB 258009) and No. 4 (UB 258010). Seeds were divided into four replicates with four seeds each and placed to germinate in organic soil, watered every 12 hours, and exposed to light for 10 hours daily.

Seedlings were collected on the 5th, 10th, 15th, and 20th days after germination, washed with distilled water, and photographed. Seedlings and adult leaflets and petioles were fixed in formalin: glacial acetic acid: 50% ethanol in a 1:1:18 ratio (FAA 50; Johansen, 1940). After 48 hours, the samples were stored in 50% ethanol.

Two replicates were used for freehand sectioning with a table microtome, obtaining transverse sections of roots, stems, and adult leaflets and petioles. Sections were clarified with 2% sodium hypochlorite (NaClO) for 10 min, rinsed with distilled water for 2 min, stained with 1% ethanolic safranin for 15 min, washed with 50% ethanol for 5 min, and counterstained with 1% Astra blue for 3 min. The sections were dehydrated through an ethanol series (60%, 70%, 80%, 90%, and 100%) for 5 min each, followed by an ethanol:butyl acetate gradient (3:1, 1:1, 1:3) and pure butyl acetate for 5 min. Permanent slides were mounted with colorless vitral varnish (Paiva et al., 2006).

Two additional replicates of each structure stored in 50% ethanol were dehydrated through an ethanol gradient (60–100%) for 24 h, cleared in a butyl acetate series (3:1, 1:1, 1:3) and pure butyl acetate for 24 h, and infiltrated with paraffin (Johansen, 1940). During embedding, fragments of leaflets, petioles, stems, and roots were oriented according to the transverse plane.

Transverse sections were obtained using a rotary microtome (RM 2145, Leica Microsystems, Germany) and adhered to slides with Haupt's adhesive (Haupt, 1930) mixed with Bissing's adhesive in a 1:20 ratio (Bissing, 1974).

Sections were deparaffinized in pure butyl acetate for 12 h and stained with 1% ethanolic safranin for 40 min and 1% ethanolic Astra blue for 20 min (Johansen, 1940). Permanent slides were prepared after dehydration in an ethanol series, followed by a butyl acetate gradient and mounting with colorless vitral varnish (Paiva et al., 2006).

Samples of adult leaflets were immersed in an acidic solution of glacial acetic acid and hydrogen peroxide (1:1) for 48 h (Franklin, 1945), rinsed with distilled water three times at 5-min intervals, and stored in 50% ethanol. The mesophyll was removed with a brush, and paradermal preparations were stained with 1% ethanolic safranin for 10 min (Johansen, 1940). Permanent slides were prepared following dehydration and mounting as described above.

Images of the organ sections and paradermal preparations were captured using a Leica ICC50 HD photomicroscope (Wetzlar, Germany) coupled to the LAZ EZ image capture system.

RESULT

Seedlings: Root–hypocotyl region (Fig. 1)

Enterolobium gummiferum presents both the root (Fig. 1D–F) and the hypocotyl region (Fig. 1A–C) covered by a uniseriate epidermis composed of rectangular cells. The cortex consists of parenchyma with reduced intercellular spaces.

In the root, the innermost region of the cortex shows a uniseriate endodermis with Casparian strips (Fig. 1E–F, white arrows). The uniseriate pericycle surrounds the vascular cylinder and exhibits periclinal divisions in the region of the xylem poles (Fig. 1E–F, asterisks), thus contributing to the formation of the cambial ring. The primary xylem has nine poles (Fig. 1D), with exarch protoxylem and endarch metaxylem. A secretory duct is associated with each group of metaxylem cells and is lined by epithelial tissue. The primary phloem alternates with the xylem groups. The center of the root is occupied by parenchyma.

The hypocotyl shows features similar to those of the root with respect to the epidermis, cortical parenchyma, endodermis, pericycle, and pith. However, in this region the vascular cylinder is undergoing secondary growth, forming a continuous and sinuous ring with the phloem positioned external to the xylem (Fig. 1A). Resin ducts are present in the more distal portion of the organ (Fig. 1C) but were not observed in the proximal portion (Fig. 1A–B).

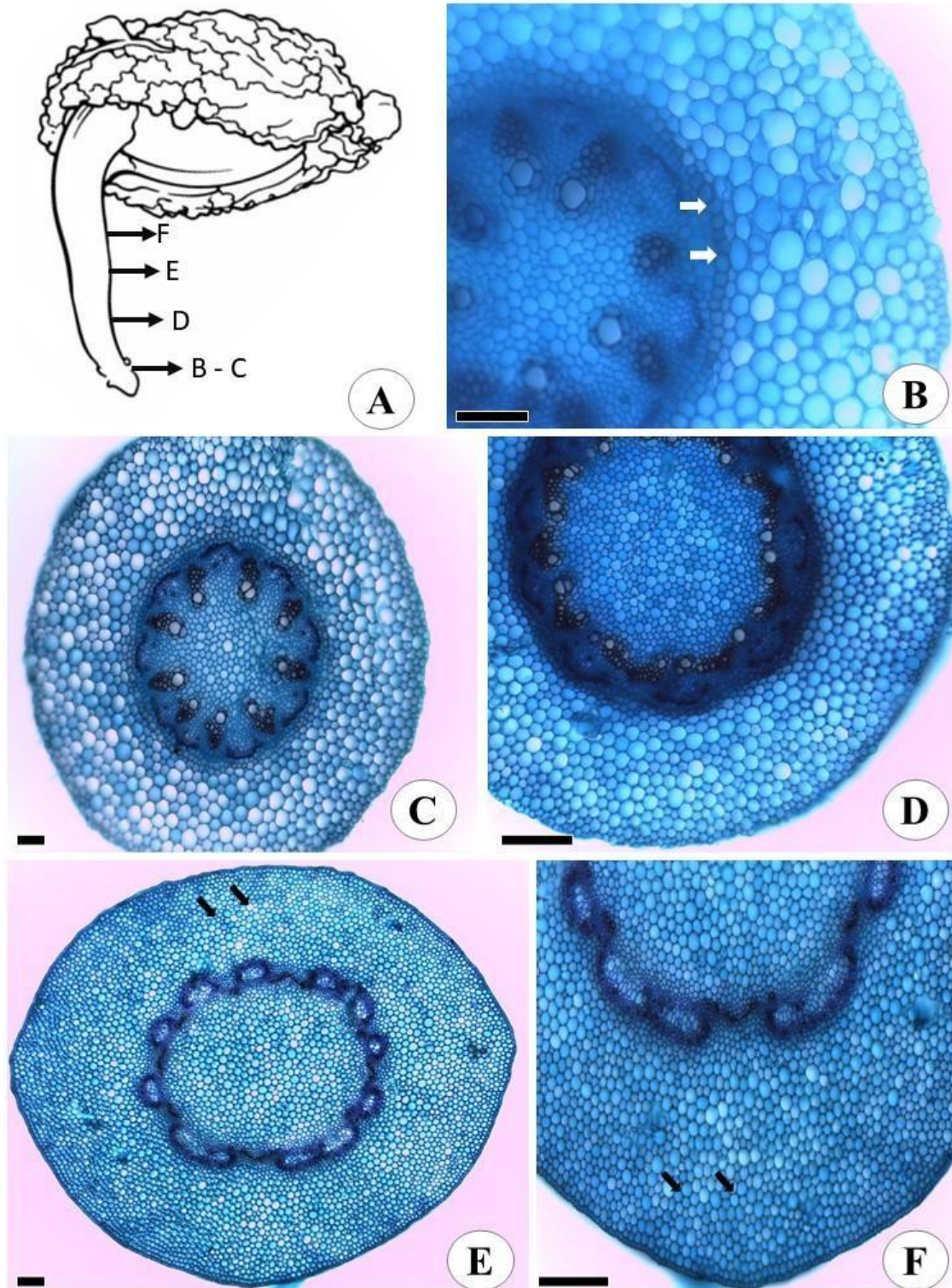


Figura 1. Root anatomy of *Enterolobium gummiferum* seedlings (Fabaceae; TS; days after germination: A–B, 5; C–D, 10; E, 15). A–B, Angular collenchyma (black arrows). C–D, Xylem with nine poles and endodermis with Casparian strips (white arrows). Bars = 100 μm.

Seedlings: Stem (Fig. 2)

The stem portion becomes evident 10 days after germination. The transverse sections in Figure 2 show the stem already undergoing secondary growth in both its distal (Fig. 2A–C) and proximal (Fig. 2D–E) regions.

The epidermis is uniseriate and bears a dense indumentum composed of non-glandular (tectate) trichomes (Fig. 2A), which persist even after secondary development has been established in the vascular cylinder.

In the distal region of the stem (Fig. 2A–C), the youngest portion, the cortex comprises more than 10 layers of parenchyma, whereas in the proximal, more mature region (Fig. 2D–E), the cortex consists of approximately 20 layers of angular collenchyma. The endodermis and pericycle are readily observed in the distal region of the stem but are less conspicuous in the proximal region.

The vascular cylinder is in a secondary growth stage, with the phloem clearly more voluminous than the xylem. The cambium may consist of up to three cell layers (Fig. 2C).

Secretory ducts appear in the distal region 15 days after germination and are associated with the xylem (Fig. 2B–C, yellow arrows). The parenchymatous pith does not contain secretory ducts.

Adult leaves (Fig. 3)

The adult leaf of *Enterolobium gummiferum* is hypostomatic and presents a uniseriate epidermis with sparse non-glandular (tectate) trichomes and bulliform cells on the abaxial surface. Epidermal cells have straight anticlinal walls on the adaxial surface (Fig. 3D). The outer periclinal wall plus cuticle is as thick as the lumen on the adaxial surface and approximately four times thicker on the abaxial surface (Fig. 3A–C). The mesophyll is gradually dorsiventral (Fig. 3C), with about five layers of palisade parenchyma; the first layer consists of cells 10–11 times taller than wide and approximately five times taller than those of the last layer.

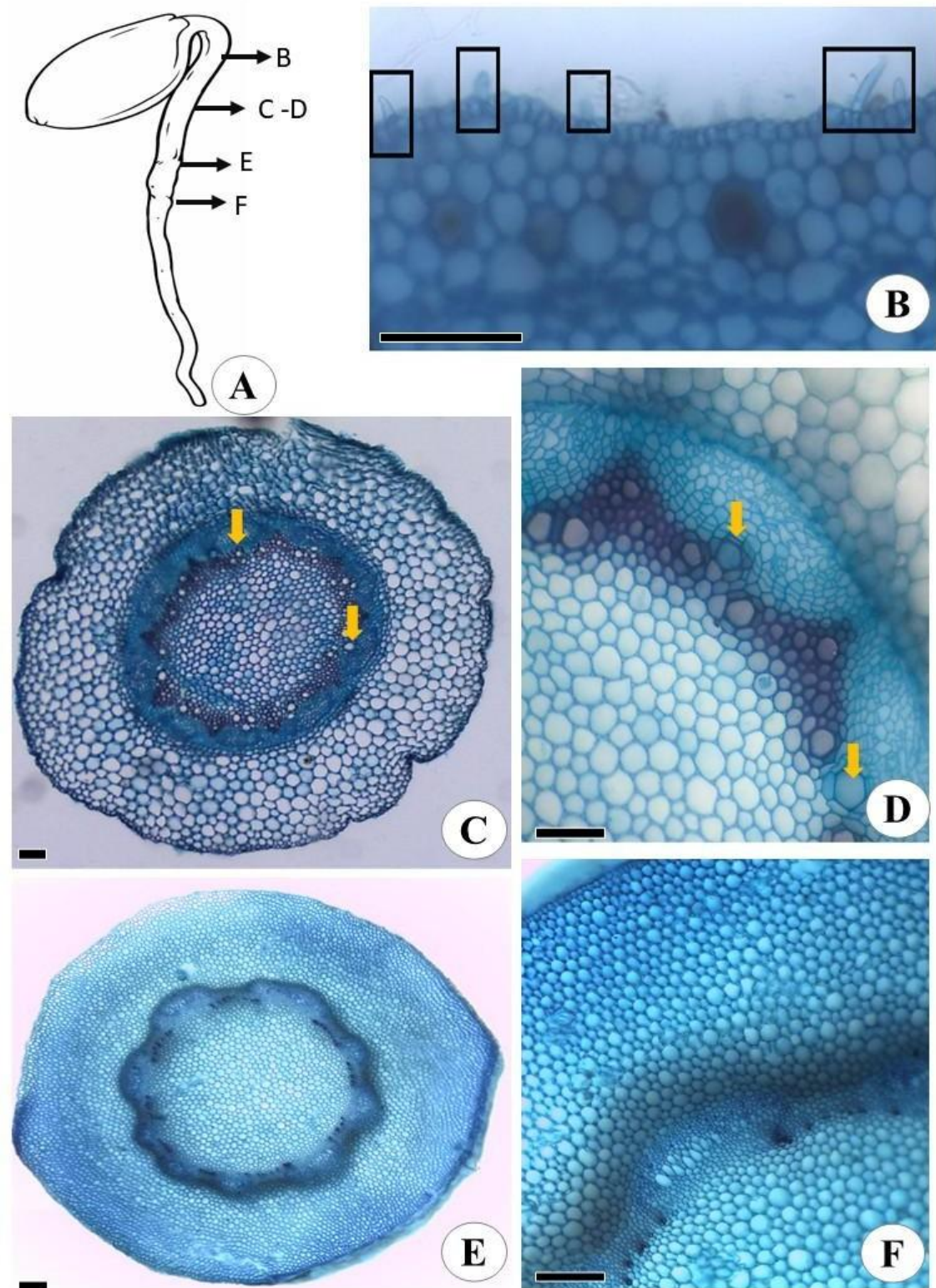


Figura 2. Stem anatomy of *Enterolobium gummiferum* seedlings (Fabaceae; TS; 10 days after germination). A, Primary xylem with nine poles. B, Emergence of primary xylem. C–D, Secondary xylem and phloem with secretory ducts (yellow arrow). E, Non-glandular trichomes in the epidermis. Bars = 100 μ m.

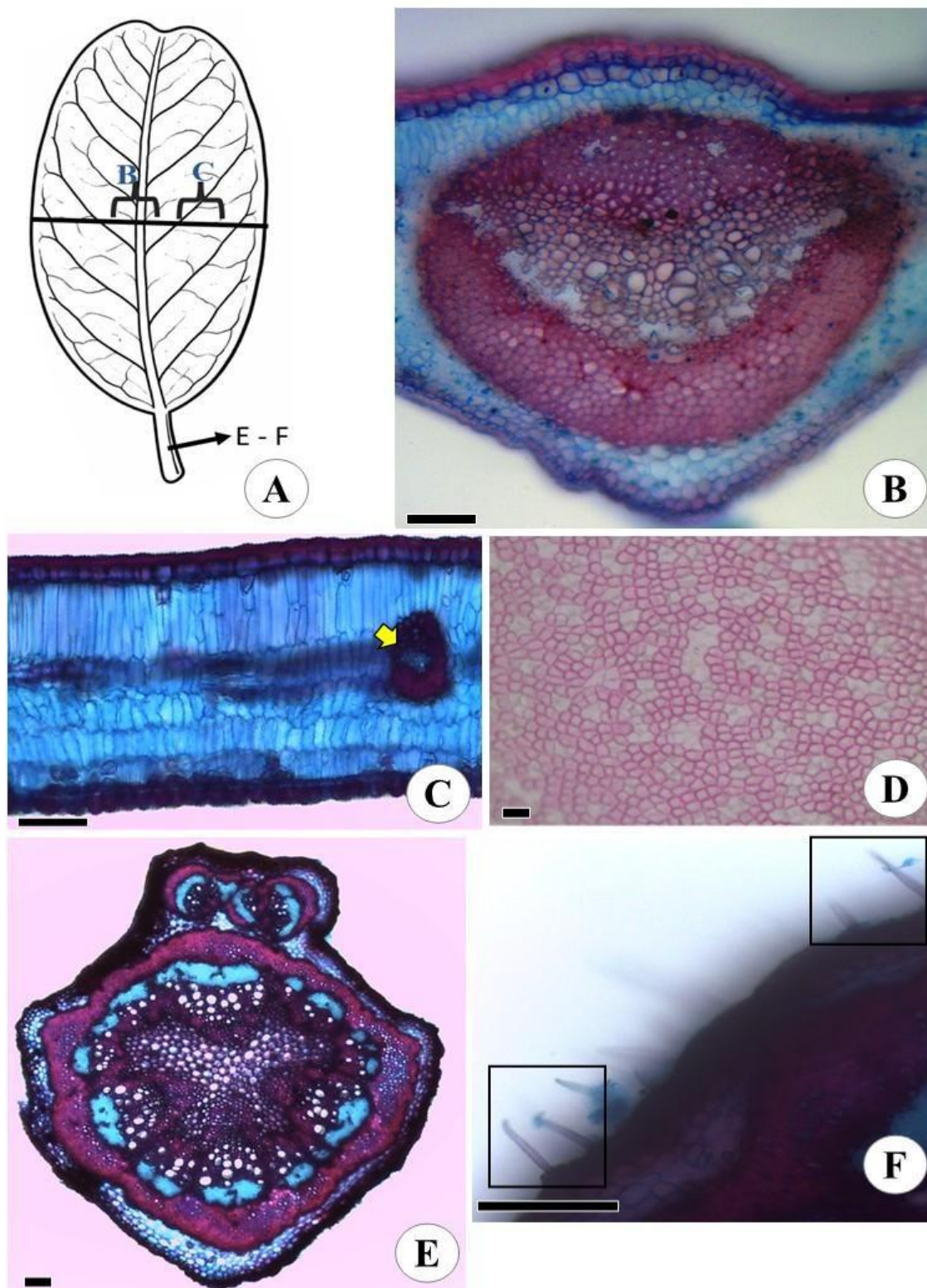


Figure 3. Figure 3. Anatomy of the adult leaf of *Enterolobium gummiferum* (Fabaceae; TS). A, Leaflet anatomy. B, Midrib. C, Leaf blade: gradually dorsiventral mesophyll, with bundle sheath cells (yellow arrow) in the vascular bundle. D, Abaxial epidermis with paracytic stomata. E, Petiole. F, Non-glandular trichomes surrounding the petiole. Bars = 100 μ m.

The midrib is biconvex, with the adaxial side smoother than the abaxial. The cortex comprises one layer of collenchyma followed by 1–3 layers of parenchyma on both the adaxial and abaxial sides. Vascularization is in a secondary growth stage and open in configuration, with phloem collateral to the xylem and arranged in two conductive regions, the adaxial one being much smaller than the abaxial. The bundle sheath is completely sclerenchymatic, with up to 11 layers of very thick-walled fibers.

The petiole is pentagonal, with a flat adaxial surface and an obtuse abaxial surface (Fig. 3E). The epidermis bears a dense indumentum composed of non-glandular trichomes (Fig. 3F). The cortex has up to four secretory hypodermal layers and up to seven layers of parenchyma cells. The vascular system is in a secondary growth stage, forming a closed cylinder and three accessory adaxial vascular bundles. The sclerenchymatic sheath is well developed, with up to 15 layers of thick-walled fibers, as in libriform fibers. The parenchymatous pith is reduced.

DISCUSSION

The present study provides the first record of the anatomy of the root, hypocotyl, and stem in seedlings of *Enterolobium gummiferum*, as well as the histology of its adult leaves. Few species of this genus have received detailed anatomical treatment, with *E. contortisiliquum* (Vell.) Morong being the most studied, particularly with regard to leaf anatomy (Cunha, 2019; de Araújo et al., 2024) and wood anatomy (Lima, Oliveira & Rodrigues, 2009; Angélico, 2010). However, no previous studies have described root or stem anatomy for the genus.

An important record obtained here concerns cells derived from pericycle divisions adjacent to the xylem poles (Fig. 1E–F, asterisks). These divisions represent the onset of cambial ring formation in the root. As reported in the literature (Esau, 1977; Fahn, 1990; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2022), the cambium originates from regions of the pericycle that undergo periclinal divisions, thereby establishing secondary growth in the vascular system.

In most eudicotyledons, roots in primary growth have a center occupied by metaxylem (Esau, 1977; Fahn, 1990). This pattern is not observed in *E. gummiferum*, whose root shows a parenchymatous pith (Fig. 1E–F), similar to *Dipteryx alata* Vogel

(dos Santos et al., 2018) and *Hymenaea martiana* Hayne (Silva, Leite & Saba, 2012), both Fabaceae species from the Cerrado. This feature has also been reported for *Anacardium humile* (chapter 1), an Anacardiaceae species occurring in the same biome. Further investigation is needed to determine which factors are associated with the presence of a parenchymatous pith in the roots of these plants, in contrast to the protostelic condition typical of most eudicotyledons.

Species of Fabaceae may present triarch, tetrarch, pentarch, or even polyarch roots (Carneiro, 2022). In *E. contortisiliquum*, roots are tetrarch (Carneiro, 2022), differing from those of *E. gummiferum*, which are polyarch (Fig. 1E–F). Species of *Erythrina* L. also possess polyarch roots (Carneiro, 2022). These data indicate that, within Fabaceae, the number of primary xylem poles may distinguish species but does not constitute a reliable generic marker.

The results obtained here illustrate not only root and stem anatomy but also the transition region between them, namely the hypocotyl. In six Cerrado Fabaceae species studied by Carneiro (2022), the hypocotyl region showed histology similar to that of the stem, particularly regarding vascularization forming a central cylinder with a parenchymatous pith. In *E. gummiferum*, however, the hypocotyl constitutes a zone of vascular tissue reorganization, with sinuous vascular strands and phloem external to the xylem, similar to the stem, yet with a pericycle and endodermis as conspicuous as in the root. This differs from the stem, in which these two tissues are less evident. Thus, the hypocotyl of *E. gummiferum* seedlings can be defined as an effectively intermediate structure between root and stem.

In the stem of *E. gummiferum*, the cortical region nearly doubles its number of cell layers from the distal, younger region (Fig. 2A–C) to the proximal, more mature region (Fig. 2D–E), accompanied by the differentiation of parenchyma into angular collenchyma. Collenchyma typically forms subepidermal layers in eudicot stems and rarely occurs in monocotyledons (Esau, 1977; Fahn, 1990; Leroux, 2012; Appezzato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2022).

A notable anatomical peculiarity is the extremely thick outer periclinal wall plus cuticle in the leaves of *E. gummiferum*, including on the abaxial surface, where it gives the leaf a bullate appearance (Fig. 3C). This feature raises the possibility of potential use of this species for wax production. Waxes have considerable economic importance, as exemplified by the carnauba palm, *Copernicia prunifera* (Miller) H.E. Moore, which generated US\$ 88.7 million in annual exports for Brazil (IBGE, 2024). Leaves as waxy

as those of *E. gummiferum* might have similar applications. In *C. prunifera*, foliar waxes play a role in preventing excessive water loss through evapotranspiration, especially during the dry season and under high temperatures in the Caatinga (Silva et al., 2025). The same likely applies to *E. gummiferum* in the Cerrado. In both biomes, seasonal drought and strong water stress occur, and the thick waxy layer reduces water loss to the environment.

In the dissertation by Cunha (2019) and the article by de Araújo et al. (2024), leaves of *Enterolobium contortisiliquum* are described as having a dorsiventral mesophyll with typical palisade parenchyma followed by isodiametric spongy parenchyma cells. In the present study, the mesophyll of *E. gummiferum* is classified as gradually dorsiventral, similar to that proposed for species of *Allagoptera* L. (Pinedo et al., 2016), in which there is no typical spongy parenchyma; instead, the chlorenchyma consists of cells taller than wide that gradually decrease in height from the adaxial to the abaxial surface (Fig. 3C). This feature results in a more compact mesophyll and constitutes an adaptive trait to water-stress conditions (Fahn, 1982; Dickson, 2000).

As in the leaves of *E. contortisiliquum* (de Araújo et al., 2024), *E. gummiferum* exhibits papillose epidermal cells on the abaxial surface (Fig. 3C). A papillose epidermis has been described by Metcalfe and Chalk (1950) in several genera of Fabaceae.

In the midrib of *E. gummiferum*, vascularization consists of collateral xylem and phloem, a feature common to many Fabaceae species (Rezende, Cardoso & Vannucci, 1994; Duarte & Krentkowski, 2014; Mendes, Fortuna-Perez & Rodrigues, 2019).

In Fabaceae, both non-glandular and glandular trichomes are commonly reported (Vital, Nakamura & Terra, 2020; Barros, 2010). Barros (2010) described Fabaceae leaves as amphihypostomatic or amphistomatic, with paracytic stomata. However, in *E. gummiferum*, leaves are hypostomatic (de Araújo et al., 2024) and possess paracytic stomata. Hypostomatic leaves may indicate tolerance to water-stress conditions; their presence on the abaxial surface suggests reduced water loss by evapotranspiration (Lleras, 1977) and lower sensitivity to climatic factors (Pinho, 2011).

Secretory ducts are internal glands lined by an epithelium (Fahn, 1979). They are particularly common in families such as Anacardiaceae, Asteraceae, Calophyllaceae, and Salicaceae, as well as in some Fabaceae and Malvaceae (Thadeo, Meira & Azevedo, 2014; Prado & Demarco, 2018; Garcia et al., 2020; Costa et al., 2021). In *E. gummiferum*, secretory ducts show uneven distribution among organs: they occur in the metaxylem of roots and stems but were not observed in the hypocotyl or leaves. These ducts differ from

those of *Anacardium humile* (Anacardiaceae; chapter 1), in which they are phloematic rather than xylematic, although in both species they originate from the procambium and vascular cambium.

CONCLUSION

The present study provides anatomical characters for *Enterolobium gummiferum*, enabling the documentation of internal structures of seedlings (root, hypocotyl, and stem) and adult leaves.

The results highlight important features such as the polyarch organization of the primary root xylem and the presence of a parenchymatous pith in the root. The hypocotyl is characterized as a zone of tissue reorganization with an intermediate structure, displaying sinuous vascularization similar to that of the stem but with an endodermis and pericycle typical of the root. The stem shows rapid establishment of secondary growth and cortical differentiation into angular collenchyma, indicating early structural development. In the leaves, the gradually dorsiventral mesophyll, hypostomatic condition, and presence of non-glandular trichomes suggest adaptive strategies to the water stress typical of the Cerrado.

The secretory ducts of the species are of procambial and cambial origin and are associated with the metaxylem in both root and stem.

REFERENCES

- Almeida, S.P., Proença, C.E.B., Sano, S.M. & Ribeiro, J.F. (1998). *Cerrado: espécies vegetais úteis*. Planaltina: EMBRAPA-CPAC. 464 p.
- Angélico, T.S. (2010). Anatomia da madeira de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong em diferentes condições ambientais. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal), Universidade Federal de Lavras, Lavras.
- Appenzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (orgs.) (2022). *Anatomia vegetal*. 4. ed. Viçosa: Editora UFV.

- Araújo, J.L., Valadares, J. & Silva, L.C. (2024). Caracterização anatômica e histoquímica foliar de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong. *Revista Brasileira de Botânica*, 47(1), 15–28.
- Araujo, L.O., Santos, R.B., Costa, A.S. & Lima, J.S. (2015). Aspectos produtivos e nutricionais do baru (*Dipteryx alata* Vogel) no Cerrado brasileiro. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 17(4), 647–653. https://doi.org/10.1590/1983-084X/14_035
- Barros, I.O. (2010). Anatomia foliar de espécies de Fabaceae de uma área de Cerrado, no estado de Pernambuco, Brasil. Dissertação (Mestrado em Botânica), Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.
- Bissing, D.R. (1974). Haupt's gelatin adhesive mixed with formalin for affixing paraffin sections to slides. *Stain Technology*, 49, 116–117.
- Carvalho, L.R., Silva, E.A.A. & Davide, A.C. (2006). Classificação da viabilidade de sementes de espécies florestais nativas quanto à tolerância à dessecação e ao armazenamento. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 58(1), 123–130. <https://doi.org/10.1590/S0102-09352006000100018>
- Costa, M.F., Meira, R.M.S.A., Villagra, B.L.P. & Melo-de-Pinna, G.F.A. (2021). Secretory structures in Malvaceae: anatomical and histochemical characterization. *Journal of Plant Research*, 134, 457–473.
- Cunha, M.C. (2019). Anatomia e micromorfologia foliar de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae). Trabalho de Conclusão de Curso, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão.
- Dickison, W.C. (2000). *Integrative plant anatomy*. San Diego: Academic Press.
- Duarte, M.R. & Krentkowski, J.S. (2014). Anatomical characters of the medicinal leaf and stem of *Gymnocladus dioica* (L.) K. Koch. *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 50(2), 367–375.
- Esau, K. (1977). *Anatomy of seed plants*. 2. ed. New York: John Wiley & Sons.
- Fahn, A. (1979). *Secretory tissues in plants*. London: Academic Press. Fahn, A. (1982). *Plant anatomy*. 3. ed. Oxford: Pergamon Press. Fahn, A. (1990). *Plant anatomy*. 4. ed. Oxford: Pergamon Press.
- Franklin, G.L. (1945). Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, 155, 51.
- Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- Lima, R.S., Oliveira, P.L. & Rodrigues, L.R. (2009). Wood anatomy of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) occurring in two

- environments. *Revista Brasileira de Botânica*, 32(2), 361–374. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000400005>
- Lleras, E. (1977). Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. *Acta Amazonica*, 7, 473–476. <https://doi.org/10.1590/1809-43921977073473>
- Lorenzi, H. (1998). *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. Vol. 2. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (1950). *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press.
- Paiva, J.G.A., Fank-de-Carvalho, S.M., Magalhães, M.P. & Graciano-Ribeiro, D. (2006). Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*, 20(2), 257–264. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000200002>
- Pereira, B.A.S. (2017). *Árvores do bioma Cerrado: guia de campo*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Pilon, N.A.L. & Durigan, G. (2013). O que cresce onde e por que? O gradiente de vegetação no Cerrado. *Scientia Forestalis*, 41(100), 483–495.
- Rezende, M.H., Cardoso, L.A. & Vannucci, A.L. (1994). Morfologia e anatomia foliar de *Bauhinia curvula* Benth. (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Acta Botanica Brasilica*, 8(1), 19–34.
- Sano, S.M., Ribeiro, J.F. & Brito, M.A. (2004). *Baru: Dipteryx alata Vogel*. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- Silva, S.S., Leite, K.R.B. & Saba, M.D. (2012). Morfologia e anatomia de plântulas de *Hymenaea martiana* Hayne (Leguminosae–Caesalpinioideae). *Revista Árvore*, 36(4), 591–601.
- Haupt AW. A gelatin fixative for paraffin sections. *Stain Technology* 1930;5: 97–98.