



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Morfologia e função ecológica de lenticelas em espécies arbóreas da Caatinga

MAYARA LUÍZA ALVES PEREIRA

Natal – RN

2021

MAYARA LUÍZA ALVES PEREIRA

Morfologia e função ecológica de lenticelas em espécies arbóreas da Caatinga

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte como parte do requerimento para obtenção do título de Mestra em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade

Co-orientador: Prof. Dr. Leonardo de Melo Versieux

Natal, RN

2021

Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN

Sistema de Bibliotecas - SISBI

Catálogo de Publicação na Fonte. UFRN - Biblioteca Setorial Prof. Leopoldo Nelson - Centro de Biociências - CB

Pereira, Mayara Luíza Alves.

Morfologia e função ecológica de lenticelas em espécies arbóreas da Caatinga / Mayara Luíza Alves Pereira. - 2021. 79 f.: il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Programa de Pós-graduação em Ecologia. Natal/RN, 2021.

Orientadora: Profa. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade.

Coorientador: Prof. Dr. Leonardo de Melo Versieux.

1. Anatomia do caule - Dissertação. 2. Camada de oclusão - Dissertação. 3. Mudanças sazonais - Dissertação. 4. Anatomia funcional de lenticelas - Dissertação. 5. Crescimento secundário - Dissertação. 6. Anatomia da casca - Dissertação. I. Ganade, Gislene Maria da Silva. II. Versieux, Leonardo de Melo. III. Universidade Federal do Rio Grande do Norte. IV. Título.

RN/UF/BSCB

CDU 581.4

MAYARA LUÍZA ALVES PEREIRA

**MORFOLOGIA E FUNÇÃO ECOLÓGICA DE LENTICELAS EM
ESPÉCIES ARBÓREAS DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte como parte do requerimento para obtenção do título de Mestra em Ecologia.

Defendida em 31 de Agosto de 2021

Dra. Clarissa Gouveia Fontes
Examinadora Interna – UFRN

Dra. Juliana Espada Lichston
Examinadora Interna – UFRN

Dr. Felipe Pereira Marinho
Examinador Externo – SEMARH

Dra. Gislene Ganade
Presidente da Banca

Natal, RN

2021

Agradecimentos

O mestrado pode ser resumido em uma palavra: intenso. São emoções intensas, trabalhos intensos, amizades intensas e aprendizados intensos, tudo pra ser vivido em um curto espaço de tempo de 2 anos, no meu caso, dois anos e meio. Durante esse período muita coisa deu errado, muita coisa deu certo e muita coisa teve que ser adiada para um futuro próximo. Ao longo dessa jornada, diversas pessoas passaram e contribuíram de alguma maneira com esse trabalho: seja com conhecimento, tempo, companherismo, afeto... Agradecer é sempre a melhor parte, e talvez a mais fácil de todo esse processo. É gratificante estar chegando ao fim de mais um ciclo e ter tido a oportunidade de cruzar a vida de tantas pessoas que deixaram uma contribuição bem maior, que nem sempre se resume somente a um trabalho escrito, mas que fizeram toda diferença pra que tudo acontecesse. Para essas pessoas, deixo meus agradecimentos a seguir.

A princípio, gostaria de agradecer a todos os professores que fizeram parte da minha jornada até aqui, em especial aos meus orientadores Gislene Ganade e Leonardo Versieux. Gis, obrigada pelas trocas, dedicação, alegria e por ser essa pessoa e cientista maravilhosa, todos os seus ensinamentos contribuíram para que eu me tornasse uma pesquisadora melhor. Essa jornada ao seu lado tem sido emocionante e incrível e sou muito agradecida por estarmos juntas nessa. Léo, a você sou extremamente grata por muita coisa ao longo desses quatro anos de orientação (graduação + mestrado). Obrigada por todas as oportunidades, pelo conhecimento, por sempre acreditar que eu posso chegar “lá” (seja lá onde lá vai ser no fim das contas) e me incentivar a ir mais longe do que “lá”, pelo bom humor, por ser essa pessoa e pesquisador simplesmente top e ter contribuído tanto nesse meu treinamento para me tornar uma pesquisadora de futuro (expressão muito nordestina). Todas as lições e aprendizados foram extremamente válidas e tiveram seu efeito no decorrer dessa estrada que com certeza é mais longa que a BR-101, e ainda tem muito chão pela frente.

À minha família que sempre esteve presente e nunca deixou faltar o mais importante: amor. Sou indescritivelmente grata aos meus pais, Amauri e Cida, por todo amor, cuidado, por terem me dado asas e fazerem de tudo para que eu pudesse voar pra onde eu quisesse, por sempre me encorajarem a seguir o caminho do meu interesse e por me ensinarem a ser forte e corajosa, nunca deixar de acreditar em mim e que levar a vida com gentileza e alegria nos faz chegar a lugares fantásticos. Aos meus irmãos, Wiara e Tonny, obrigada por sempre estarem presentes e vibrar com as pequenas e grandes conquistas, por aliviar os momentos de ansiedade com bom humor, por todo amor, discussões sobre coisas aleatórias que acabam em muita risada e por me ensinarem tanto sobre muita coisa.

Aos meus amigos, alguns em especial, agradeço por todo suporte, companherismo e afeto. A Brayan eu poderia simplesmente dizer obrigada por ser a pessoa que é, todos deveriam ter a sorte de ter um Brayan na vida e ainda bem que eu já tenho o meu. Meu amigo, muito obrigada por ter esse coração

do tamanho do mundo inteiro e ter feito tanto por mim no quase um ano que passei em Piracicaba. Sem você com certeza esse período teria sido bem mais triste e sem graça. Sou muito grata por todo apoio, ironia cômica e por ter contribuído nessa caminhada dividindo um pouco da sua experiência na ciência comigo. À Kyury e Aninha, minhas melhores amiga e irmãs de vida, obrigada por sempre estarem presentes, por todo cuidado, amor e por emprestarem os ouvidos para desabafos nos momentos mais turbulentos. À Iana, Lara, Yolanda, Saulo, Felipe, Alex, Paulo e Vagner, certamente os maiores e melhores presentes do mestrado, sou muito grata por ter dividido essa etapa com vocês. Muito obrigada por me tranquilizarem nos momentos de surto, por caminharem junto e por tornarem esse árduo mestrado, cheio de surpresas (o COVID que o diga), muito mais suportável e até digno de boas risadas. Não posso esquecer de agradecer aos meus amigos e companheiros de laboratório, tanto do Laboratório de Ecologia da Restauração, quanto do Laboratório de Botânica e Sistemática. Vocês me inspiram todos os dias e essa aventura acadêmica se torna bem mais agradável, engraçada, regada a muito café e lanches e também muito trabalho com vocês do lado. Muito obrigada pelo trabalho em campo e no laboratório, juntos somos uma equipe e uma grande família. Saudades de abraçar cada um de vocês.

Aos meus amigos e colaboradores, meu muito obrigada pela parceria e todas as trocas de conhecimento. Em especial, gostaria de agradecer a professora Adriana Pinheiro Martinelli por me acolher sempre de braços muito abertos no CENA, me apoiando e dando o suporte e liberdade necessários para que parte dessa dissertação pudesse ser realizada. Muito obrigada também ao Centro de Energia Nuclear da Universidade de São Paulo por ser minha casa durante tantos meses e por oferecer recursos e estrutura que foram de extrema importância para conclusão dessa etapa.

À Universidade Federal do Rio Grande do Norte, instituição que foi minha segunda casa por sete anos e que me deu todo amparo intelectual e social para que eu nunca desistisse, agradeço imensamente. Sou grata também ao Programa de Pós-graduação em Ecologia por ter me acolhido durante esses “dois” longos anos. Apesar de tudo e todos que estão tentando sucatear a pesquisa e as instituições de ensino no Brasil, seremos resistência!!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 e Financiamento Procad n. 88881.068513/2014-01, juntamente com Financiamento de n. 132958/2019-8 concedido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Sumário

Resumo	8
Abstract	10
Lenticelas: 200 anos de pesquisa sobre suas ocorrências e funções	12
Resumo	12
Introdução	13
Metodologia	14
Resultados e discussão	15
1. <i>Ocorrência de lenticelas nos diferentes grupos filogenéticos de plantas superiores</i>	15
2. <i>Órgãos das plantas nos quais as lenticelas podem ser encontradas</i>	16
3. <i>Principais funções, implicações e adaptações estruturais das lenticelas</i>	17
Referências	22
Material Suplementar	28
<i>Figuras Suplementares</i>	28
<i>Tabelas Suplementares</i>	32
Morfologia e estrutura funcional de lenticelas em espécies arbóreas da Caatinga, com observações de anatomia da casca e madeira	52
Resumo	52
Introdução	53
Material e métodos	56
<i>Coleta de amostras</i>	56
<i>Morfologia do caule e lenticelas</i>	57
<i>Estudo anatômico</i>	57
<i>Filogenia</i>	57
Resultados	58
<i>Morfologia do caule e lenticelas</i>	58
<i>Aspectos anatômicos gerais</i>	61
<i>Anatomia das lenticelas</i>	64
Discussão	68
Conclusão	73
Referências	73
Material Suplementar	79
<i>Figuras Suplementares</i>	79

1 **Resumo**

2 As lenticelas são estruturas semelhantes a poros, comumente originadas na cavidade subestomática
3 através de uma atividade meristemática mais intensa do felogênio. Ao contrário das células do súber,
4 compactamente arranjadas e de paredes suberificadas, as lenticelas são constituídas de células de formato
5 arredondado e paredes delicadas, conferindo a presença de amplos espaços intercelulares, os quais estão
6 diretamente relacionados às funções conhecidas para essas estruturas. As lenticelas estão presentes em
7 uma variedade de órgãos e espécies de plantas terrestres, apresentando adaptações distintas que auxiliam o
8 estabelecimento dos indivíduos diante de mudanças nas condições ambientais experienciadas. Apesar das
9 dessas estruturas terem sido descritas há dois séculos, existem muitas lacunas de conhecimento que as
10 envolve. Essa dissertação busca esclarecer a importância das lenticelas e entender como estas estruturas
11 ocorrem em espécies de plantas de ambientes semiáridos. O primeiro capítulo tem como objetivo realizar
12 uma revisão de literatura sobre as lenticelas a fim de se entender como as diferentes abordagens e estudos
13 vêm se desenvolvendo ao longo do tempo, procurando também mapear campos específicos de
14 conhecimento que ainda precisam ser preenchidos. Especificamente, buscamos: 1) Descrever como se dá
15 a ocorrência de lenticelas nos diferentes grupos filogenéticos das plantas; 2) Descrever em quais estruturas
16 das plantas as lenticelas podem ser encontradas; e 3) Descrever as principais funções, implicações e
17 adaptações estruturais conferidas às lenticelas. Para isso, fizemos a revisão da literatura específica por
18 meio de buscas em repositórios científicos, leituras e referências cruzadas. Constatamos que as lenticelas
19 não são exclusivas de caules e raízes, ocorrendo em diversos órgãos, estando presentes em espécies de
20 monilófitas, gimnospermas e angiospermas. Além de trocas gasosas, as lenticelas desempenham outras
21 funções, como absorção de água, servindo também como pontos de transpiração. Essas estruturas podem
22 responder aos estressores ambientais, apresentando adaptações ao meio. Embora o conhecimento sobre
23 lenticelas tenha crescido ao longo dos anos, ainda há lacunas a serem preenchidas, principalmente em
24 climas áridos e semiáridos, visto que a maioria dos estudos publicados até os dias atuais tratam de espécies
25 de plantas de ambientes alagados e úmidos. No segundo capítulo, buscamos descrever a morfologia das
26 lenticelas e caule de 14 espécies lenhosas da Caatinga, de maneira a retratar possíveis padrões
27 morfológicos e separá-las em tipos funcionais. De forma específica, pretendemos: 1) Caracterizar os tipos
28 de ritidomas e padrão de ocorrência de lenticelas no caule; 2) Descrever a morfologia das lenticelas e
29 separá-las em tipos funcionais de acordo com a organização estrutural; 3) Descrever a morfologia da casca
30 e madeira em termos estruturais e funcionais. Foram coletadas amostras de indivíduos para cada espécie
31 e preparadas lâminas histológicas para descrição anatômica. Adicionalmente, as lenticelas foram
32 analisadas através de microscopia eletrônica de varredura e material fresco sob estereomicroscópio para
33 descrições da morfologia externa. Encontramos uma diferença entre as características morfológicas das

34 lenticelas, assim como da morfologia geral do caule. Também observamos dois padrões de alternância
35 estrutural e construção de camadas de oclusão nas lenticelas, o que indica ao menos duas possíveis
36 estratégias adotadas pelas espécies adaptadas às condições semiáridas, sugerindo que as lenticelas de
37 espécies vegetais podem evoluir características distintas em resposta à seca. A presença de camadas de
38 oclusão pode favorecer as espécies em florestas tropicais sazonalmente secas, reduzindo as taxas de
39 transpiração e ainda permitindo trocas gasosas na ausência de folhas em espécies decíduas nas estações
40 secas.

41 **Palavras-chave:** camada de oclusão; anatomia do caule; periderme; mudanças sazonais; anatomia
42 funcional; felogênio; crescimento secundário; anatomia da casca; anatomia da lenticela.

43 **Abstract**

44 Lenticels are pore-like structures, commonly originated in the substomatic cavity through a more
45 intense meristematic activity of the phelogen. Unlike cork cells, which are tightly arranged and have
46 suberified walls, lenticels are made up of cells with a rounded shape and delicate walls, a characteristic
47 that allows for the presence of large intercellular spaces, which are directly related to the known functions
48 of these structures. Lenticels are present in a variety of organs and species of terrestrial plants, presenting
49 distinct adaptations that help individuals to establish themselves in the face of changes in the
50 environmental conditions experienced. Although lenticels were described two centuries ago, there are
51 many gaps in knowledge involving these structures. This dissertation to clarify the importance of lenticels
52 and understand how these structures occur in plant species from semiarid environments. The first chapter
53 aims to carry out a literature review on lenticels in order to understand how different approaches and
54 studies have been developed over time, also seeking to map specific fields of knowledge that still need to
55 be filled. Specifically, we sought to: 1) Describe how lenticels occur in different phylogenetic groups of
56 plants; 2) Describe in which plant structures the lenticels can be found; and 3) Describe the main functions,
57 implications and structural adaptations given to lenticels. For this, we reviewed the specific literature
58 through searches in scientific repositories, readings and cross-references. We found that lenticels are not
59 exclusive to stems and roots, occurring in several organs, being present in species of monilophytes,
60 gymnosperms and angiosperms. In addition to gas exchange, lenticels perform other functions, such as
61 water absorption, also serving as transpiration points. These structures can respond to environmental
62 stressors, showing adaptations to the environment. Although knowledge about lenticels has grown over
63 the years, there are still gaps to be filled, especially in arid and semi-arid climates, since most studies
64 published to date deal with plant species from wet and humid environments. In the second chapter, we
65 aim to describe the morphology of the lenticels and stem of 14 woody species from the Caatinga, in order
66 to search for possible morphological patterns and separate them into functional types. Specifically, we
67 sought to: 1. Characterize the types of rhytidomas and pattern of occurrence of lenticels in the stem; 2.
68 Describe the lenticel morphology and separate them into functional types according to their structural
69 organization; 3. Describe the morphology of bark and wood in structural and functional terms. Individual
70 samples were collected for each species and histological slides were prepared for anatomical description.
71 Additionally, lenticels were analyzed using electron scanning microscopy and fresh material under
72 stereomicroscope for descriptions of external morphology. We found a difference between the
73 morphological characteristics of the lenticels, as well as the general morphology of the stem. We also
74 observed two patterns of structural changes and construction of occlusion layers in the lenticels, which
75 indicates at least two possible strategies adopted by species adapted to semi-arid conditions, suggesting

76 that the lenticels of plant species can evolve distinct characteristics in response to drought. The presence
77 of occlusion layers can favor species in seasonally dry tropical forests, reducing transpiration rates and
78 also allowing gas exchange in the absence of leaves in deciduous and semi-deciduous species in the dry
79 seasons.

80 **Key-words:** closing layer; stem anatomy; periderm; seasonal changes; functional anatomy; phellogen;
81 secondary growth; bark anatomy; lenticel anatomy.

82 **Lenticelas: 200 anos de pesquisa sobre suas ocorrências e funções**

83 Mayara A. Pereira^{1,2}, Leonardo M. Versieux¹ & Gislene Ganade²

84 ¹ Laboratório de Ecologia da Restauração, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN,
85 59072-970, Natal-RN.

86 ² Laboratório de Botânica e Sistemática, Departamento de Botânica e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte,
87 UFRN, 59072-970, Natal-RN.

88 **Resumo**

89 As lenticelas são estruturas semelhantes a poros que substituem os estômatos em regiões onde a
90 epiderme é substituída pela periderme durante o desenvolvimento secundário. Descritas desde o século
91 XIX, são comumente originadas pelo felogênio na cavidade subestomática, sendo consideradas análogas
92 aos estômatos, favorecendo trocas gasosas entre os tecidos internos e o ambiente externo nas plantas
93 lenhosas. Apesar das lenticelas serem conhecidas há 200 anos, muitas lacunas de conhecimento envolvem
94 essas estruturas, em especial com relação a sua importância fisiológica e papel funcional em plantas de
95 ambientes diversos. O objetivo desse estudo foi realizar uma revisão de literatura e mapear campos de
96 conhecimento que ainda precisam ser preenchidos. Especificamente, buscamos: 1) Descrever como se dá
97 a ocorrência de lenticelas nos diferentes grupos filogenéticos das plantas; 2) Descrever em quais órgãos
98 das plantas as lenticelas podem ser encontradas; e 3) Descrever as principais funções, implicações e
99 adaptações estruturais conferidas às lenticelas. Para isso, fizemos a revisão da literatura específica através
100 de bases de busca científica, leituras de artigos e referências cruzadas. Encontramos que as lenticelas não
101 são exclusivas dos caules e raízes, ocorrendo em diversos órgãos, estando presentes em espécies de
102 monilófitas, gimnospermas e angiospermas. Além de trocas gasosas, as lenticelas desempenham outras
103 funções, como absorção de água, servindo também como pontos de transpiração. Essas estruturas podem
104 responder as estressores ambientais, apresentando adaptações a condições específicas. Embora o
105 conhecimento sobre lenticelas tenha crescido ao longo dos anos, ainda há lacunas que precisam ser
106 preenchidas, principalmente em climas áridos e semiáridos, visto que a maioria dos estudos publicados
107 até os dias atuais tratam de espécies de plantas de ambientes úmidos ou alagados.

108 **Palavras-chave:** alternância estrutural; hipertrofia; felogênio; tecido de enchimento; trocas gasosas.

109 **Introdução**

110 As lenticelas são estruturas semelhantes a poros que substituem os estômatos durante o
111 desenvolvimento secundário em locais da planta onde a epiderme é substituída pela periderme (Müller
112 1877). Essas estruturas são originadas sob os estômatos em regiões nas quais o felogênio possui uma
113 atividade meristemática mais intensa, sendo distinguidas facilmente pelo seu arranjo de células único e
114 característico. Ao contrário das células da periderme, tabulares, justapostas e de paredes fortemente
115 suberizadas, as lenticelas são compostas de células de formato arredondado, paredes delicadas e
116 geralmente não-suberizadas, o que proporciona a presença de amplos espaços intercelulares, conectando
117 o ambiente externo com os tecidos internos da planta (Stahl 1873; Groh *et al.* 2002; Mauseth 2016). A
118 ocorrência mais antiga para estas estruturas foi registrada em fósseis de *Betula pubescens* datados em ca.
119 30 mil anos (cal BP) (Ravazzi *et al.* 2020), entretanto as lenticelas só foram primeiramente descritas por
120 pesquisadores naturalistas há cerca de 200 anos. Desde sua descoberta, muitos papéis funcionais foram
121 atribuídos a essas estruturas, alguns há muito consolidados, como a realização de trocas gasosas, o que
122 torna as lenticelas análogas aos estômatos, enquanto outros já foram refutados ou estão em discussão.

123 O surgimento das lenticelas em espécies de desenvolvimento secundário (i.e. plantas lenhosas)
124 ocorre gradativamente em regiões onde a epiderme é substituída pela periderme, a qual, por sua vez, é
125 formada pelo felogênio, meristema responsável por produzir feloderme para o interior e felema para o
126 exterior, originando externamente o súber (Evert and Eichhorn 2014). O tecido do súber assemelha-se à
127 epiderme no formato de suas células, poliédricas dispostas de maneira compacta, apresentando também
128 paredes embebidas em compostos lipídicos, no caso da periderme, a suberina. Essa configuração confere
129 diversas vantagens, como impedir a perda de água e isolamento contra patógenos, mas também dificulta
130 as trocas gasosas no caule (Mauseth 2016). Ao longo do desenvolvimento da periderme, os estômatos são
131 substituídos pelas lenticelas, que em geral apresentam uma morfologia externa lenticular (i.e., em forma
132 de lente), possibilitando o reestabelecimento de trocas gasosas em regiões onde há crescimento secundário
133 (Groh *et al.* 2002; Lenzian 2006).

134 Inicialmente, acreditava-se que as lenticelas fossem formações parciais de súber originadas no
135 parênquima interno do caule ou através da alteração de estruturas já existente (i.e. tricomas, glândulas ou
136 espinhos), sendo perdidas conforme as camadas mais externas da casca se destacavam devido a
137 impossibilidade da continuação de seu desenvolvimento (Mohl 1836; Saint-Pierre 1855). Stahl (1873),
138 por sua vez, entendia que a origem das lenticelas ocorria a partir dos estômatos em regiões de maior
139 atividade meristemática do felogênio, definição que é aceita até os dias atuais (Costerus 1875; Groh *et al.*
140 2002; Lenzian 2006). Considerando a origem a partir de um estômato ou grupo de estômatos, Stahl

141 (1873) indica que as lenticelas são visíveis como pequenas manchas na epiderme intacta, tendo seu
142 processo de formação na cavidade subestomática por meio da divisão de células parenquimáticas,
143 produzindo células arredondadas e de paredes delicadas, o tecido de enchimento das lenticelas. Em alguns
144 casos, as células que compõe o tecido de enchimento podem se assemelhar, e até serem confundidas, com
145 células do súber, entretanto irão diferir dessas pela sua forma circular, tamanho reduzido, membrana
146 incolor e arranjo frouxo, abundante em espaços intercelulares (Stahl 1873). O surgimento das lenticelas,
147 por sua vez, marca o início da expansão da periderme (Stahl 1873; Costerus 1875).

148 Apesar das lenticelas terem sido descritas há cerca de dois séculos (De Candolle 1826), existem
149 muitas lacunas de conhecimento envolvendo essas estruturas, principalmente referentes a sua importância
150 fisiológica e funções. Este trabalho tem por objetivo realizar uma revisão extensiva da literatura sobre as
151 lenticelas a fim de condensar informações adquiridas ao longo dos últimos 200 anos, com foco em como
152 as diferentes abordagens de estudos vêm se desenvolvendo. Por fim, esse trabalho pretende mapear
153 campos de conhecimento que ainda precisam ser preenchidos. A presente revisão tem como objetivos
154 específicos: 1) Descrever como se dá a ocorrência de lenticelas nos diferentes grupos filogenéticos das
155 plantas; 2) Descrever em quais órgãos das plantas as lenticelas podem ser encontradas; e 3) Descrever as
156 principais funções e implicações e adaptações estruturais conferidas às lenticelas.

157 **Metodologia**

158 Para entender como se deu a evolução das pesquisas com lenticelas ao longo do tempo nas
159 diferentes áreas botânicas, revisamos a literatura específica publicada nos últimos 200 anos através de
160 buscas em bases de dados científicas, seguida da leitura dos textos e referenciamento cruzado da
161 bibliografia citada. A compilação de literatura foi realizada através da ferramenta de busca avançada
162 utilizando a palavra “lenticel” no campo “título” das bases consideradas importantes. Após uma busca
163 teste prévia essa metodologia pareceu a mais interessante, uma vez que o uso da palavra “lenticel” na
164 busca geral retornava muitos resultados irrelevantes, dificultando o processo de filtragem de literatura
165 específica. A partir disso, a metodologia detalhada acima foi aplicada na Biodiversity Heritage Library,
166 Gallica, Google Scholar, Science Open, Science Direct, Scopus e Web of Science. Os resultados, obtidos
167 em formatação BibTex, foram importados no *software* R (R Core Team, 2021) com auxílio do pacote
168 *synthesizr* (Westgate and Grames 2020), sendo posteriormente comparados para remoção de duplicatas
169 através do pacote *litsearchr* (Grames *et al.* 2020), utilizando o campo “título” como critério de exclusão.
170 Apesar de possuir “lenticel” no título, alguns estudos não eram específicos, sendo excluídos da base final,
171 assim como algumas obras base, as quais, embora importantes, não foram encontradas para download e
172 análise.

173 A partir da literatura obtida, foi também preparada uma tabela (Tabela S1) com indicação das
174 espécies nas quais os estudos citavam a presença de lenticelas, sendo a nomenclatura botânica, quando
175 possível, atualizada de acordo com o The Plant List (2021). Taxa híbridos, com nomenclatura não
176 encontrada/ilegítima/não resolvida ou sem nomenclatura aceita também estão listados, seguidos de suas
177 respectivas referências.

178 **Resultados e discussão**

179 A busca nas bases de interesse e referências cruzadas resultou em 145 obras, das quais seis são
180 capítulos de livros e 12 são teses de doutorado, enquanto o restante são artigos científicos. Os resultados,
181 descritos em mais detalhes em seguida, são provenientes de todas as obras analisadas.

182 *1. Ocorrência de lenticelas nos diferentes grupos filogenéticos de plantas superiores*

183 A presença das lenticelas foi registrada para cerca de 137 gêneros de plantas terrestres (Fig. S1),
184 com *Philodendron* (Araceae), *Pinus* (Pinaceae) e *Prunus* (Rosaceae) sendo os mais expressivos. Apesar
185 da maioria dos gêneros estarem contidos no grupo das eudicotiledôneas, há também representantes de
186 monocotiledôneas, gimnospermas e monilófitas (Fig. 1), demonstrando que as lenticelas não são
187 exclusivas de um só grupo dentro do clado das plantas vasculares. Grande parte das espécies estudadas
188 (ca. 13.81%) são pertencentes a família Rosaceae (Fig. S2) e, concomitantemente, ordem Rosales (Fig.
189 S3), o que pode estar atrelado ao fato dessa família ter muitos taxa que contribuem com a produção de
190 frutas de interesse comercial, como *Prunus persica* e *Malus domestica*, por exemplo.

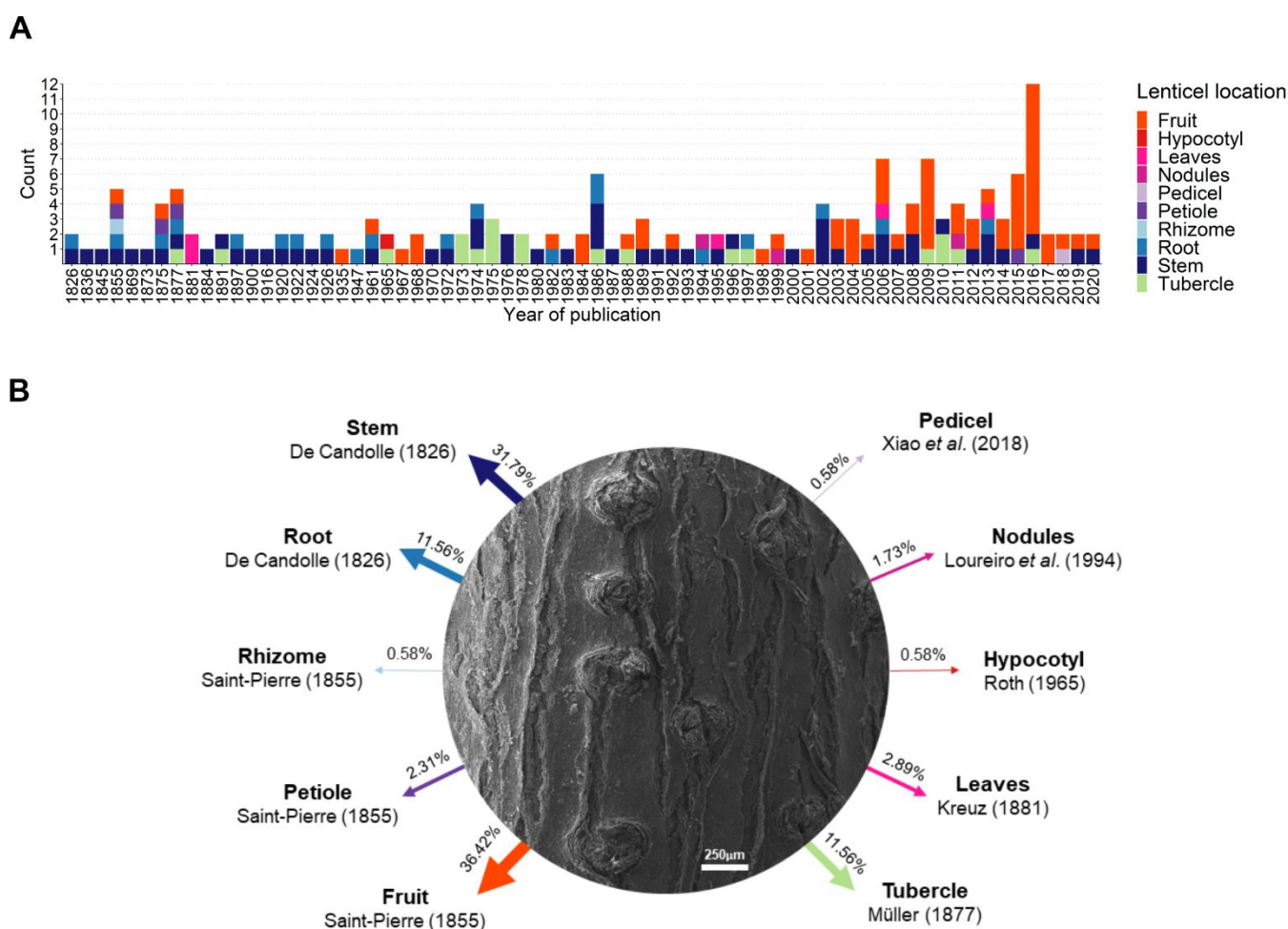
191 Do total de espécies listadas na Tabela S1, observamos que 1.6% são monilófitas, 11.8%
192 gimnospermas, 86.6% angiospermas. Dentro das angiospermas, o clado das Rosídeas (APGIV)
193 concentrou 17.7% das espécies, sendo seguido pelo grupo das Alismatales (11.5%), Fagales (8.2%),
194 Fabales (7.2%), Sapindales (7.2%) e Lamiales (4.6%) (Fig. S3). Nas monocotiledôneas, grupo conhecido
195 por reunir plantas predominantemente herbáceas, ainda assim são citadas 42 spp., estando concentradas
196 nas ordens Alismatales (Araceae com 31 spp.) e Asparagales (Asparagaceae e Xanthorrhoeaceae com seis
197 e três spp. respectivamente; Fig. S2). As gimnospermas são representadas por 35 espécies do total, estando
198 as mesmas concentradas nas ordens Pinales (Pinaceae com 30 spp.), Cupressales (Cupressaceae com
199 quatro spp.) e *Ginkgo* (Ginkgoaceae com uma spp.) (Fig. S2).

200 Inicialmente, acreditava-se que as lenticelas ocorriam somente em espécies de eudicotiledôneas
201 formadoras de periderme (De Candolle 1826, 1839; Fig. S4). Dessa forma, ainda não havia registros que
202 comprovassem a presença dessas estruturas em monilófitas, coníferas e monocotiledôneas. Durante a
203 segunda metade do século XIX, houve o primeiro registro de ocorrência de lenticelas em espécies vegetais

204 pertencentes ao grupo das gimnospermas (Stahl 1873) e monilófitas e monocotiledôneas (Costerus 1875),
 205 evidenciando que essa característica possivelmente é restrita às plantas vasculares (“pteridófitas”,
 206 gimnospermas e angiospermas; Fig. S4). Apesar disso, poucos esforços foram reunidos para mapear a
 207 presença de lenticelas em espécies de monilófitas, gimnospermas e monocotiledôneas, o que pode ter sido
 208 motivado por questões diversas, como a localização da lenticela e influências comerciais, citada
 209 anteriormente e discutida mais adiante.

210 2. Órgãos das plantas nos quais as lenticelas podem ser encontradas

211 A presença de lenticelas em diferentes órgãos das plantas tem sido objeto de estudo desde o século
 212 XIX, sendo inicialmente reportadas para caules e raízes de eudicotiledôneas (angiospermas; ver De
 213 Candolle 1826) e descrita com mais detalhes em caules lenhosos de eudicotiledôneas (ver Stahl 1873).
 214 Com o avanço dos estudos, as lenticelas foram demonstradas em outros órgãos, ou tipos especiais de
 215 caules, como tubérculos e rizomas, e ainda em frutos e pecíolos, por exemplo (Fig. 2).



216
 217 **Figura 2.** Publicações sobre ocorrência das lenticelas nos diferentes órgãos da planta ao longo de 200 anos (A) e proporções
 218 de ocorrência de lenticelas nos órgãos das plantas (B). Em (B): a espessura das setas e a porcentagem indicam a frequência de

219 citações da presença de lenticelas nos diferentes órgãos segundo a literatura analisada; as referências indicam quem
220 primeiramente citou a ocorrência de lenticelas nos respectivos órgãos. É importante ressaltar que alguns artigos analisaram
221 lenticelas em diferentes órgãos, dessa forma estes se repetem entre as categorias distintas. (n = 145 estudos. Legenda: fruit =
222 fruto; hypocotyl = hipocótilo; leaves = folhas; nodules = nódulos; pedicel = pedicelo; petiole = pecíolo; rhizome = rizoma; root
223 = raiz; stem = caule; tubercle = tubérculo. Imagem: lenticelas de *Libdibia ferrea* (Fabaceae) sob microscopia de varredura).

224 A princípio, os 145 estudos que foram triados para esse tópico tinham como maiores objetivos
225 descrever a morfologia e fisiologia das lenticelas, bem como investigar sua ocorrência no maior número
226 de espécies e órgãos vegetais possíveis. Sendo assim, grande parte das publicações retratava a ocorrência
227 de lenticelas principalmente em caules lenhosos e raízes. A partir da segunda metade do século XX,
228 entretanto, as lenticelas passaram a ser vistas como uma possível entrada para patógenos, especialmente
229 em culturas de interesse comercial, como tubérculos e frutos, o que impulsionou o desenvolvimento de
230 estudos focados em entender como isso acontecia e formas de se evitar possíveis infecções via lenticelas,
231 visto que as alterações fisiológicas causadas influenciavam principalmente o apelo estético do produto,
232 podendo até levar a deterioração, sendo economicamente prejudicial ao comércio de tais culturas. O
233 primeiro estudo com esse intuito foi feito por Bétencourt and Prunier (1965) com a intenção de descobrir
234 maneiras que pudessem ser aplicadas para impedir a contaminação de tubérculos pela bactéria *Erwinia*
235 *carotovora* (ver Adams 1975b; Walmsley-Woodward *et al.* 1975; Farrar *et al.* 2009; Makani *et al.* 2011).

236 Posteriormente, essa condição começou a ser estudada em frutos, o que levou a um crescimento
237 surpreendente de publicações retratando lenticelas nesses órgãos, somando aproximadamente 36% da
238 literatura publicada sobre essas estruturas até hoje (Fig. 2B). Esse fato pode ser atribuído ao interesse
239 comercial dos frutos, produtos vegetais economicamente importantes. O manejo pré ou pós-colheita tende
240 a favorecer a alteração das lenticelas, influenciando tanto na diminuição do apelo estético do fruto para o
241 mercado (e.g. ver Bezuidenhout *et al.* 2005; Curry *et al.* 2008; Cronje 2009; Self *et al.* 2009; W Du Plooy
242 *et al.* 2009; GW Du Plooy *et al.* 2009; Mathooko *et al.* 2011; Li *et al.* 2016; Nguyen *et al.* 2016; Prasad
243 and Sharma 2016; Prasad, Sharma, and Srivastav 2016; Prasad, Sharma, Srivastav, *et al.* 2016), quanto
244 propiciando condições que permitem a contaminação dos frutos por fungos ou bactérias através das
245 lenticelas (e.g. ver Brook 1968; Kennel and Weiler 1984; Feygenberg *et al.* 2014; Guan *et al.* 2015; Bartz
246 *et al.* 2016; Wenneker *et al.* 2017), motivando o desenvolvimento de pesquisas para reduzir esses efeitos.
247 Como já mencionado, o mesmo pode ser assumido para tubérculos.

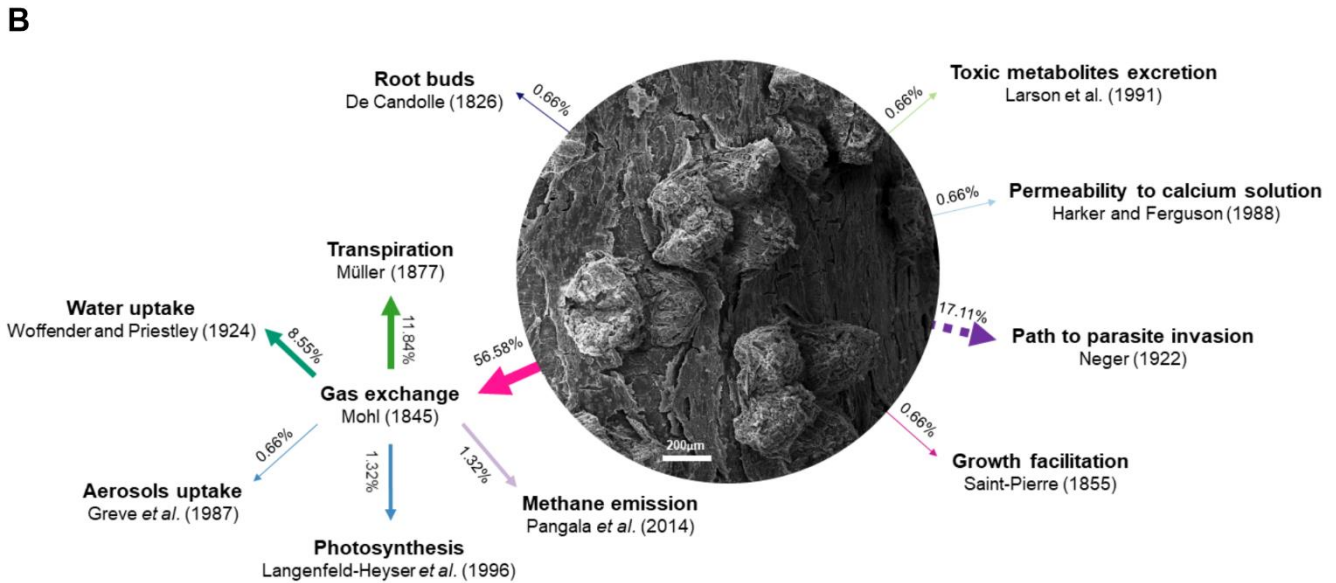
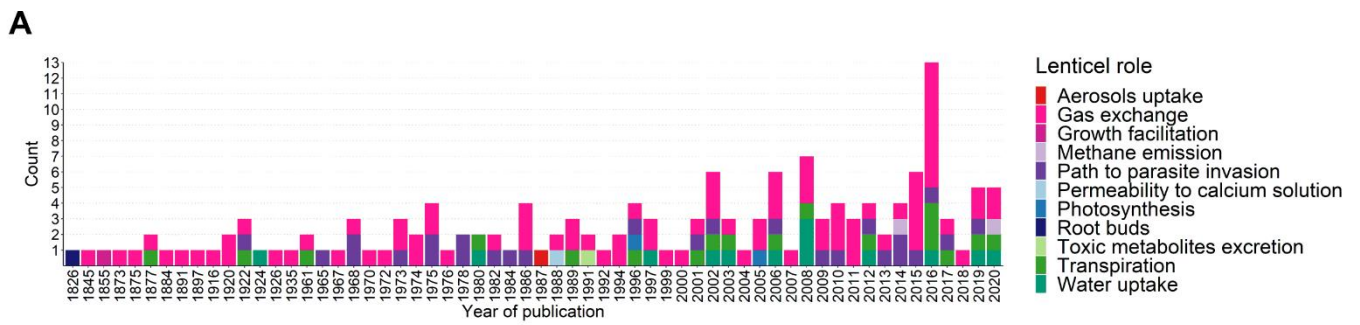
248 3. Principais funções, implicações e adaptações estruturais das lenticelas

249 A função das lenticelas é um tópico que desperta interesse dos pesquisadores desde sua descoberta
250 na primeira metade do século XIX (Fig. 3). Além das funções, as lenticelas também viabilizam
251 implicações em consequência da sua anatomia, em sua maioria atribuídas a presença de espaços

252 intercelulares. Os autores não citam explicitamente os tópicos aqui classificados como implicações como
253 sendo isso de fato, com a maior parte destacando tais efeitos como funções ou processos específicos,
254 entretanto, iremos separá-los de forma clara. Cerca de 110 trabalhos científicos que tratam funções e/ou
255 implicações das lenticelas foram compilados, excluído apenas aqueles que não foram específicos quanto
256 aos objetos de interesse (ca. 35). De início, os estudos eram mais focados na função de trocas gasosas
257 pelas lenticelas, enquanto os mais recentes discutem suas implicações e função na transpiração ou
258 absorção de água pela planta, respectivamente (Fig. 3). Apesar das trocas gasosas englobarem diferentes
259 processos, como por exemplo a transpiração e absorção de vapor de água, utilizaremos o termo “trocas
260 gasosas” quando tratarmos de trocas de oxigênio (O₂) e dióxido de carbono (CO₂), forma comumente
261 utilizada na literatura (e.g. Lenzian 2006; Rymbai *et al.* 2012; Kaveh *et al.* 2015; Mauseth 2016),
262 enquanto os demais processos serão especificados tais quais suas respectivas referências.

263 Nos primeiros trabalhos realizados, assumia-se que as lenticelas pudessem surgir por meio de
264 diferentes estruturas, ou mesmo originar outras, desempenhando uma função diferente de acordo com seu
265 estágio de desenvolvimento (Saint-Pierre 1855). Segundo Augustin Pyramus De Candolle (1826),
266 botânico que primeiramente deu nome a essas estruturas, as lenticelas seriam “botões de raízes”, ou seja,
267 regiões do caule onde raízes adventícias eram originadas (De Candolle 1826, 1839). Mohl (1836), por sua
268 vez, via as lenticelas como meras formações parciais do súber e não julgava possível que raízes adventícias
269 surgissem a partir delas. De acordo com suas observações, ao emergir, as raízes adventícias formavam
270 elevações no caule semelhantes a lenticelas, no entanto, ambas eram originadas em regiões distintas (Mohl
271 1845). Estas estruturas ainda foram cogitadas como sendo aberturas do caule cuja única função era auxiliar
272 o crescimento lateral, ou seja, as aberturas das lenticelas, visivelmente observadas no ritidoma de muitas
273 espécies, serviriam como espaço para expansão do caule em espessura (Saint-Pierre 1855). Ao confirmar-
274 se que as lenticelas surgiam sob os estômatos a partir dos experimentos de Mohl (1845), contudo, a
275 realização de trocas gasosas passou a ser o papel mais aceito, atribuído por mais da metade das publicações
276 hoje conhecidas (Fig. 3; Mohl 1845; Stahl 1873; Costerus 1875).

277



278

279 **Figura 3.** Funções atribuídas às lenticelas ao longo do tempo (A) e proporções em que cada função foi citada na literatura (B).
 280 Em (B): a espessura das setas e a porcentagem indicam a frequência de citações da respectiva função para as lenticelas segundo
 281 a literatura analisada; setas contínuas sinalizam as funções propriamente ditas, enquanto setas pontilhadas destacam implicações
 282 estruturais (i.e. em decorrência da anatomia); as referências evidenciam quem primeiramente citou a função/implicação
 283 estrutural em questão. Apesar da literatura destacar “gas exchange (trocas gasosas)” como processos que envolvem apenas
 284 trocas de oxigênio e dióxido de carbono, em (B) todos os processos citados na literatura que envolvem trocas gasosas foram
 285 agrupados, de forma a facilitar do entendimento. É importante ainda ressaltar que houveram artigos que conferiram mais de
 286 uma função para as lenticelas, dessa forma se repetem entre as categorias distintas. (n = 110 estudos; foram excluídos estudos
 287 que não mencionavam uma função para as lenticelas. Legenda: aerosols uptake = absorção de aerossóis; gas exchange = trocas
 288 gasosas; growth facilitation = facilitação de crescimento (lateral); methane emission = emissão de metano; path to parasite
 289 invasion = meio para invasão de parasitas; permeability to calcium solution = permeabilidade à solução de cálcio;
 290 photosynthesis = fotossíntese; root buds = botões de raiz; toxic metabolites excretion = excreção de metabólitos tóxicos;
 291 transpiration = transpiração; water uptake = absorção de água. Imagem: lenticelas de *Cynophalla hastata* (Capparaceae) sob
 292 microscopia de varredura).

293 Atualmente, é presumido que as lenticelas desempenhem outras funções além de trocas gasosas,
 294 apresentando, inclusive, implicações negativas atribuídas a sua estrutura. A presença de amplos espaços
 295 intercelulares demonstra que as lenticelas são mais permeáveis que a periderme circundante não só ao

296 oxigênio e dióxido de carbono, como ao vapor de água e partículas de aerossóis, podendo também servir
297 de ponto para liberação de gás metano em plantas de ambientes alagados ou influenciar nas taxas de
298 transpiração, sendo esta última uma implicação negativa dessas estruturas (Müller 1877; Neger 1922;
299 Schönherr and Ziegler 1975, 1980; Greve *et al.* 1987; Jacob *et al.* 1989; Langenfeld-Heyser *et al.* 1996;
300 Groh *et al.* 2002; Rosner and Kartusch 2003; Lenzian 2006; Pangala *et al.* 2014; Sjögersten *et al.* 2020).
301 Além disso, a permeabilidade das lenticelas também as torna potenciais entradas para parasitas, sejam eles
302 fungos ou bactérias (Brook 1968; Kennel and Weiler 1984; Huang 1986; Guan *et al.* 2015; Bartz *et al.*
303 2016; Wenneker *et al.* 2017), como já discutido anteriormente, o que também pode ser considerada uma
304 implicação negativa. Supõe-se ainda que os tecidos das lenticelas realizem fotossíntese (Langenfeld-
305 Heyser *et al.* 1996), entretanto essa hipótese não é inteiramente aceita (Manetas and Pfanz 2005).

306 A estrutura característica das lenticelas permite a ocorrência de diferentes processos importantes
307 para a sobrevivência das plantas lenhosas, assim como implicações diversas. Apesar disso, ao longo da
308 sua existência, as lenticelas desenvolveram adaptações estruturais específicas, as quais podem ser
309 desencadeadas por influências ambientais distintas. A fim de se investigar o processo de formação das
310 lenticelas e sua função, pesquisadores documentaram essas adaptações morfológicas, fisiologicamente
311 induzidas, que funcionam como uma forma de regulação, aparentemente beneficiando o indivíduo em
312 períodos considerados estressantes. Essas adaptações morfológicas são conhecidas como alternância
313 estrutural e hipertrofia.

314 A alternância estrutural é o fechamento das lenticelas por uma camada de oclusão. Essa alteração
315 aparenta surgir em resposta a estações mais quentes, como forma de diminuir as taxas de transpiração
316 pelas lenticelas (Rosner and Kartusch 2003; Kalachanis and Psaras 2007), e a sazonalidade e
317 disponibilidade de água parecem ser as principais moduladoras desse comportamento (Stahl 1873; Coutts
318 1982; Kalachanis and Psaras 2007). Dessa forma, podemos assumir que as lenticelas não funcionam
319 plenamente durante todo o ano. Em locais com estações bem definidas, a ocorrência de camadas de oclusão
320 pode ser observada em momentos de dormência (i.e., períodos que impõem restrições ao
321 desenvolvimento), devido a diminuição da atividade meristemática do câmbio da casca (Jacob *et al.* 1989;
322 Rosner and Kartusch 2003). Nessas condições, a camada de oclusão, composta por células similares às do
323 súber em estrutura e disposição (i.e., formato poliédrico, paredes espessas e suberificadas), é produzida
324 pelo felogênio da lenticela, reduzindo sua permeabilidade, mas não a impedindo (Costerus 1875;
325 Zahlbruckner 1884; Weber 1916; Jacob *et al.* 1989). Mesmo que haja uma camada de oclusão, pequenos
326 espaços intercelulares ainda estarão presentes, possibilitando trocas gasosas e permeabilidade a partículas
327 de aerossóis. A alternância estrutural foi observada em espécies que ocorrem em locais de clima
328 temperado, com desenvolvimento de camadas de oclusão no verão, se perdurando até o inverno, e

329 rompimento destas pela produção de novas células de enchimento entre a primavera e verão seguintes
330 (Rosner and Führer 2002; Kalachanis and Psaras 2007).

331 Essa adaptação já foi reportada para algumas espécies, entretanto, há outras que mantêm suas
332 lenticelas estáticas ao longo das estações, logo não apresentam alternância estrutural, como observado por
333 Kalachanis & Psaras (2007) em *Olea europaea*. Wutz (1955) descreveu três tipos de lenticelas, os quais
334 diferem entre si basicamente com relação ao grau de estratificação do tecido de enchimento. O tipo um
335 apresenta o tecido de enchimento organizado em um arranjo mais compacto, com células de paredes
336 delgadas suberizadas, podendo variar estruturalmente ao longo do ano a partir da construção de camadas
337 de oclusão compostas de células de paredes mais espessas, semelhantes às do tecido do súber. O tipo dois
338 é representado por lenticelas com tecido de enchimento frouxo, não suberizado e com amplos espaços
339 intercelulares, substituído por uma formação de células de paredes mais suberificadas e compactamente
340 arranjadas ao final da estação de crescimento. O terceiro tipo apresenta um alto grau de estratificação - o
341 desenvolvimento de camadas de oclusão e o rompimento destas pela produção de novas células de
342 enchimento é contínuo, devido a grande alternância na atividade meristemática do felogênio. O
343 rompimento da camada de oclusão pela produção de novas células de enchimento é um processo gradativo,
344 ou seja, um mesmo indivíduo pode ter lenticelas em diferentes estágios em um mesmo espaço-tempo
345 (Zahlbruckner 1884).

346 Outra adaptação e implicação estrutural positiva das lenticelas é a hipertrofia em resposta aos
347 alagamentos ou presença de umidade constante (Hook *et al.* 1970; Adams 1975b; Batzli and Dawson
348 1999), que é marcada pelo aumento da atividade do felogênio e produção de células de enchimento em
349 excesso, permitindo que haja uma maior eficiência na oxigenação dos tecidos, assim como na absorção de
350 nutrientes (Adams 1973; Kozłowski 1997; Kozłowski and Pallardy 2002). Essa adaptação já foi
351 documentada em raízes (Hahn *et al.* 1920), caules (Larson *et al.* 1991, 1993; Vinterhalter *et al.* 1992;
352 Shimamura *et al.* 2010; Le Provost *et al.* 2016), tubérculos (Adams 1973; Adams and Lapwood 1978;
353 Makani 2010; Makani *et al.* 2011) e nódulos em raízes (Batzli and Dawson 1999). Em caules lenhosos, a
354 hipertrofia das lenticelas parece ter evoluído há milhares de anos, sendo registrada em fósseis de
355 aproximadamente 30 mil anos (cal BP) de indivíduos de *Betula pubescens* que viviam em um ambiente
356 de várzea sob condições anóxicas (Ravazzi *et al.* 2020). Em tubérculos, essa adaptação tem ligação com a
357 idade, diminuindo em ocorrência conforme a maturação (Adams 1973). Coutts (1982) relaciona a
358 hipertrofia das lenticelas ao aumento da concentração de etileno (Zauberman *et al.* 1989; Lledó *et al.*
359 1995), sinalizador de estresse pelo alagamento. A síntese de etileno parece ter associação direta com a
360 temperatura, com ambientes mais quentes exibindo maiores concentrações em um menor intervalo de
361 tempo (Larson *et al.* 1991, 1993). Sendo assim, ocorrência de hipertrofia também será maior em

362 temperaturas mais elevadas, devido ao rápido aumento nos índices de biossíntese de etileno (Larson *et al.*
363 1991).

364 **Conclusão**

365 As lenticelas ocorrem em diversos órgãos, como caules, raízes, tubérculos e frutos, com presença
366 documentada para uma grande variedade de espécies de monilófitas, gimnospermas e angiospermas que
367 apresentam crescimento secundário, indicando que essa característica é restrita às plantas vasculares. Estas
368 estruturas possuem uma organização celular diferenciada que as tornam pontos de permeabilidade,
369 substituindo os estômatos em regiões em que a epiderme dá lugar a periderme no crescimento secundário.
370 Isso confere diferentes funções, algumas já difundidas, como a realização de trocas gasosas, absorção de
371 água e zona de transpiração, enquanto outras ainda são discutidas, como a emissão de metano em
372 ambientes alagados e a realização de fotossíntese. As lenticelas podem apresentar adaptações específicas
373 diante de estressores, podendo exibir uma alternância estrutural marcada pela formação de camada de
374 oclusão para evitar transpiração em estações quentes; ou uma hipertrofia para maximizar eficiência de
375 oxigenação dos tecidos em condições de alagamento. Apesar do papel da lenticelas ser bem documentado
376 em ambientes alagados ou úmidos, sua função em ambientes áridos e semiáridos, em termos de absorção
377 de vapor de água pelo caule, realização de trocas gasosas para respiração ou fotossíntese em caules verdes,
378 ainda precisa ser explorada e desvendada. Além disso, para uma maior compreensão do papel fisiológico
379 das lenticelas, é importante reforçar a necessidade e importância de estudos em caules de indivíduos *in*
380 *vivo*, principalmente para espécies de ambientes áridos e semiáridos, visto que a maior parte dos estudos,
381 se não todos, são realizados por meio de amostras de seguimentos de caule em laboratório e com espécies
382 de clima temperado. Por fim, a análise geral da revisão conduzida aponta para um aumento gradual no
383 número de publicações que abordaram o tema, mas concentrando-se em espécies de valor comercial e
384 oriundas de clima temperado.

385 **Referências**

- 386 **Adams MJ. 1973.** Development and infection of lenticels on potato tubers during growth and storage.
- 387 **Adams MJ. 1975a.** Potato tuber lenticels: susceptibility to infection by *Erwinia carotovora* var.
388 *atroseptica* and *Phytophthora infestans*. *Annals of Applied Biology* **79**: 275–282.
- 389 **Adams MJ. 1975b.** Potato tuber lenticels: development and structure. *Annals of Applied Biology* **79**: 265–
390 273.
- 391 **Adams MJ, Lapwood DH. 1978.** Studies on the lenticel development, surface microflora and infection
392 by common scab (*Streptomyces scabies*) of potato tubers growing in wet and dry soils. *Annals of Applied*
393 *Biology* **90**: 335–343.

394 **Bartz JA, Huber DJ, Stahl SL, Lee JH, Spiceland D, Elkahky MT. 2016.** Susceptibility of lenticels
395 within the stem depression of tomato fruit to bacterial soft rot. *Plant Disease* **100**: 1906–1909.

396 **Batzli JM, Dawson JO. 1999.** Development of flood-induced lenticels in red alder nodules prior to the
397 restoration of nitrogenase activity. *Canadian Journal of Botany* **77**: 1373–1377.

398 **Bétencourt A, Prunier JP. 1965.** A propos de la pourriture sèche lenticellaire des tubercules de pommes
399 de terre provoquée par *Erwinia carotovora* (Jones) Holland. *European Potato Journal* **8**: 230–242.

400 **Bezuidenhout JLJ, Robbertse PJ, Kaiser C. 2005.** Anatomical investigation of lenticel development
401 and subsequent discolouration of “Tommy Atkins” and “Keitt” mango (*Mangifera indica* L.) fruit. *Journal*
402 *of Horticultural Science and Biotechnology* **80**: 18–22.

403 **Brook PJ. 1968.** Pre-harvest lenticel spot of apples. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **11**:
404 237–244.

405 **De Candolle AP. 1826.** Premier mémoire sur les Lenticelles des arbres et le développement des racines
406 qui en sortent. *Annales des Sciences Naturelles* **7**: 5–26.

407 **De Candolle AP. 1839.** *Vegetable organography: an analytical description of the organs of plants.*
408 London: Houlston & Stoneman and Houlston & Hughes.

409 **Chase MW et al. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and
410 families of flowering plants: **APG IV**. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **181**: 1–20.

411 **Costerus JC. 1875.** Het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk.

412 **Coutts MP. 1982.** The tolerance of tree roots to waterlogging: V. growth of woody roots of sitka spruce
413 and lodgepole pine in waterlogged soil. *New Phytologist* **90**: 467–476.

414 **Cronje RB. 2009.** Effect of packhouse procedures on lenticel discolouration of mangoes. *Acta*
415 *Horticulturae* **820**: 673–679.

416 **Curry EA, Torres C, Neubauer L. 2008.** Preharvest lipophilic coatings reduce lenticel breakdown
417 disorder in “Gala” apples. *HortTechnology* **18**: 690–696.

418 **Devaux MH. 1891.** Hypertrophie des lenticelles chez la pomme de terre et quelques autres plantes.
419 *Bulletin de la Société Botanique de France* **38**: 48–50.

420 **Evert RF, Eichhorn SE. 2014.** *Raven Biologia Vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

421 **Farrar JJ, Nunez JJ, Davis RM. 2009.** Losses due to lenticel rot are an increasing concern for Kern
422 County potato growers. *California Agriculture* **63**: 127–130.

423 **Feygenberg O, Keinan A, Kobilier I, et al. 2014.** Improved management of mango fruit through orchard
424 and packinghouse treatments to reduce lenticel discoloration and prevent decay. *Postharvest Biology and*
425 *Technology* **91**: 128–133.

426 **Grames EM, Stillman AN, Tingley MW, Elphick CS. 2020.** *_litsearchr: Automated Search Term*

427 *Selection and Search Strategy for Systematic Reviews_*. R package version 1.0.0.

428 **Greve D, Stelzer R, Georgi B. 1987.** The uptake of aerosols through lenticels. *Journal of Aerosols*
429 *Science* 18: 833–836.

430 **Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. 2002.** Water and oxygen permeance of phellem isolated from trees:
431 The role of waxes and lenticels. *Planta* 215: 794–801.

432 **Guan Y, Chang R, Liu G, et al. 2015.** Role of lenticels and microcracks on susceptibility of apple fruit
433 to *Botryosphaeria dothidea*. *European Journal of Plant Pathology* 143: 317–330.

434 **Hahn GG, Hartley C, Rhoads AS. 1920.** Hypertrophied lenticels on the roots of conifers and their
435 relation to moisture and aeration. *Journal of Agricultural Research* 20: 253–266.

436 **Hook DD, Brown CL, Kormanik PP. 1970.** Lenticel and water root development of swamp tupelo under
437 various flooding conditions. *Botanical Gazette* 131: 217–224.

438 **Huang J. 1986.** Ultrastructure of bacterial penetration in plants. *Annual Review of Phytopathology* 24:
439 141–157.

440 **Jacob A, Lehmann H, Stelzer R. 1989.** Entwicklung und Struktur von Lentizellen der Buche (*Fagus*
441 *sylvatica* f. *purpurea* Ait.). *Flora* 183: 417–427.

442 **Kalachanis D, Psaras GK. 2007.** Structural changes in primary lenticels of *Olea europaea* and *Cercis*
443 *siliquastrum* during the year. *IAWA Journal* 28: 445–455.

444 **Kaveh M, Tavassoli A, Memariani F, Azadi R. 2015.** New report on anatomy of lenticel development
445 in *Fraxinus* (Oleaceae) species from Iran. *Acta Biologica Szegediensis* 59: 1-6.

446 **Kennel W, Weiler R. 1984.** Zur Ursache der Lentizellenröte beim Apfel. *Zeitschrift für*
447 *Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 91: 552–555.

448 **Kozłowski TT. 1997.** Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology* 17: 490–490.

449 **Kozłowski TT, Pallardy SG. 2002.** Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to
450 Environmental Stresses. *The Botanical Review* 68: 270–334.

451 **Langenfeld-Heyser R, Schella B, Buschmann K, Speck F. 1996.** Microautoradiographic detection of
452 CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of young *Fraxinus excelsior* L. stems in early spring. *Trees -*
453 *Structure and Function* 10: 255–260.

454 **Larson KD, Davies FS, Schaffer B. 1991.** Floodwater temperature and stem lenticel hypertrophy in
455 *Mangifera indica* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany* 78: 1397.

456 **Larson KD, Schaffer B, Davies FS. 1993.** Floodwater oxygen content, ethylene production and lenticel
457 hypertrophy in flooded mango (*Mangifera indica* L.) trees. *Journal of Experimental Botany* 44: 665–671.

458 **Lenzian KJ. 2006.** Survival strategies of plants during secondary growth: Barrier properties of phellem
459 and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of Experimental Botany* 57: 2535–2546.

460 **Li GQ, Gupta M, San AT, et al. 2016.** Postharvest treatment effects on “B74” mango fruit lenticel
461 discolouration after irradiation. *Acta Horticulturae* **1111**: 385–392.

462 **Lledó MD, Crespo MB, Amo-Marco JB. 1995.** The role of cytokinins and ethylene inhibitors on lenticel
463 hypertrophy generation and ethylene production in vitro cultures of *Populus Euphratica* Olivier. *Israel*
464 *Journal of Plant Sciences* **43**: 339–345.

465 **Makani MN. 2010.** Effect of time of harvest and storage conditions on the development of lenticel
466 disorders of tablestock potato (*Solanum tuberosum* L.).

467 **Makani MN, Sargent SA, Huber DJ, Bartz JA. 2011.** Characterization and management of lenticel
468 disorders during storage of table stock potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Proceedings of the Florida State*
469 *Horticultural Society* **124**: 194–196.

470 **Manetas Y, Pfanz H. 2005.** Spatial heterogeneity of light penetration through periderm and lenticels and
471 concomitant patchy acclimation of cortical photosynthesis. *Trees* **19**: 409–414.

472 **Mathooko FM, Kahangi EM, Runkuab JM, Onyangob CA, Owinob WO. 2011.** Preharvest mango
473 (*Mangifera indica* L. 'Apple') fruit bagging controls lenticel discolouration and improves postharvest
474 quality. *Acta Horticulturae* **906**: 55–62.

475 **Mauseth JD. 2016.** *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Austin: Jones & Bartlett Learning.

476 **Mohl H Von. 1836.** Untersuchungen über die Lenticellen.

477 **Mohl H Von. 1845.** Sind die Lenticellen als Wurzelknospen zu betrachten? In: *Vermischte Schriften*
478 *botanischen Inhalts*. Tübingen, Germany, 229–234.

479 **Müller OL. 1877.** Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen.

480 **Neger FW. 1922.** Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lenticellen II. *Berichte*
481 *der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **December**: 306–313.

482 **Nguyen TM, Joyce DC, Gupta M, Hofman PJ, Macnish AJ, Marques JR. 2016.** Pre-harvest bagging
483 and coating treatment effects on lenticel discolouration in “B74” mango fruit. *Acta Horticulturae* **1111**:
484 377–384.

485 **Pangala SR, Gowing DJ, Hornibrook ERC, Gauci V. 2014.** Controls on methane emissions from *Alnus*
486 *glutinosa* saplings. *New Phytologist* **201**: 887–896.

487 **Du Plooy W, Combrinck S, Botha B, Van Der Merwe C, Regnier T. 2009.** Development of
488 discolouration in mango lenticels. *Acta Horticulturae* **820**: 665–671.

489 **Du Plooy GW, Combrinck S, Regnier T, Botha BM. 2009.** Linking lenticel discolouration of mango
490 (*Mangifera indica* L.) fruit to reversed-phase HPLC profiles of phenolic compounds. *Journal of*
491 *Horticultural Science and Biotechnology* **84**: 421–426.

492 **Prasad K, Sharma RR. 2016.** Screening of mango (*Mangifera indica*) genotypes for the incidence of

493 lenticels browning - a new postharvest problem. *Indian Journal of Agricultural Sciences* **86**: 1169–1171.

494 **Prasad K, Sharma RR, Srivastav M. 2016.** Postharvest treatment of antioxidant reduces lenticel
495 browning and improves cosmetic appeal of mango (*Mangifera indica* L.) fruits without impairing quality.
496 *Journal of Food Science and Technology* **53**: 2995–3001.

497 **Prasad K, Sharma RR, Srivastav M, Sethi S. 2016.** Effect of hot water treatment on the incidence of
498 lenticel browning and quality of mango fruits. *Indian Journal of Horticulture* **73**: 576–581.

499 **Le Provost G, Lesur I, Lalanne C, et al. 2016.** Implication of the suberin pathway in adaptation to
500 waterlogging and hypertrophied lenticels formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Tree*
501 *Physiology*: tpw056.

502 **Qian H, Jin Y. 2016.** An updated megaphylogeny of plants , a tool for generating plant phylogenies and
503 an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology* **9**: 233–239.

504 **R Core Team. 2021.** *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for
505 Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

506 **Ravazzi C, Badino F, Perego R, Bertuletti P, De Amicis M, Deaddis M, Garozzo L, Novellino MD,**
507 **Pini R. 2020.** Birch-sedge communities, forest withdrawal and flooding at the beginning of Heinrich
508 Stadial 3 at the southern Alpine foreland. *Review of Palaeobotany and Palynology* **280**: 104276.

509 **Revell LJ. 2012.** phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things).
510 *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 217–223.

511 **Rosner S, Führer E. 2002.** The significance of lenticels for successful *Pityogenes chalcographus*
512 (Coleoptera: Scolytidae) invasion of Norway spruce trees [*Picea abies* (Pinaceae)]. *Trees* **16**: 497–503.

513 **Rosner S, Kartusch B. 2003.** Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the seasons.
514 *IAWA Journal* **24**: 105–116.

515 **Rymbai H, Srivastav M, Sharma R, Singh SK. 2012.** Lenticels on mango fruit: Origin, development,
516 discoloration and prevention of their discoloration. *Scientia Horticulturae* **135**: 164-170.

517 **Saint-Pierre MEG. 1855.** On the Morphology of the Organs called Lenticels. *The Annals and magazine*
518 *of natural history, zoology, botany, and geology* **16**: 273–276.

519 **Schönherr J, Ziegler H. 1975.** Hydrophobic cuticular ledges prevent water entering the air pores of
520 liverwort thalli. *Planta* **124**: 51–60.

521 **Schönherr J, Ziegler H. 1980.** Water permeability of *Betula* periderm. *Planta* **147**: 345–354.

522 **Self G, De Assis JS, Caron VC. 2009.** Effects of postharvest handling on lenticel spotting of “Tommy
523 Atkins” mangoes from Northeast Brazil. *Acta Horticulturae* **820**: 681–688.

524 **Shimamura S, Yamamoto R, Nakamura T, Shimada S, Komatsu S. 2010.** Stem hypertrophic lenticels
525 and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany*

526 **106**: 277–284.

527 **Sjögersten S, Siegenthaler A, Lopez OR, Aplin P, Turner B, Gauci V. 2020.** Methane emissions from
528 tree stems in neotropical peatlands. *New Phytologist* **225**: 769–781.

529 **Stahl CE. 1873.** Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.

530 **The Plant List. 2010.** Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/>

531 **Vinterhalter D, Grubišić D, Bojović-Cvetić D, Budimir S. 1992.** Lenticel hypertrophy in shoot cultures
532 of *Ceratonia siliqua* L. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **31**: 111–114.

533 **Walmsley-Woodward DJ, Lewis BG, Akerman AM. 1975.** Behaviour of *Phytophthora infestans*
534 (Mont.) de Bary on potato tubers in relation to lenticel resistance. *Physiological Plant Pathology* **7**: 293–
535 302.

536 **Weber F. 1916.** Über eine einfache Methode die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu demonstrieren.
537 *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **XXXIV**: 73–82.

538 **Wenneker M, Pham KTK, Lemmers MEC, et al. 2017.** *Fibulorhizoctonia psychrophila* is the causal
539 agent of lenticel spot on apple and pear fruit in the Netherlands. *European Journal of Plant Pathology*
540 **148**: 213–217.

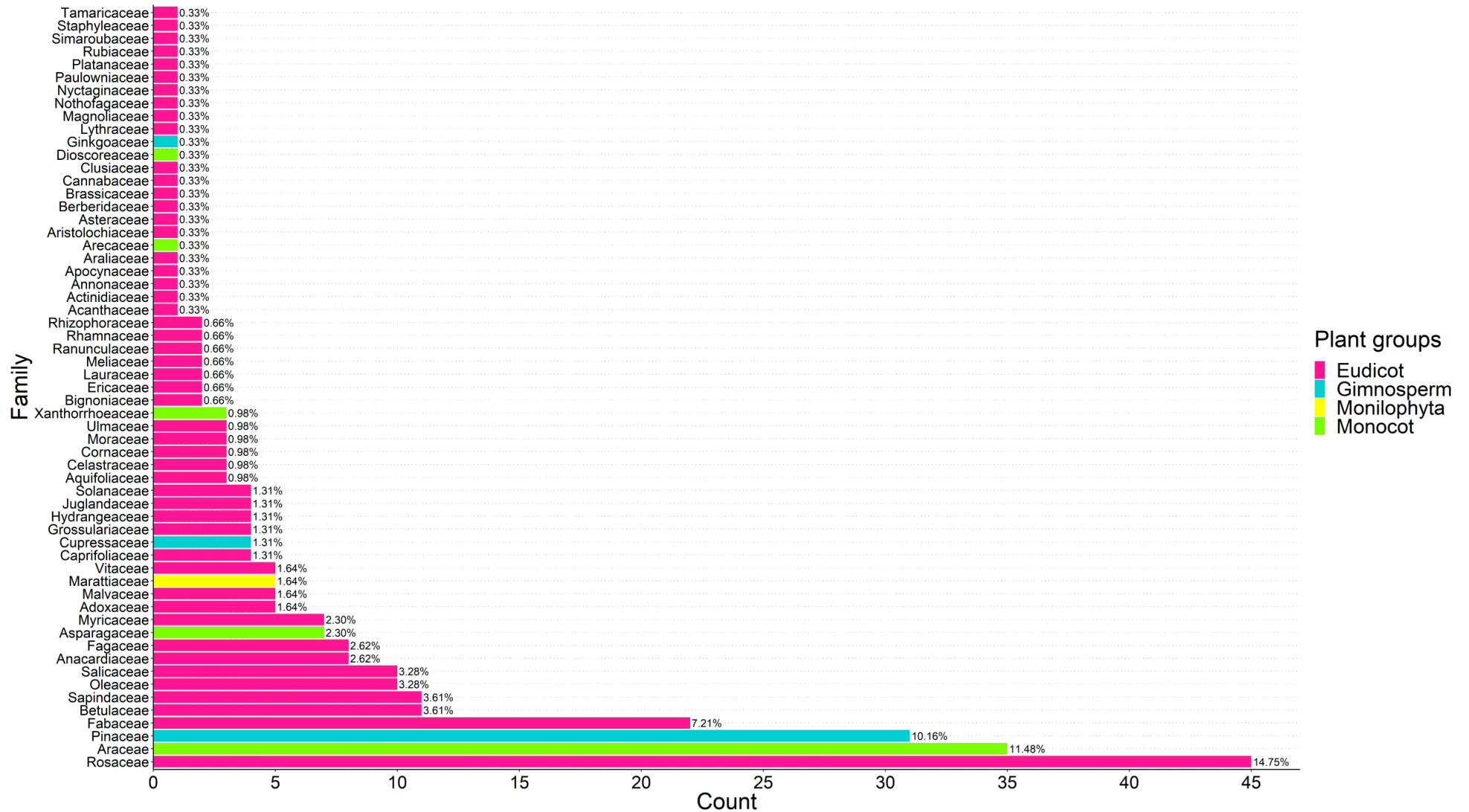
541 **Westgate M, Grames E. 2020.** *synthesisr: Import, Assemble, and Deduplicate Bibliographic Datasets.*
542 R package version 0.3.0. <https://CRAN.R-project.org/package=synthesisr>

543 **Wutz A. 1955.** Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der
544 Lenticellen. *Botanische Studien* 4:43-72.

545 **Zahlbruckner A. 1884.** Neue Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. *Verhandlungen der Zoologisch-*
546 *Botanischen Gesellschaft in Wien* **34**: 107–116.

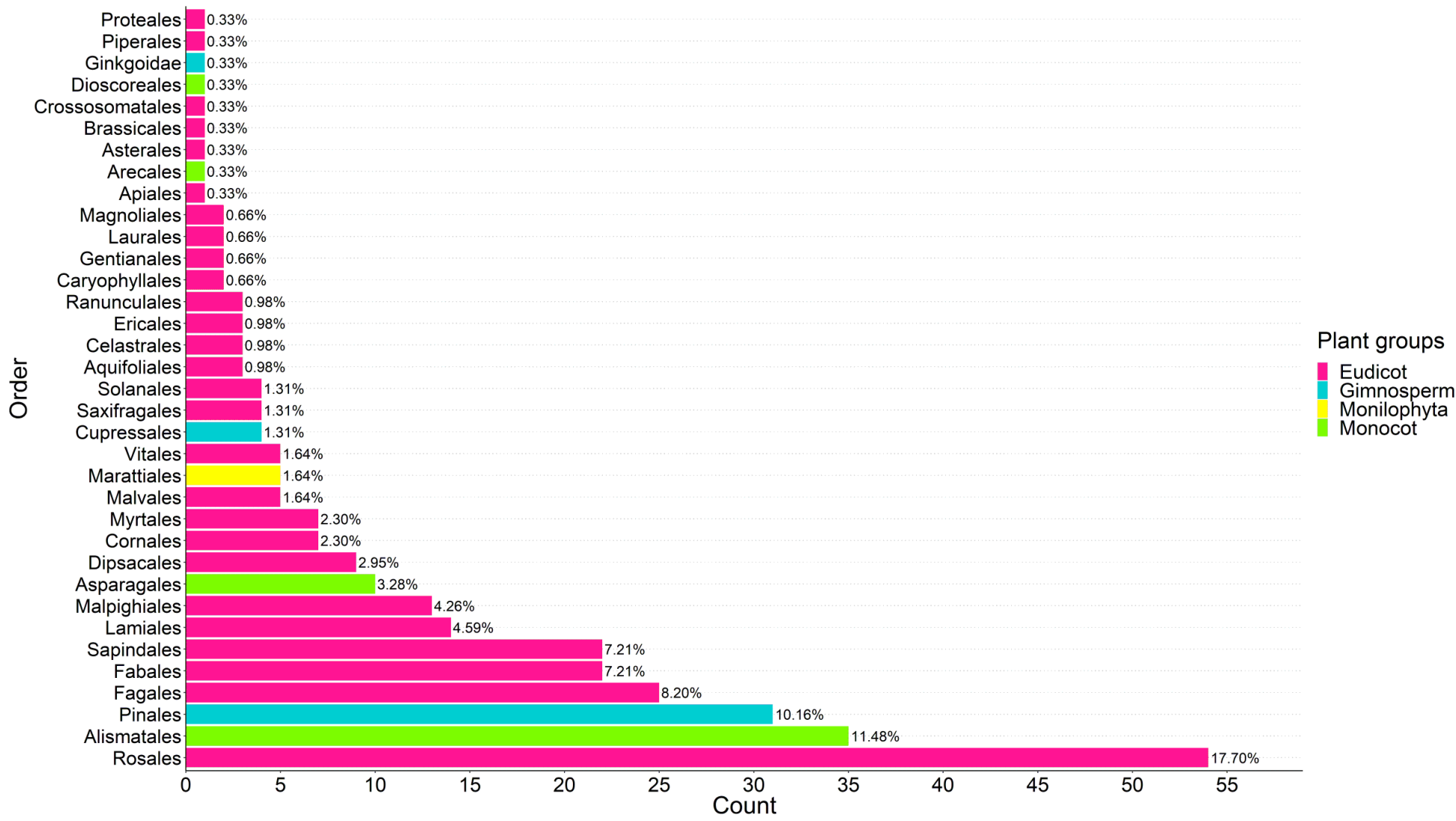
547 **Zauberman G, Kislev N, Weksler A, Shoshani Z, Fuchs Y. 1989.** Ethylene-induced proliferation of
548 avocado fruit lenticel cells. *Plant Growth Regulation* **8**: 55–63.

549



556

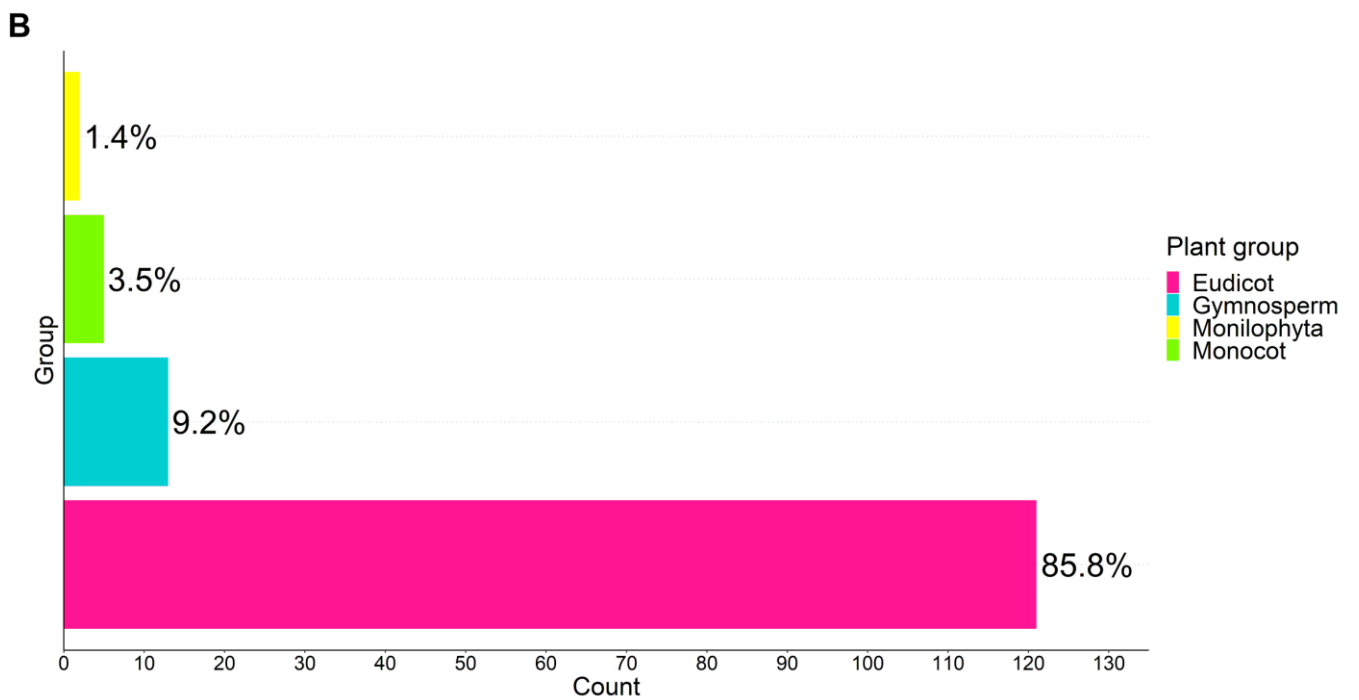
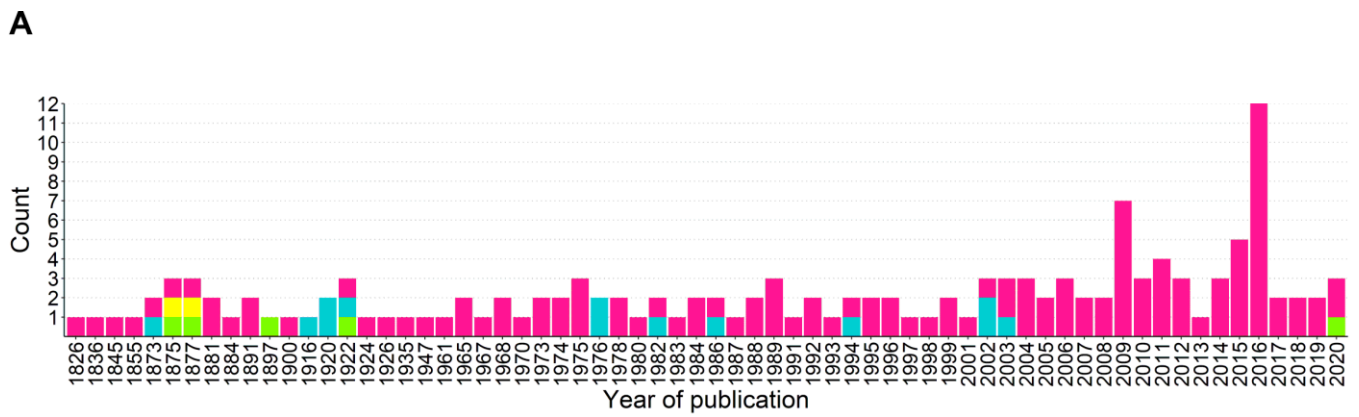
557 **Figura suplementar 2.** Famílias botânicas com registros de ocorrência de lenticelas e suas respectivas porcentagens de citação (n = 145 referências analisadas). As cores
 558 distintas indicam o grupo filogenético de plantas superiores ao qual a respectiva família está inserida.



559

560

561 **Figura suplementar 3.** Ordens botânicas com registros de ocorrência de lenticelas e a porcentagem de citação nas referências analisadas (n = 145). As cores distintas indicam
 562 qual grupo de plantas superiores determinada ordem está inserida.



563

564 **Figura suplementar 4.** Ocorrência de lenticelas reportada (A) e a porcentagem de publicações (B) para os diferentes grupos
 565 de plantas superiores ao longo de cerca de 200 anos de estudos. É importante ressaltar que os grupos podem se repetir nas
 566 diferentes publicações, sendo contabilizados mais de uma vez.

567

568

569 **Tabelas Suplementares**

570 **Tabela Suplementar 1.** Espécies de plantas que apresentam lenticelas em artigos listados nesta revisão. Na sequência de colunas temos: nomenclatura aceita atual (The Plant
 571 List 2020); informações taxonômicas (família e ordem); fonte da informação; nome utilizado na publicação original ou comentários específicos (quando aplicado); e órgão
 572 onde a lenticela foi documentada de acordo com os autores. Linhas em vermelho correspondem a táxons não encontrados, híbridos, com nomenclatura ilegítima ou não
 573 resolvida, assim como aqueles que estão identificados a nível de gênero ou representam variedades, não incluídos na filogenia.

Species	Family	Order	Source	Synonym in source publication or comments	Lenticel location
<i>Abies alba</i> Mill.	Pinaceae	Pinales	(Groh <i>et al.</i> 2002)		Caule
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Abies pectinata</i> Gilib.	Pinaceae	Pinales	(Stahl 1873; Costerus 1875)		Caule
<i>Acacia longifolia</i> (Andrews) Willd.	Fabaceae	Fabales	(Neger 1922)		Filódio
<i>Acacia nematophylla</i> Benth.	Fabaceae	Fabales	(Neger 1922)		Filódio
<i>Acacia pycnantha</i> Benth.	Fabaceae	Fabales	(Neger 1922)		Filódio
<i>Acer campestre</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	Mohl 1836; Müller 1877		Caule
<i>Acer negundo</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Stahl 1873; Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Acer platanoides</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto); pecíolo (folha)
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Groh <i>et al.</i> 2002)		Caule; raiz; pecíolo (folha)
<i>Acer saccharinum</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Stahl 1873)	<i>Acer dasycarpum</i> Ehrh.	Caule
<i>Acer spicatum</i> Lam.	Sapindaceae	Sapindales	(Stahl 1873)	<i>Acer striatum</i> Du Roi	Caule
<i>Actinidia deliciosa</i> (A.Chev.) C.F.Liang & A.R.Ferguson	Actinidiaceae	Ericales	(Manetas and Pfan 2005)		Caule
<i>Aeschynomene elaphroxylon</i> (Guill. & Perr.) Taub.	Fabaceae	Fabales	(Klebahn 1891)	<i>Herminiera elaphroxylon</i> Guill. & Perr.	Raiz
<i>Aesculus flava</i> Sol.	Sapindaceae	Sapindales	(Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto); pecíolo (folha)
<i>Aesculus glabra</i> Willd.	Sapindaceae	Sapindales	(Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto); pecíolo (folha)
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Stahl 1873; Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Greve <i>et al.</i> 1987; Groh <i>et al.</i> 2002)		Caule; pedicelo (fruto); fruto; pecíolo (folha)
<i>Aesculus parviflora</i> Walter	Sapindaceae	Sapindales	(Müller 1877)	<i>Aesculus macrostachya</i> Michx.	Caule; pedicelo (fruto)

<i>Aesculus pavia</i> L.	Sapindaceae	Sapindales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	Simaroubaceae	Sapindales	(Stahl 1873; Zahlbruckner 1884)	<i>Ailanthus glandulosa</i> Desf.	Caule; pecíolo (folha)
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	Betulaceae	Fagales	(Zahlbruckner 1884; Wittmann and Pfanzen 2008; Pangala <i>et al.</i> 2014)		Caule
<i>Alnus rubra</i> Bong.	Betulaceae	Fagales	(Batzli and Dawson 1999)		Nódulos
<i>Aloe × caesia</i> Salm-Dyck	Xanthorrhoeaceae	Asparagales	(Weisse 1897)	Nomenclatura não-resolvida; espécie híbrida	Caule
<i>Aloe africana</i> Mill.	Xanthorrhoeaceae	Asparagales	(Weisse 1897)		Caule
<i>Aloe arborescens</i> Mill.	Xanthorrhoeaceae	Asparagales	(Weisse 1897)	<i>Aloe salm-dyckiana</i> Schult. & Schult.f.	Caule
<i>Amelanchier bartramiana</i> (Tausch) M.Roem.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)	<i>Amelanchier oligocarpa</i> (Michx.) M.Roem.	Caule
<i>Angiopteris</i> Hoffm.	Marattiaceae	Marattiales	(Costerus 1875)		Pecíolo (folha)
<i>Angiopteris evecta</i> (G. Forst.) Hoffm.	Marattiaceae	Marattiales	(Müller 1877)		Caule; pecíolo (folha)
<i>Anthurium cannaefolium</i>	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)	Táxon não encontrado	Raiz
<i>Anthurium digitatum</i> (Jacq.) Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Anthurium longifolium</i> (Hoffm.) G.Don	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Anthurium lucidum</i> Kunth	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)		Raiz
<i>Anthurium palmatum</i> (L.) Schott	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)	<i>Anthurium fissum</i> K.Koch	Raiz
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G.Don	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)		Raiz
<i>Aristolochia macrophylla</i> Lam.	Aristolochiaceae	Piperales	(Stahl 1873)	<i>Aristolochia siphon</i> L'Hér.	Caule
<i>Armeniaca dasycarpa</i> (Ehrh.) Borkh.	Rosaceae	Rosales	(De Candolle 1826)		Caule
<i>Aronia arbutifolia</i> (L.) Pers.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Crataegus pyrifolia</i> Lam.	Caule; pedicelo (fruto)
<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliott	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)	<i>Pyrus melanocarpa</i> (Michx.) Willd.	Caule
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	Acanthaceae	Lamiales	(Chapman 1947)	<i>Avicennia nitida</i> Jacq.	Caule
<i>Benzoin aestivale</i> Nees			(Wetmore 1926)	Nomenclatura não-resolvida	Caule
<i>Berberis vulgaris</i> L.	Berberidaceae	Ranunculales	Mohl 1836; Müller 1877; Wetmore 1926		Caule; raiz
<i>Betula papyrifera</i> Marshall	Betulaceae	Fagales	(Wetmore 1926)	<i>Betula alba</i> var. <i>papyrifera</i> (Marshall) Spach	Caule

<i>Betula pendula</i> Roth	Betulaceae	Fagales	(Müller 1877; Schönherr and Ziegler 1980; Manetas and Pfan 2005)	<i>Betula verrucosa</i> Ehrh.	Caule
<i>Betula potaninii</i> Batalin	Betulaceae	Fagales	(Groh <i>et al.</i> 2002) + Groh 2000		Caule
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	Betulaceae	Fagales	(Mohl 1836; Saint-Pierre 1855; Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Wittmann and Pfan 2008)	<i>Betula alba</i> L.; <i>Betula laciniata</i> Blom	Caule; raiz; pecíolo (folhas)
<i>Brassica oleracea</i> L.	Brassicaceae	Brassicales	(Müller 1877)		Caule hipocotilíneo
<i>Broussonetia papyrifera</i> (L.) L'Hér. ex Vent.	Moraceae	Rosales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Camptosperma panamense</i> Standl.	Anacardiaceae	Sapindales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Campsis grandiflora</i> (Thunb.) K.Schum.	Bignoniaceae	Lamiales	(Müller 1877)	<i>Tecoma grandiflora</i> (Thunb.) Loisel.	Caule
<i>Caragana frutex</i> (L.) K.Koch	Fabaceae	Fabales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Caragana frutescens</i> (L.) Medik.	Caule
<i>Carpinus betulus</i> L.	Betulaceae	Fagales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884)		Caule; raiz
<i>Carpinus caroliniana</i> Walter	Betulaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Carpinus cordata</i> Blume	Betulaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Carpinus japonica</i> Blume	Betulaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Carya glabra</i> (Mill.) Sweet	Juglandaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Carya ovata</i> (Mill.) K.Koch	Juglandaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Cassipourea elliptica</i> (Sw.) Poir.	Rhizophoraceae	Malpighiales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Castanea dentata</i> (Marshall) Borkh.	Fagaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Catalpa bignonioides</i> Walter	Bignoniaceae	Lamiales	(Müller 1877)	<i>Catalpa syringifolia</i> Sims	Caule; pecíolo (folha)
<i>Cedrela toona</i> Roxb. ex Rottler	Meliaceae	Sapindales	(Badola <i>et al.</i> 1983)		Caule
<i>Cedrus atlantica</i> (Endl.) Manetti ex Carrière	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Cedrus deodara</i> (Roxb. ex D.Don) G.Don	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Cedrus libani</i> A.Rich.	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Celtis australis</i> L.	Cannabaceae	Rosales	(Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Cephalanthus occidentalis</i> L.	Rubiaceae	Gentianales	(Hahn <i>et al.</i> 1920; Wetmore 1926)		Caule; raiz
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Vinterhalter <i>et al.</i> 1992)		Caule
<i>Cercis siliquastrum</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Zahlbruckner 1884; Kalachanis and Psaras 2007)		Caule
<i>Chaenomeles sinensis</i> (Dum.Cours.) Koehne	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Cydonia vulgaris</i> Pavol.	Caule
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (A.Murray bis) Parl.	Cupressaceae	Cupressales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Chamaecyparis obtusa</i> (Siebold & Zucc.) Endl.	Cupressaceae	Cupressales	(Neger and Kupka 1920)		Caule

<i>Chamaecyparis thyoides</i> (L.) Britton, Sterns & Poggenb.	Cupressaceae	Cupressales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Chamaecyparis sphaeroidea</i> (Spreng.) Spach	Caule
<i>Clematis vitalba</i> L.	Ranunculaceae	Ranunculales	(Müller 1877)		Caule
<i>Clematis viticella</i> L.	Ranunculaceae	Ranunculales	(Weber 1916)		Caule
<i>Colutea arborescens</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Comptonia peregrina</i> (L.) Coult.	Myricaceae	Fagales	(Wetmore 1926)	<i>Myrica aspleniifolia</i> L.	Caule
<i>Cordyline fruticosa</i> (L.) A.Chev.	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)	<i>Dracaena rothiana</i> Carrière	Caule
<i>Cornus alba</i> L.	Cornaceae	Cornales	Mohl 1836; Weber 1916	<i>Cornus tatarica</i> Mill.	Caule
<i>Cornus sanguinea</i> L.	Cornaceae	Cornales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule
<i>Corylus avellana</i> L.	Betulaceae	Fagales	(Mohl 1836; Hager 1869; Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.	Anacardiaceae	Sapindales	(Stahl 1873)	<i>Rhus cotinus</i> L.	Caule
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> var. <i>laxiflorus</i> (Jacq. ex Lindl.) C.K.Schneid.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Cotoneaster laxiflorus</i> Jacq. ex Lindl.	Caule
<i>Cotoneaster niger</i> (Thunb.) Fr.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Cotoneaster nigrum</i>	Fruto
<i>Crataegus coccinea</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Crataegus nigra</i> Waldst. & Kit.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Crataegus persimilis</i> Sarg.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Crataegus prunifolia</i> (Poir.) Pers.	Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Crataegus phaenopyrum</i> (L.f.) Medik.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Crataegus cordata</i> (Mill.) Aiton	Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Crataegus rhipidophylla</i> Gand.	Rosaceae	Rosales	(De Candolle 1826; Mohl 1836; Stahl 1873; Müller 1877)sam	<i>Crataegus oxyacantha</i> L.	Caule
<i>Cupressus nootkatensis</i> D.Don	Cupressaceae	Cupressales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Chamaecyparis nutkaensis</i> Lindl. & Gordon	Caule
<i>Dahlia pinnata</i> Cav.	Asteraceae	Asterales	(Saint-Pierre 1855)	<i>Dahlia variabilis</i> (Willd.) Desf.	Raiz
<i>Decodon verticillatus</i> (L.) Elliott	Lythraceae	Myrtales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Deutzia scabra</i> Thunb.	Hydrangeaceae	Cornales	(Müller 1877)		Caule
<i>Dieffenbachia</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Dioscorea polystachya</i> Turcz.	Dioscoreaceae	Dioscoreales	(Weisse 1897)	<i>Dioscorea batatas</i> Decne.	Raiz
<i>Discolobium pulchellum</i> Benth.	Fabaceae	Fabales	(Loureiro <i>et al.</i> 1994)		Nódulos

<i>Dracaena L.</i>	Asparagaceae	Asparagales	(Müller 1877)		Caule
<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl.	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)		Caule; raiz
<i>Dracaena frutescens</i>	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)	Táxon não encontrado	Caule
<i>Dracaena thalioides</i> Makoy ex E. Morris	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)		Caule
<i>Dracaena umbraculifera</i> Jacq.	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)		Caule
<i>Epipremnum pinnatum</i> (L.) Engl.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)	<i>Tornelia dilacerata</i> (K.Koch & Sello) Schott	Raiz
<i>Erythrina corallodendron</i> L.	Fabaceae	Fabales	Mohl 1836		Caule
<i>Eucalyptus denticulata</i> I.O.Cook & Ladiges	Myrtaceae	Myrtales	(Neish <i>et al.</i> 1995)		Folhas
<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	Myrtaceae	Myrtales	(Pinkard <i>et al.</i> 2006)		Folhas
<i>Eucalyptus incrassata</i> Labill.	Myrtaceae	Myrtales	(Neish <i>et al.</i> 1995)		Folhas
<i>Eucalyptus laevopinea</i> F.Muell. ex R.T.Baker	Myrtaceae	Myrtales	(Neish <i>et al.</i> 1995)		Folhas
<i>Eucalyptus nitens</i> (H.Deane & Maiden) Maiden	Myrtaceae	Myrtales	(Pinkard <i>et al.</i> 2006)		Folhas
<i>Eucalyptus quadrangulata</i> H.Deane & Maiden	Myrtaceae	Myrtales	(Neish <i>et al.</i> 1995)		Folhas
<i>Euonymus europaeus</i> L.	Celastraceae	Celastrales	(Stahl 1873; Müller 1877)	<i>Evonymus europaea</i> L.	Caule
<i>Euonymus japonicus</i> Thunb.	Celastraceae	Celastrales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Evonymus japonicus</i>	Caule
<i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	Celastraceae	Celastrales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Evonymus verrucosus</i>	Caule
<i>Eupodium laeve</i> (Sm.) Murdock	Marattiaceae	Marattiales	(Müller 1877)	<i>Marattia alata</i> Sw.	Pecíolo (folha)
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	Arecaceae	Arecales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	Fagaceae	Fagales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Fagus sylvatica</i> L.	Fagaceae	Fagales	(Costerus 1875; Jacob <i>et al.</i> 1989; Manetas and Pfanz 2005; Wittmann and Pfanz 2008)		Caule
<i>Ficus crassinervia</i> Desf. ex Willd.	Moraceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Ficus ovalis</i> (Liebm.) Miq.	Raiz
<i>Ficus elastica</i> Roxb. ex Hornem.	Moraceae	Rosales	(De Candolle 1826)		Caule e raiz
<i>Forsythia suspensa</i> (Thunb.) Vahl	Oleaceae	Lamiales	(Müller 1877)		Pecíolo (folha)
<i>Frangula alnus</i> Mill.	Rhamnaceae	Rosales	(Stahl 1873)	<i>Rhamnus frangula</i> L.	Caule
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl	Oleaceae	Lamiales	(Kaveh <i>et al.</i> 2015)		Pecíolo (folha); fruto
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Stahl 1873; Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Weber 1916; Langenfeld-Heyser <i>et al.</i> 1996; Kaveh <i>et al.</i> 2015; Nemesio-Gorriz <i>et al.</i> 2019)		Caule; pecíolo (folha); fruto

<i>Fraxinus nigra</i> Marshall	Oleaceae	Lamiales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Fraxinus ornus</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Ginkgo biloba</i> L.	Ginkgoaceae	Ginkgoidae	(Stahl 1873; Costerus 1875; Müller 1877)	<i>Salisburia adiantifolia</i> Sm.	Caule
<i>Gleditsia</i> J. Clayton	Fabaceae	Fabales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Gleditschia</i> sp.	Caule
<i>Gleditsia aquatica</i> Marshall	Fabaceae	Fabales	(Mohl 1836)	<i>Gleditschia triacantha</i>	Caule
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Müller 1877)	<i>Gleiditschia triacanthos</i>	Caule; raiz
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.	Fabaceae	Fabales	(Shimamura <i>et al.</i> 2010)		Caule
<i>Habrothamnus scaber</i>	Solanaceae	Solanales	(Costerus 1875)	Táxon não encontrado	Caule
<i>Hedera regneriana</i> Hibberd	Araliaceae	Apiales	(Müller 1877)	<i>Hedera regnoriana</i>	Caule; pecíolo (folha)
<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.	Malvaceae	Malvales	(Costerus 1875)		Caule
<i>Ilex aquifolium</i> L.	Aquifoliaceae	Aquifoliales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Ilex glabra</i> (L.) A. Gray	Aquifoliaceae	Aquifoliales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Ilex verticillata</i> (L.) A. Gray	Aquifoliaceae	Aquifoliales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Juglans cinerea</i> L.	Juglandaceae	Fagales	(Müller 1877)		Pecíolo (folha)
<i>Juglans regia</i> L.	Juglandaceae	Fagales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule; fruto; pecíolo (folha)
<i>Kalmia latifolia</i> L.	Ericaceae	Ericales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Laburnum anagyroides</i> Medik.	Fabaceae	Fabales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Cytisus laburnum</i> L.	Caule
<i>Larix decidua</i> Mill.	Pinaceae	Pinales	(Stahl 1873; Neger and Kupka 1920)	<i>Larix europaea</i> DC.	Caule
<i>Larix gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Larix dahurica</i> Turcz.	Caule
<i>Larix gmelinii</i> var. <i>japonica</i> (Maxim. ex Regel) Pilg.	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Larix kurilensis</i> Mayr	Caule
<i>Larix kaempferi</i> (Lamb.) Carrière	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Larix leptolepis</i> (Siebold & Zucc.) Gordon	Caule
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K.Koch	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)	<i>Larix americana</i> Michx.	Caule
<i>Larix occidentalis</i> Nutt.	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Stahl 1873; Müller 1877; Wetmore 1926)		Caule; raiz
<i>Liriodendron tulipifera</i> L.	Magnoliaceae	Magnoliales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Lonicera nigra</i> L.	Caprifoliaceae	Dipsacales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Lonicera tatarica</i> L.	Caprifoliaceae	Dipsacales	(Stahl 1873)		Caule

<i>Lonicera trichosantha</i> Bureau & Franch.	Caprifoliaceae	Dipsacales	(Wetmore 1926)	<i>Lonicera ovalis</i> Batalin	Caule
<i>Lonicera xylostem</i> L.	Caprifoliaceae	Dipsacales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Lotus corniculatus</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Takanashi <i>et al.</i> 2011)	<i>Lotus japonicus</i> (Regel) K.Larsen	Nódulos
<i>Maackia amurensis</i> subsp. <i>buergeri</i> (Maxim.) C.K.Schneid.	Fabaceae	Fabales	(Wetmore 1926)	<i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> (Maxim.) C.K.Schneid.	Caule
<i>Malus × prunifolia</i> (Willd.) Borkh.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Pyrus prunifolia</i> Willd.; espécie híbrida	Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Pyrus baccata</i> L.	Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Malus domestica</i> Borkh.	Rosaceae	Rosales	(Mohl 1836; Stahl 1873; Müller 1877; Clements 1935; Harker and Ferguson 1988; Turketti <i>et al.</i> 2012; Singh <i>et al.</i> 2016; Tessmer <i>et al.</i> 2016; Wenneker <i>et al.</i> 2017; Khanal <i>et al.</i> 2020)	<i>Pyrus malus</i> L.; <i>Pirus malus</i>	Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Mangifera indica</i> L.	Anacardiaceae	Sapindales	(Larson <i>et al.</i> 1991, 1993; Tamjinda <i>et al.</i> 1992; Bezuidenhout 2005; Bezuidenhout <i>et al.</i> 2005; Du Plooy <i>et al.</i> 2006, 2009; Cronje 2009; Self <i>et al.</i> 2009; Mathooko <i>et al.</i> 2011; Joubert 2011; Rymbai <i>et al.</i> 2012; Feygenberg <i>et al.</i> 2014; Nguyen 2015; Li 2015; Li <i>et al.</i> 2016; Marques <i>et al.</i> 2016; Nguyen <i>et al.</i> 2016; Prasad and Sharma 2016, 2018; Prasad, Sharma, and Srivastav 2016; Prasad, Sharma, Srivastav, <i>et al.</i> 2016; San 2017)		Caule; fruto
<i>Marattia arguta</i> Mett.; Kuhn	Marattiaceae	Marattiales	(Müller 1877)	Nomenclatura não-resolvida	Pecíolo (folha)
<i>Marattia laxa</i> Kunze	Marattiaceae	Marattiales	(Müller 1877)		Pecíolo (folha)
<i>Melia azedarach</i> L.	Meliaceae	Sapindales	(Ghouse and Yunus 1974)		Caule
<i>Mespilus germanica</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule

<i>Mirabilis jalapa</i> L.	Nyctaginaceae	Caryophyllales	(Saint-Pierre 1855)		Raiz
<i>Monstera adansonii</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Stahl 1873)	<i>Dracontium pertusum</i> L.	Raiz
<i>Monstera deliciosa</i> Liebm.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875; Weisse 1897)	<i>Tornelia fragrans</i> Gut. ex Schott	Caule; raiz
<i>Nothofagus antarctica</i> (G.Forst.) Oerst.	Nothofagaceae	Fagales	(Manetas and Pfanz 2005)		Caule
<i>Nyssa sylvatica</i> var. <i>biflora</i> (Walter) Sarg.	Cornaceae	Cornales	(Hook <i>et al.</i> 1970)		Raiz
<i>Olea europaea</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Manetas and Pfanz 2005; Kalachanis and Psaras 2007)		Caule
<i>Oxydendrum arboreum</i> (L.) DC.	Ericaceae	Ericales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	Vitaceae	Vitales	(De Candolle 1826; Stahl 1873; Costerus 1875; Müller 1877; Tomaschek 1881; Zahlbruckner 1884)	<i>Ampelopsis hederacea</i> DC.	Caule
<i>Parthenocissus tricuspidata</i> (Siebold & Zucc.) Planch.	Vitaceae	Vitales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Paulownia tomentosa</i> (Thunb.) Steud.	Paulowniaceae	Lamiales	(Stahl 1873; Müller 1877; Zahlbruckner 1884)	<i>Paulownia imperialis</i> Siebold & Zucc.	Pecíolo (folha)
<i>Periploca graeca</i> L.	Apocynaceae	Gentianales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule; raiz
<i>Persea americana</i> Mill.	Lauraceae	Laurales	(Zauberman <i>et al.</i> 1989)		Fruto
<i>Philadelphus</i> L.	Hydrangeaceae	Cornales	(Weber 1916)		Caule
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	Hydrangeaceae	Cornales	(Müller 1877)		Caule
<i>Philadelphus globosus</i> K.Koch	Hydrangeaceae	Cornales	(Müller 1877)	Nomenclatura não-resolvida	Caule
<i>Philodendron bipennifolium</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)		Raiz
<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott ex Endl.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)	<i>Philodendron selloum</i> K.Koch	Raiz
<i>Philodendron callosum</i> K.Krause	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz; pecíolo (folha)
<i>Philodendron cordatum</i> Kunth ex Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron crassinervium</i> Lindl.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)		Raiz
<i>Philodendron eximium</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)	<i>Philodendron cardiophyllum</i> K.Koch & Sello	Raiz
<i>Philodendron fragrantissimum</i> (Hook.) G.Don	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron grandifolium</i> (Jacq.) Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron hastatum</i> K.Koch & Sello	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)	<i>Philodendron hastifolium</i> Regel	Raiz
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875; Weisse 1897)	<i>Philodendron cuspidatum</i> K.Koch & C.D.Bouché; <i>Philodendron oxyprorum</i> Schott	Raiz

<i>Philodendron imbe</i> Schott ex Endl.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)		Raiz
<i>Philodendron lacerum</i> (Jacq.) Schott	Araceae	Alismatales	(Müller 1877)		Raiz
<i>Philodendron longifolium hort.</i>	Araceae	Alistamatales	(Weisse 1897)	Táxon não encontrado	Raiz
<i>Philodendron longilaminatum</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron martianum</i> Engl.	Araceae	Alismatales	(Costerus 1875)	<i>Philodendron canifolium</i> Mart. ex Kunth	Raiz
<i>Philodendron ornatum</i> Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)	<i>Philodendron asperatum</i> (K.Koch) K.Koch	Raiz
<i>Philodendron quinquenervium</i> Miq.	Araceae	Alismatales	(Müller 1877)		Raiz
<i>Philodendron sagittifolium</i> Liebm.	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)	<i>Philodendron sanguineum</i> Regel	Raiz
<i>Philodendron simsii</i> (Hook.) Sweet ex Kunth	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron squamiferum</i> Poepp.	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron tripartitum</i> (Jacq.) Schott	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron glaziovii</i> Hook.f.	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Philodendron wallisii</i> Regel ex Engl.	Araceae	Alismatales	(Weisse 1897)		Raiz
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Spiraea opulifolia</i> L.	Caule
<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst.	Pinaceae	Pinales	(Parameswaran 1976; Parameswaran <i>et al.</i> 1976; Rosner and Führer 2002; Rosner and Kartusch 2003)		Caule
<i>Picea jezoensis</i> (Siebold & Zucc.) Carrière	Pinaceae	Pinales	(Neger 1922)	<i>Picea ajanensis</i> Fisch. ex Carrière	Caule
<i>Picea pungens</i> Engelm.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Picea rubens</i> Sarg.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière	Pinaceae	Pinales	(Coutts 1982)		Raiz
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Pinus clausa</i> (Chapm. ex Engelm.) Vasey ex Sarg.	Pinaceae	Pinales	(Topa and McLeod 1986)		Caule; raiz
<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon	Pinaceae	Pinales	(Coutts 1982)		Raiz
<i>Pinus ponderosa</i> Douglas ex C.Lawson	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Pinus resinosa</i> Aiton	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Pinus rigida</i> Mill.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Pinus serotina</i> Michx.	Pinaceae	Pinales	(Topa and McLeod 1986)		Caule; raiz
<i>Pinus strobus</i> L.	Pinaceae	Pinales	(Costerus 1875)		Caule
<i>Pinus sylvestris</i> L.	Pinaceae	Pinales	(Aronen and Häggman 1994)		Raiz

<i>Pinus taeda</i> L.	Pinaceae	Pinales	(Topa and McLeod 1986)		Caule; raiz
<i>Pinus virginiana</i> Mill.	Pinaceae	Pinales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz
<i>Pithecellobium</i> Mart.	Fabaceae	Fabales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Platanus occidentalis</i> L.	Platanaceae	Proteales	(Mohl 1836; Müller 1877)		Caule; pecíolo (folha)
<i>Populus</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884)		Caule; raiz; pecíolo (folha)
<i>Populus alba</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Populus deltoides</i> Marshall	Salicaceae	Malpighiales	(De Candolle 1826)	<i>Populus angulata</i> Aiton	Caule
<i>Populus euphratica</i> Oliv.	Salicaceae	Malpighiales	(Lledó <i>et al.</i> 1995)		Caule
<i>Populus fastigiata</i> Poir.	Salicaceae	Malpighiales	(Stahl 1873)	Nomenclatura não-resolvida	Caule
<i>Prioria copaifera</i> Griseb.	Fabaceae	Fabales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Prunus avium</i> (L.) L.	Rosaceae	Rosales	(Stahl 1873; Wittmann and Pfan 2008)	<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench	Caule
<i>Prunus cerasus</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Wetmore 1926; Manetas and Pfan 2005)		Caule; raiz
<i>Prunus domestica</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Stahl 1873; Cao <i>et al.</i> 2013)		Caule
<i>Prunus padus</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Mohl 1836; Wetmore 1926)		Caule
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Rosaceae	Rosales	(Stahl 1873; Müller 1877)	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	Caule
<i>Prunus salicina</i> Lindl.	Rosaceae	Rosales	(Kritzinger and Lötze 2019)		Fruto
<i>Prunus spinosa</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Prunus virginiana</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Mohl 1836; Wetmore 1926)	<i>Prunus virginica</i> Steud.	Caule
<i>Prunus virginiana</i> var. <i>melanocarpa</i> (A.Nelson) Sarg.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)	<i>Prunus melanocarpa</i> (A.Nelson) Rydb.	Caule
<i>Pseudolarix</i> Gordon	Pinaceae	Pinales	(Neger and Kupka 1920)		Caule
<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	Moraceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Brosimum spurium</i> Sw.	Raiz
<i>Pyracantha coccinea</i> M.Roem.	Rosaceae	Rosales	(Manetas and Pfan 2005)		Caule
<i>Pyrus bourgaeana</i> Decne.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Pyrus communis</i> auct. iber.	Caule
<i>Quercus</i> L.	Fagaceae	Fagales	(Müller 1877)		Caule; raiz; pedicelo (fruto)
<i>Quercus ilex</i> L.	Fagaceae	Fagales	(Manetas and Pfan 2005)		Caule
<i>Quercus petraea</i> (Matt.) Liebl.	Fagaceae	Fagales	(Manetas and Pfan 2005)	<i>Quercus robur</i> var. <i>petraea</i> Matt. (misspelled as a subspecies)	Caule

<i>Quercus robur</i> L.	Fagaceae	Fagales	(Wittmann and Pfan 2008; Le Provost <i>et al.</i> 2016)		Caule
<i>Quercus suber</i> L.	Fagaceae	Fagales	Mohl 1836		Caule
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	Rhamnaceae	Rosales	(Müller 1877; Wetmore 1926)		Caule; raiz
<i>Rhizophora mangle</i> L.	Rhizophoraceae	Malpighiales	(Roth 1965)		Hipocótilo
<i>Rhus copallinum</i> L.	Anacardiaceae	Sapindales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)	<i>Rhus copallina</i>	Raiz
<i>Rhus coriaria</i> L.	Anacardiaceae	Sapindales	(Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Rhus typhina</i> L.	Anacardiaceae	Sapindales	(Stahl 1873; Wetmore 1926)		Caule
<i>Rhus vernix</i> L.	Anacardiaceae	Sapindales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Ribes alpinum</i> L.	Grossulariaceae	Saxifragales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Ribes multiflorum</i> Kit. ex Schult.	Grossulariaceae	Saxifragales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Ribes nigrum</i> L.	Grossulariaceae	Saxifragales	(Müller 1877)		Caule; raiz
<i>Ribes rubrum</i> L.	Grossulariaceae	Saxifragales	(Müller 1877)		Caule
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	Fabaceae	Fabales	(Stahl 1873; Müller 1877; Zahlbruckner 1884)	<i>Robinia pseudo-acacia</i>	Caule
<i>Rosa canina</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule
<i>Rubus idaeus</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule
<i>Rubus odoratus</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule
<i>Salix</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Salix alba</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Mohl 1836; Stahl 1873)		Caule
<i>Salix alba</i> var. <i>vitellina</i> (L.) Stokes	Salicaceae	Malpighiales	(Stahl 1873; Wetmore 1926)	<i>Salix vitellina</i> L.	Caule
<i>Salix babylonica</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Salix bicolor</i> Willd.	Salicaceae	Malpighiales	(De Candolle 1826)		Caule
<i>Salix fragilis</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule; raiz
<i>Salix viminalis</i> L.	Salicaceae	Malpighiales	(Mohl 1836)		Caule
<i>Sambucus nigra</i> L.	Adoxaceae	Dipsacales	(De Candolle 1826; Mohl 1836; Saint-Pierre 1855; Hager 1869; Stahl 1873; Costerus 1875; Müller 1877; Zahlbruckner 1884; Woffenden and Priestley 1924; Groh 2000; Groh <i>et al.</i> 2002; Manetas and Pfan 2005)		Caule; raiz; pecíolo (folha); pedicelo (fruto)
<i>Sambucus canadensis</i> L.	Adoxaceae	Dipsacales	(Hahn <i>et al.</i> 1920)		Raiz

<i>Scindapsus decursiva-pinnata</i>	Araceae	Alismatales	(Neger 1922)	Táxon não encontrado	Raiz
<i>Solanum dulcamara</i> L.	Solanaceae	Solanales	(Stahl 1873; Klebahn 1891; Terras 1900)		Caule; raiz
<i>Solanum melongena</i> L.	Solanaceae	Solanales	(Bartz <i>et al.</i> 2016)	<i>Solanum esculentum</i> Dunal	Cicatriz do pedicelo (fruto)
<i>Solanum tuberosum</i> L.	Solanaceae	Solanales	(Müller 1877; Hayward 1974; Adams 1975a; b; Banks and Kays 1988; Scott <i>et al.</i> 1996; Tyner <i>et al.</i> 1997; Makani 2010; Makani <i>et al.</i> 2011)		Tubérculo
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877; Neger 1922)		Caule; pedicelo (fruto); fruto
<i>Sorbus decora</i> (Sarg.) C.K.Schneid.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877; Wetmore 1926)	<i>Sorbus americana</i> Pursh	Caule; pedicelo (fruto); fruto; pecíolo (folha)
<i>Sorbus domestica</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Sorbus latifolia</i> (Lam.) Pers.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule
<i>Sorbus intermedia</i> (Ehrh.) Pers.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)	Espécie híbrida	Caule
<i>Spiraea × pseudosalicifolia</i> Silverside	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Spiraea × eximia</i> K.Koch	Caule
<i>Spiraea chamaedryfolia</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)	<i>Spiraea ulmifolia</i> Scop.	Caule
<i>Spiraea media</i> Schmidt	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule
<i>Spiraea mongolica</i> Maxim.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)	<i>Spiraea gemmata</i> Zabel	Caule
<i>Spiraea salicifolia</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877; Wetmore 1926)		Caule
<i>Spiraea salicifolia</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule
<i>Spiraea veitchii</i> Hemsl.	Rosaceae	Rosales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Staphylea pinnata</i> L.	Staphyleaceae	Crossosomatales	(Zahlbruckner 1884)		Caule
<i>Styphnolobium japonicum</i> (L.) Schott	Fabaceae	Fabales	(Stahl 1873)	<i>Sophora japonica</i> L.	Caule
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Clusiaceae	Malpighiales	(Sjögersten <i>et al.</i> 2020)		Caule
<i>Syringa josikaea</i> J.Jacq. ex Rchb.f.	Oleaceae	Lamiales	(Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto)
<i>Syringa persica</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Syringa vulgaris</i> L.	Oleaceae	Lamiales	(Müller 1877; Zahlbruckner 1884)		Caule; pedicelo (fruto)
<i>Tamarix indica</i> Willd.	Tamaricaceae	Caryophyllales	(Stahl 1873)		Caule
<i>Tilia × europaea</i> L.	Malvaceae	Malvales	(Müller 1877)	<i>Tilia × intermedia</i> DC.; Espécie híbrida	Caule; pedicelo (fruto)

<i>Tilia americana</i> L.	Malvaceae	Malvales	(Wetmore 1926)		Caule
<i>Tilia cordata</i> Mill.	Malvaceae	Malvales	(Stahl 1873; Müller 1877)	<i>Tilia parvifolia</i> Ehrh. ex Hoffm.	Caule; pedicelo (fruto)
<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>cordifolia</i> (Besser) C.K.Schneid.	Malvaceae	Malvales	(Müller 1877)	<i>Tilia grandifolia</i> Ehrh. ex W.D.J.Koch	Caule; raiz; pedicelo (fruto)
<i>Toxicodendron pubescens</i> Mill.	Anacardiaceae	Sapindales	(Wetmore 1926)	<i>Rhus toxicodendron</i> L.	Caule
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carrière	Pinaceae	Pinales	(Stahl 1873; Hahn <i>et al.</i> 1920)	<i>Picea canadensis</i> (L.) Link	Caule; raiz
<i>Ulmus</i> L.	Rosaceae	Rosales	(Müller 1877)		Caule; pecíolo (folha)
<i>Ulmus americana</i> L.	Ulmaceae	Rosales	(Angeles <i>et al.</i> 1986)		Caule
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	Ulmaceae	Rosales	(Saint-Pierre 1855)	<i>Ulmus campestris</i> L.	Caule
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	Ulmaceae	Rosales	(Zahlbruckner 1884)	<i>Ulmus effusa</i> Willd.	Caule
<i>Viburnum lantana</i> L.	Adoxaceae	Dipsacales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule; pedicelo (fruto)
<i>Viburnum lantanoides</i> Michx.	Adoxaceae	Dipsacales	(Müller 1877)		Caule
<i>Viburnum opulus</i> L.	Adoxaceae	Dipsacales	(Stahl 1873; Müller 1877)		Caule
<i>Vitis</i> L.	Vitaceae	Vitales	(Weber 1916)		Caule
<i>Vitis vinifera</i> L.	Vitaceae	Vitales	(Xiao <i>et al.</i> 2018)		Pedicelo
<i>Vitis vulpina</i> L.	Vitaceae	Vitales	(Müller 1877)		Caule
<i>Wisteria sinensis</i> (Sims) Sweet	Fabaceae	Fabales	(Stahl 1873)	<i>Glycine sinensis</i> Sims	Caule
<i>Xylopia sericea</i> A.St.-Hil.	Annonaceae	Magnoliales	(Barreto <i>et al.</i> 2012)		Caule
<i>Yucca aloifolia</i> L.	Asparagaceae	Asparagales	(Weisse 1897)		Caule

574

575 Referências

- 576 **Adams MJ. 1975a.** Potato tuber lenticels: development and structure. *Annals of Applied Biology* **79**: 265–273.
- 577 **Adams MJ. 1975b.** Potato tuber lenticels: susceptibility to infection by *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* and *Phytophthora infestans*. *Annals of Applied Biology* **79**: 275–282.
- 579 **Angeles G, Evert RF, Kozlowski TT. 1986.** Development of lenticels and adventitious roots in flooded *Ulmus americana* seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **16**: 585–590.
- 581 **Aronen TS, Häggman HM. 1994.** Occurrence of lenticels in roots of Scots pine seedlings in different growth conditions. *Journal of Plant Physiology* **143**: 325–329.
- 583 **Badola HK, Paliwal SP, Paliwal GS. 1983.** Effect of growth regulators on dormant lenticels of *Cedrela toona* ROXB. *Biologia Plantarum* **25**:

- 584 389–390.
- 585 **Banks N, Kays S. 1988.** Measuring internal gases and lenticel resistance to gas diffusion in potato tubers. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **113**: 577–580.
- 587 **Barreto RW, Johnston PR, Crous PW, Evans HC. 2012.** A new species of the lenticel fungal genus *Claviradulomyces* (*Ostropales*) from the
588 Brazilian Atlantic forest tree *Xylopia sericea* (Annonaceae). *IMA Fungus* **3**: 135–141.
- 589 **Bartz JA, Huber DJ, Stahl SL, Lee JH, Spiceland D, Elkahky MT. 2016.** Susceptibility of lenticels within the stem depression of tomato fruit
590 to bacterial soft rot. *Plant Disease* **100**: 1906–1909.
- 591 **Batzli JM, Dawson JO. 1999.** Development of flood-induced lenticels in red alder nodules prior to the restoration of nitrogenase activity.
592 *Canadian Journal of Botany* **77**: 1373–1377.
- 593 **Bezuidenhout JLJ. 2005.** Lenticel development and discolouration in the fruit of some mango (*Mangifera indica* L.) cultivars.
- 594 **Bezuidenhout JLJ, Robbertse PJ, Kaiser C. 2005.** Anatomical investigation of lenticel development and subsequent discolouration of “Tommy
595 Atkins” and “Keitt” mango (*Mangifera indica* L.) fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **80**: 18–22.
- 596 **De Candolle AP. 1826.** Premier mémoire sur les Lenticelles des arbres et le développement des racines qui en sortent. *Annales des Sciences*
597 *Naturelles* **7**: 5–26.
- 598 **Cao T, Kirkpatrick BC, Shackel KA, DeJong TM. 2013.** Effect of leaf scar age, chilling and freezing-thawing on infection of *Pseudomonas*
599 *syringae* pv. *syringae* through leaf scars and lenticels in stone fruits. *Fruits* **68**: 159–169.
- 600 **Chapman VJ. 1947.** Secondary thickening and lenticels in *Avicennia nitida* Jacq. *Proceedings of the Linnean Society of London* **158**: 2–6.
- 601 **Clements HF. 1935.** Morphology and physiology of the pome lenticels of *Pyrus Malus*. *Botanical Gazette* **97**: 101–117.
- 602 **Costerus JC. 1875.** Het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk.
- 603 **Coutts MP. 1982.** The tolerance of tree roots to waterlogging: V. growth of woody roots of sitka spruce and lodgepole pine in waterlogged soil.
604 *New Phytologist* **90**: 467–476.
- 605 **Cronje RB. 2009.** Effect of packhouse procedures on lenticel discolouration of mangoes. *Acta Horticulturae* **820**: 673–679.
- 606 **Feygenberg O, Keinan A, Kobiler I, et al. 2014.** Improved management of mango fruit through orchard and packinghouse treatments to reduce
607 lenticel discoloration and prevent decay. *Postharvest Biology and Technology* **91**: 128–133.
- 608 **Ghouse AKM, Yunus M. 1974.** The effect of IAA and GA3 on the dormant lenticels of *Melia azedarach* L. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*
609 **73**: 208–213.

- 610 **Greve D, Stelzer R, Georgi B. 1987.** The uptake of aerosols through lenticels. *Journal of Aerosols Science* **18**: 833–836.
- 611 **Groh B. 2000.** *Der Kork der sekundären Sproßachse Höherer Pflanzen - Eine Charakterisierung seiner Barriereigenschaften.* Herbert Utz
612 Verlag.
- 613 **Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. 2002.** Water and oxygen permeance of phellem isolated from trees: The role of waxes and lenticels. *Planta*
614 **215**: 794–801.
- 615 **Hager H. 1869.** *Botanischer Unterricht.* Berlin, Germany: Springer Berlin Heidelberg.
- 616 **Hahn GG, Hartley C, Rhoads AS. 1920.** Hypertrophied lenticels on the roots of conifers and their relation to moisture and aeration. *Journal of*
617 *Agricultural Research* **20**: 253–266.
- 618 **Harker FR, Ferguson IB. 1988.** Transport of calcium across cuticles isolated from apple fruit. *Scientia Horticulturae* **36**: 205–217.
- 619 **Hayward P. 1974.** Waxy structures in the lenticels of potato tubers and their possible effects on gas exchange. *Planta* **120**: 273–277.
- 620 **Hook DD, Brown CL, Kormanik PP. 1970.** Lenticel and water root development of swamp tupelo under various flooding conditions. *Botanical*
621 *Gazette* **131**: 217–224.
- 622 **Jacob A, Lehmann H, Stelzer R. 1989.** Entwicklung und Struktur von Lentizellen der Buche (*Fagus sylvatica* f. *purpurea* Ait.). *Flora* **183**: 417–
623 427.
- 624 **Joubert VP. 2011.** The use of thermal desorption to profile mango fruit volatiles and their role in lenticel discolouration.
- 625 **Kalachanis D, Psaras GK. 2007.** Structural changes in primary lenticels of *Olea europaea* and *Cercis siliquastrum* during the year. *IAWA Journal*
626 **28**: 445–455.
- 627 **Kaveh M, Tavassoli A, Memariani F, Azadi R. 2015.** New report on anatomy of lenticel development in *Fraxinus* (Oleaceae) species from
628 Iran. *Acta Biologica Szegediensis* **59**: 103–108.
- 629 **Khanal BP, Si Y, Knoche M. 2020.** Lenticels and apple fruit transpiration. *Postharvest Biology and Technology* **167**: 1–10.
- 630 **Klebahn H. 1891.** Ueber Wurzelanlagen unter Lenticellen bei *Herminiera elaphroxylon* und *Solanum dulcamara*. *Flora*: 127–142.
- 631 **Kritzinger I, Lötze E. 2019.** Quantification of lenticels in Japanese plum cultivars and their effect on total fruit peel permeance. *Scientia*
632 *Horticulturae* **254**: 35–39.
- 633 **Langenfeld-Heysen R, Schella B, Buschmann K, Speck F. 1996.** Microautoradiographic detection of CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of
634 young *Fraxinus excelsior* L. stems in early spring. *Trees - Structure and Function* **10**: 255–260.
- 635 **Larson KD, Davies FS, Schaffer B. 1991.** Floodwater temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* (Anacardiaceae). *American*

- 636 *Journal of Botany* **78**: 1397.
- 637 **Larson KD, Schaffer B, Davies FS. 1993.** Floodwater oxygen content, ethylene production and lenticel hypertrophy in flooded mango
638 (*Mangifera indica* L.) trees. *Journal of Experimental Botany* **44**: 665–671.
- 639 **Li G. 2015.** Lenticel discolouration on “B74” mango fruit and under-skin browning on “Honey Gold” mango fruit.
- 640 **Li GQ, Gupta M, San AT, et al. 2016.** Postharvest treatment effects on “B74” mango fruit lenticel discolouration after irradiation. *Acta*
641 *Horticulturae* **1111**: 385–392.
- 642 **Lledó MD, Crespo MB, Amo-Marco JB. 1995.** The role of cytokinins and ethylene inhibitors on lenticel hypertrophy generation and ethylene
643 production in vitro cultures of *Populus euphratica* Olivier. *Israel Journal of Plant Sciences* **43**: 339–345.
- 644 **Loureiro MF, De Faria SM, James EK, Pott A, FRANCO AA. 1994.** Nitrogen-fixing stem nodules of the Legume, *Discolobium pulchellum*
645 Benth. *New Phytologist* **128**: 283–295.
- 646 **Makani MN. 2010.** Effect of time of harvest and storage conditions on the development of lenticel disorders of tablestock potato (*Solanum*
647 *tuberosum* L.).
- 648 **Makani MN, Sargent SA, Huber DJ, Bartz JA. 2011.** Characterization and management of lenticel disorders during storage of table stock
649 potatoes (*Solanum tuberosum* L.). *Proceedings of the Florida State Horticultural Society* **124**: 194–196.
- 650 **Manetas Y, Pfanz H. 2005.** Spatial heterogeneity of light penetration through periderm and lenticels and concomitant patchy acclimation of
651 cortical photosynthesis. *Trees* **19**: 409–414.
- 652 **Marques JR, Hofman PJ, Macnish AJ. 2016.** Postharvest handling practices and irradiation increase lenticel discolouration in ‘B74’ mango
653 fruit. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **91**: 542–548.
- 654 **Mathooko FM, Kahangi EM, Runkuab JM, Onyangob CA, Owinob WO. 2011.** Preharvest mango (*Mangifera indica* L. ‘Apple’) fruit bagging
655 controls lenticel discolouration and improves postharvest quality. *Acta Horticulturae* **906**: 55–62.
- 656 **Mohl H Von. 1836.** Untersuchungen über die Lenticellen.
- 657 **Müller OL. 1877.** Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Lenticellen.
- 658 **Neger FW. 1922.** Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lentizellen II. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*
659 **December**: 306–313.
- 660 **Neger FW, Kupka T. 1920.** Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lentizellen. *Berichte der Deutschen Botanischen*
661 *Gesellschaft* **XXXVIII**: 141–149.

- 662 **Neish PG, Drinnan AN, Ladiges PY. 1995.** Anatomy of leaf-margin lenticels in *Eucalyptus denticulata* and three other eucalypts. *Australian*
663 *Journal of Botany* **43**: 211–221.
- 664 **Nemesio-Gorriz M, McGuinness B, Grant J, Dowd L, Douglas GC. 2019.** Lenticel infection in *Fraxinus excelsior* shoots in the context of ash
665 dieback. *iForest - Biogeosciences and Forestry* **12**: 160–165.
- 666 **Nguyen TM. 2015.** Lenticel Damage on “B74” Mango Fruit.
- 667 **Nguyen TM, Joyce DC, Gupta M, Hofman PJ, Macnish AJ, Marques JR. 2016.** Pre-harvest bagging and coating treatment effects on lenticel
668 discolouration in “B74” mango fruit. *Acta Horticulturae* **1111**: 377–384.
- 669 **Pangala SR, Gowing DJ, Hornibrook ERC, Gauci V. 2014.** Controls on methane emissions from *Alnus glutinosa* saplings. *New Phytologist*
670 **201**: 887–896.
- 671 **Parameswaran N. 1976.** Intercellular strands between sclerotic phelloids in the lenticel of Spruce bark. *Protoplasma* **87**: 447–451.
- 672 **Parameswaran N, Kruse J, Liese W. 1976.** Aufbau and Feinstruktur von Periderm and Lenticellen der Fichtenrinde. *Zeitschrift für*
673 *Pflanzenphysiologie* **77**: 212–221.
- 674 **Pinkard E, Gill W, Mohammed C. 2006.** Physiology and anatomy of lenticel-like structures on leaves of *Eucalyptus nitens* and *Eucalyptus*
675 *globulus* seedlings. *Tree Physiology* **26**: 989–999.
- 676 **Du Plooy GW, Combrinck S, Regnier T, Botha BM. 2009.** Linking lenticel discolouration of mango (*Mangifera indica* L.) fruit to reversed-
677 phase HPLC profiles of phenolic compounds. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **84**: 421–426.
- 678 **Du Plooy GW, Van der Merwe CF, Korsten L. 2006.** Lenticel discolouration in mango (*Mangifera indica* L.) fruit - a cytological study of
679 mesophyll cells from affected tissue. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **81**: 869–873.
- 680 **Prasad K, Sharma RR. 2016.** Screening of mango (*Mangifera indica*) genotypes for the incidence of lenticels browning - a new postharvest
681 problem. *Indian Journal of Agricultural Sciences* **86**: 1169–1171.
- 682 **Prasad K, Sharma RR. 2018.** Salicylic acid influences lenticel discolouration and physiological and biochemical attributes of mango (*Mangifera*
683 *indica* L.) fruits. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology* **27**: 293–299.
- 684 **Prasad K, Sharma RR, Srivastav M. 2016.** Postharvest treatment of antioxidant reduces lenticel browning and improves cosmetic appeal of
685 mango (*Mangifera indica* L.) fruits without impairing quality. *Journal of Food Science and Technology* **53**: 2995–3001.
- 686 **Prasad K, Sharma RR, Srivastav M, Sethi S. 2016.** Effect of hot water treatment on the incidence of lenticel browning and quality of mango
687 fruits. *Indian Journal of Horticulture* **73**: 576–581.
- 688 **Le Provost G, Lesur I, Lalanne C, et al. 2016.** Implication of the suberin pathway in adaptation to waterlogging and hypertrophied lenticels

- 689 formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology* **36**: 1330–1342.
- 690 **Rosner S, Führer E. 2002.** The significance of lenticels for successful *Pityogenes chalcographus* (Coleoptera: Scolytidae) invasion of Norway
691 spruce trees [*Picea abies* (Pinaceae)]. *Trees* **16**: 497–503.
- 692 **Rosner S, Kartusch B. 2003.** Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the seasons. *IAWA Journal* **24**: 105–116.
- 693 **Roth I. 1965.** Histogenese der Lentizellen am Hypokotyl von *Rhizophora Mangle* L. *Österreichische botanische Zeitschrift* **112**: 640–653.
- 694 **Rymbai H, Srivastav M, Sharma RR, Singh SK. 2012.** Lenticels on mango fruit: Origin, development, discoloration and prevention of their
695 discoloration. *Scientia Horticulturae* **135**: 164–170.
- 696 **Saint-Pierre MEG. 1855.** On the Morphology of the Organs called Lenticels. *The Annals and magazine of natural history, zoology, botany, and*
697 *geology* **16**: 273–276.
- 698 **San AT. 2017.** Lenticel discolouration, under-skin browning and resin canal disorder in Australian Mango Fruit cultivars.
- 699 **Schönherr J, Ziegler H. 1980.** Water permeability of *Betula* periderm. *Planta* **147**: 345–354.
- 700 **Scott RI, Chard JM, Hocart MJ, Lennard JH, Graham DC. 1996.** Penetration of potato tuber lenticels by bacteria in relation to biological
701 control of blackleg disease. *Potato Research* **39**: 333–344.
- 702 **Self G, De Assis JS, Caron VC. 2009.** Effects of postharvest handling on lenticel spotting of “Tommy Atkins” mangoes from Northeast Brazil.
703 *Acta Horticulturae* **820**: 681–688.
- 704 **Shimamura S, Yamamoto R, Nakamura T, Shimada S, Komatsu S. 2010.** Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable
705 oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany* **106**: 277–284.
- 706 **Singh V, Gamrasni D, Ben Arie R, Naschitz S, Friedman H. 2016.** Identification of open lenticels in apples after harvest in relation to lenticel
707 breakdown development during storage. *Postharvest Biology and Technology* **121**: 165–170.
- 708 **Sjögersten S, Siegenthaler A, Lopez OR, Aplin P, Turner B, Gauci V. 2020.** Methane emissions from tree stems in neotropical peatlands. *New*
709 *Phytologist* **225**: 769–781.
- 710 **Stahl CE. 1873.** Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.
- 711 **Takanashi K, Sugiyama A, Yazaki K. 2011.** Auxin distribution and lenticel formation in determinate nodule of *Lotus japonicus*. *Plant Signaling*
712 *and Behavior* **6**: 1405–1407.
- 713 **Tamjinda B, Siriphanich J, Nobuchi T. 1992.** Anatomy of lenticels and the occurrence of their discolouration in mangoes (*Mangifera indica*
714 cv. Namdokmai). *Kasetsart Journal* **26**: 57–64.

- 715 **Terras JA. 1900.** The Relation between the Lenticels and Adventitious Roots of *Solanum Dulcamara*. *Transactions and Proceedings of the*
716 *Botanical Society of Edinburgh* **21**: 341–353.
- 717 **Tessmer MA, Appezzato-da-Glória B, Antonioli LR. 2016.** Influence of growing sites and physicochemical features on the incidence of
718 lenticel breakdown in “Gala” and “Galaxy” apples. *Scientia Horticulturae* **205**: 119–126.
- 719 **Tomaschek A. 1881.** Zur Abhandlung des Dr. Kreuz : „Entwicklung der Lenticellen an beschatteten Zweigen von *Ampelopsis hederacea* Michx.
720 *Österreichische botanische Zeitschrift* **31**: 216–218.
- 721 **Topa MA, McLeod KW. 1986.** Aerenchyma and lenticel formation in pine seedlings: A possible avoidance mechanism to anaerobic growth
722 conditions. *Physiologia Plantarum* **68**: 540–550.
- 723 **Turketti SS, Curry E, Lötze E. 2012.** Role of lenticel morphology, frequency and density on incidence of lenticel breakdown in “Gala” apples.
724 *Scientia Horticulturae* **138**: 90–95.
- 725 **Tyner DN, Hocart MJ, Lennard JH, Graham DC. 1997.** Periderm and lenticel characterization in relation to potato cultivar, soil moisture and
726 tuber maturity. *Potato Research* **40**: 181–190.
- 727 **Vinterhalter D, Grubišić D, Bojović-Cvetić D, Budimir S. 1992.** Lenticel hypertrophy in shoot cultures of *Ceratonia siliqua* L. *Plant Cell,*
728 *Tissue and Organ Culture* **31**: 111–114.
- 729 **Weber F. 1916.** Über eine einfache Methode die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu demonstrieren. *Berichte der Deutschen Botanischen*
730 *Gesellschaft* **XXXIV**: 73–82.
- 731 **Weisse A. 1897.** Ueber Lenticellen und verwandte Durchlüftungseinrichtungen bei Monocotylen. *Berichte der Deutschen Botanischen*
732 *Gesellschaft* **15**: 303–320.
- 733 **Wenneker M, Pham KTK, Lemmers MEC, et al. 2017.** *Fibulorhizoctonia psychrophila* is the causal agent of lenticel spot on apple and pear
734 fruit in the Netherlands. *European Journal of Plant Pathology* **148**: 213–217.
- 735 **Wetmore RL. 1926.** Organization and significance of lenticels in dicotyledons. *The Botanical Gazette* **82**: 113–131.
- 736 **Wittmann C, Pfanz H. 2008.** Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on corticular photosynthesis under drought stress.
737 *Trees* **22**: 187–196.
- 738 **Woffenden LM, Priestley JH. 1924.** The toxic action of coal gas upon plants: II. The effect of coal gas upon cork and lenticel formation. *Annals*
739 *of Applied Botany* **11**: 42–53.
- 740 **Xiao Z, Rogiers SY, Sadras VO, Tyerman SD. 2018.** Hypoxia in grape berries: The role of seed respiration and lenticels on the berry pedicel
741 and the possible link to cell death. *Journal of Experimental Botany* **69**: 2071–2083.

- 742 **Zahlbruckner A. 1884.** Neue Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **34**: 107–
743 116.
- 744 **Zauberman G, Kislev N, Weksler A, Shoshani Z, Fuchs Y. 1989.** Ethylene-induced proliferation of avocado fruit lenticel cells. *Plant Growth*
745 *Regulation* **8**: 55–63.
- 746

747 **Morfologia e estrutura funcional de lenticelas em espécies arbóreas da Caatinga, com**
748 **observações de anatomia da casca e madeira**

749 Mayara A. Pereira^{1,3}, Kleber R. Silva², Adriana P. Martinelli², Leonardo M. Versieux³ & Gislene Ganade¹

750 ¹ Laboratório de Ecologia da Restauração, Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, 59072-970, Natal-RN.

751 ² Laboratório de Biotecnologia Vegetal, Centro de Energia Nuclear na Agricultura da Universidade de São Paulo, CENA-USP, 13416-903, Piracicaba-SP.

752 ³ Laboratório de Botânica e Sistemática, Departamento de Botânica e Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, UFRN, 59072-970, Natal-RN.

753 **Resumo**

754 Existe uma lacuna de estudos sobre a presença e possível função de poros de lenticelas em
755 ambientes de climas áridos e semiáridos. Com base nisso, o objetivo desse capítulo foi descrever a
756 presença, morfologia interna e externa das lenticelas em caules de 14 espécies de arbóreas da Caatinga, a
757 fim de buscar possíveis padrões morfológicos e separá-las em tipos funcionais, discutindo sua possível
758 função nesse ambiente semiárido. De forma específica, buscamos: 1. Caracterizar os tipos de ritidomas e
759 padrão de ocorrência de lenticelas no caule; 2. Descrever a morfologia das lenticelas e separá-las em tipos
760 funcionais de acordo com a organização estrutural; 3. Descrever a morfologia da casca e madeira em
761 termos estruturais e funcionais. As lenticelas são estruturas originadas na cavidade subestomática em
762 locais onde o felogênio possui uma atividade mais intensa. Essas estruturas são caracterizadas
763 principalmente por células de formato arredondado cuja organização possibilita a presença de espaços
764 intercelulares em meio as células de súber, compactamente arrançadas e de paredes altamente
765 suberificadas. Essa organização estrutural permite que as lenticelas conectem os tecidos internos da planta
766 com o ambiente externo propiciando permeabilidade ao ar, vapor de água, aerossóis, bem como servindo
767 de meio para transpiração. A fim de reportar a presença de lenticelas, seus possíveis padrões morfológicos
768 e tipos funcionais, foram coletadas amostras de 5 indivíduos para cada uma das 14 espécies arbóreas e
769 preparadas lâminas histológicas para descrição anatômica dessas estruturas. Adicionalmente, as lenticelas
770 foram analisadas através de microscopia eletrônica de varredura e material fresco para descrições de sua
771 morfologia externa e estrutura sob estereomicroscópio. Encontramos diferenças entre as características
772 morfológicas das lenticelas, assim como do caule. Houve uma maior predominância de ritidomas
773 lenticelados, compostos por lenticelas pequenas em grandes densidades, podendo indicar a presença de
774 uma estratégia de segurança de condutância. Observamos também dois padrões de alternância estrutural
775 nas lenticelas, como dois tipos funcionais, sugerindo que as espécies podem adotar estratégias diferentes
776 para o enfrentamento das condições ambientais do semiárido. Os padrões encontrados não parecem ter um
777 agrupamento filogenético específico, denotando que ambos podem estar sobre pressões de seleção,
778 podendo resultar em uma convergência adaptativa nas diferentes espécies. Como todas as espécies
779 estudadas apresentaram lenticelas em seus caules, sugerimos que essas podem funcionar para trocas

780 gasosas envolvidas na respiração ou até fotossíntese realizada pelo caule verde das plantas, bem como
781 funcionarem como estrutura de absorção de vapor de água para otimizar a resistência à seca.

782 **Palavras-chave:** alternância estrutural; camada de oclusão; anatomia da casca; crescimento secundário;
783 anatomia da lenticela.

784 **Introdução**

785 Durante o crescimento secundário, os estômatos, responsáveis por realizar as trocas gasosas no
786 corpo primário da planta, são substituídos pelas lenticelas, estruturas semelhantes a poros originadas em
787 locais onde o felogênio apresenta uma atividade meristemática mais intensa (Mauseth 2016). Esse
788 processo ocorre em todas as regiões onde a epiderme é substituída pela periderme, tecido de revestimento
789 de origem secundária. As lenticelas parecem ter evoluído há milhares de anos como uma das muitas
790 adaptações desenvolvidas pelas plantas lenhosas com a conquista do ambiente terrestre. O registro mais
791 antigo conhecido para estas estruturas é datado em cerca de 30 mil anos (cal BP), sendo descrito em fósseis
792 de *Betula pubescens*, táxon pertencente ao grupo das angiospermas (Ravazzi *et al.* 2020). De maneira
793 geral, estas estruturas variam em tamanho, número (De Candolle 1839; Groh 2000) e funções, e sua
794 influência na sobrevivência ainda é discutida até os dias atuais.

795 As lenticelas surgem comumente na cavidade subestomática a partir de divisões envolvendo as
796 células parenquimáticas, ainda na presença de epiderme; esse processo resulta na produção de células da
797 feloderme para o interior, as quais farão parte do córtex posteriormente, e células de enchimento,
798 arredondadas de paredes delicadas, representativas das lenticelas, para o exterior. O formato característico
799 das células de enchimento possibilita a presença de amplos espaços intercelulares, o que torna a
800 organização dessas estruturas distinta da periderme circundante, constituída de células tabulares de
801 paredes espessas, altamente suberificadas e compactamente arranjadas.

802 Com a produção contínua de células de enchimento, a epiderme é rompida e as lenticelas são
803 projetadas para fora como pequenas protuberâncias, assumindo contato com o ambiente externo, e o início
804 do desenvolvimento da periderme é observado em seguida (Stahl 1873; Costerus 1875). De acordo com
805 Stahl (1873), a relação fisiológica das lenticelas com a periderme é análoga a dos estômatos com a
806 epiderme, entretanto, a função desempenhada por estas estruturas durante o desenvolvimento secundário
807 ainda é discutida, já que a realização de trocas gasosas parece ser apenas uma de suas atribuições.

808 A concentração dos espaços intercelulares no tecido de enchimento das lenticelas está diretamente
809 relacionada as suas funções conhecidas. As células de formato arredondado conferem uma disposição
810 menos densa, permitindo uma alta permeabilidade ao ar, vapor de água, partículas de aerossóis, CO₂ e até

811 mesmo servindo de caminho para invasão para parasitas (Neger 1922; Schönherr and Ziegler 1975; Jacob
812 *et al.* 1989; Langenfeld-Heyser *et al.* 1996; Groh *et al.* 2002; Rosner and Führer 2002; Lendzian 2006).
813 Além disso, seus tecidos também facilitam a transpiração em estações quentes, assim como a emissão de
814 metano em plantas de ambiente alagados (Müller 1877; Schönherr and Ziegler 1980; Rosner and Kartusch
815 2003; Lendzian 2006; Pangala *et al.* 2014; Sjögersten *et al.* 2020).

816 Diferentemente dos estômatos, as lenticelas não têm a capacidade de autoregulação através da
817 diferença osmótica e de turgor nas células-guarda, dessa forma sua contribuição para a sobrevivência das
818 plantas ainda é questionada (Groh *et al.* 2002; Lendzian 2006). Atualmente, é sabido que a existência das
819 lenticelas não se restringe ao caule, ocorrendo também em raízes, frutos, pecíolos, entre outros órgãos,
820 estando presentes em diferentes grupos de plantas vasculares, principalmente em gimnospermas e
821 angiospermas (Pereira *et al. in prep.*; Cap. 1).

822 Em muitas espécies, as lenticelas apresentam uma alternância estrutural de acordo com a estação
823 do ano, entre períodos nos quais está aberta ou vedada por uma camada de oclusão. Essa adaptação foi
824 primeiramente descrita por Stahl (1873) como sendo uma estratificação do próprio tecido de enchimento,
825 com formações de camadas de células de enchimento alternadas por uma ou mais camadas finas de células
826 similares às do súber, compactamente conectadas, mas que se assemelham ao tecido de enchimento em
827 tamanho e origem. A sazonalidade e a disponibilidade de água parecem ser os fatores que modulam essa
828 adaptação, a qual até então tem registros somente para ambientes temperados, tendo início no verão e se
829 perdurando até a primavera seguinte (Stahl 1873; Coutts 1982; Kalachanis and Psaras 2007). A alternância
830 estrutural é resultante da mudança da atividade meristemática do felogênio, com a camada de oclusão
831 sendo construída anteriormente a períodos de dormência (i.e. estações que impõe dificuldades ao
832 desenvolvimento), nos quais as atividades metabólicas serão reduzidas ao mínimo, e rompida quando o
833 meristema se torna novamente ativo.

834 Com a retomada da atividade meristemática do felogênio, a produção de novas células de
835 enchimento em direção ao exterior e de feloderme para o interior exerce uma pressão sob a camada de
836 oclusão, que se rompe, fazendo com que os tecidos da lenticela voltem a estar em comunicação com a
837 atmosfera. Em um mesmo indivíduo, esse processo ocorre de forma gradativa (Zahlbruckner 1884). Ao
838 contrário do que pensam alguns autores (Stahl 1873; Kalachanis and Psaras 2007), a camada de oclusão
839 não impede trocas gasosas entre os tecidos internos e o ambiente; mesmo com o arranjo compacto das
840 células, espaços intercelulares minúsculos ainda estão presentes, permitindo o trânsito livre de gases e até
841 mesmo pequenas partículas aerossóis (Costerus 1875; Zahlbruckner 1884; Weber 1916; Jacob *et al.* 1989).
842 Nem todas as espécies possuem essa diferenciação sazonal na organização estrutural das lenticelas, em

843 algumas espécies as estruturas permanecem estáticas ao longo do tempo (Kalachanis and Psaras 2007).
844 Através da alternância estrutural, Wutz (1955) descreveu três tipos de lenticelas geralmente encontradas
845 entre os órgãos formadores de periderme. Resumidamente, a classificação desse autor se baseou no grau
846 de estratificação do tecido das lenticelas, diferente em cada um dos tipos apresentados.

847 Muito do que sabemos sobre as lenticelas se baseia em plantas de ambientes alagados ou úmidos,
848 com poucos ou nenhum conhecimento a respeito da sua ocorrência ou função ecológica em plantas de
849 florestas secas (Pereira et al. *in prep.*; Cap. 1). Com maior extensão territorial, as florestas tropicais secas
850 são moduladas principalmente pela temperatura e sazonalidade das precipitações, assim como sua
851 duração, características que induzem a vegetação a apresentar traços e adaptações específicas (Crosswhite
852 and Crosswhite 1984; Murphy and Lugo 1986; Fahn and Cutler 1992; Mooney *et al.* 1995; Sampaio 1995;
853 Dickison 2000). A Caatinga, uma das maiores florestas sazonalmente secas dos neotrópicos, se estende
854 pelo Nordeste brasileiro e tem vegetação condicionada pelo clima semi-árido, responsável por dividir sua
855 extensão em 9 sub-regiões biogeográficas floristicamente distintas (Sampaio 1995; Queiroz 2006; Banda
856 *et al.* 2016; Silva and Souza 2018). Cerca de 2.666 espécies de plantas lenhosas ocorrem no bioma, com
857 aproximadamente 1.112 destas sendo arbóreas (Banda *et al.* 2016; Silva and Souza 2018).

858 Apesar de sua relevância ecológica, a Caatinga é o bioma brasileiro que reúne menos estudos,
859 principalmente com relação a seus aspectos biológicos (Andrade-Lima 1981; Sampaio 1995; Machado *et*
860 *al.* 1997; Leal *et al.* 2003). O padrão de ocorrência e organização das lenticelas em espécies de Caatinga
861 é relativamente inexplorado, assim como para outras florestas secas em todo mundo (Pereira et al. *in prep.*;
862 Cap. 1). A influência das lenticelas na sobrevivência de espécies lenhosas, sejam elas arbóreas ou não,
863 ainda é desconhecida em ambientes áridos e semiáridos, com informações fisiológicas baseadas em
864 plantas de ambientes úmidos e alagados.

865 Assumindo a carência de estudos de anatomia de madeira de espécies da Caatinga e a ausência de
866 estudos sobre lenticelas em espécies lenhosas de ambientes secos, o objetivo desse trabalho foi descrever
867 a morfologia interna e externa das lenticelas e caule de 14 espécies arbóreas da Caatinga para caracterizar
868 padrões morfológicos e separá-las em tipos funcionais. De forma específica, buscamos: 1. Caracterizar os
869 tipos de ritidomas e padrão de ocorrência de lenticelas no caule; 2. Descrever a morfologia das lenticelas
870 e separá-las em tipos funcionais de acordo com a organização estrutural; 3. Descrever a morfologia da
871 casca e madeira em termos estruturais e funcionais. Nós esperamos que sejam observadas características
872 adaptativas, como as já referidas camadas de oclusão, que ocorrem em lenticelas de ambientes sazonais,
873 e também que a morfologia seja variável, já que amostraremos espécies de diferentes famílias.

874

875 **Material e métodos**876 *Coleta de amostras*

877 As 14 espécies estudadas são nativas da Caatinga e foram cultivadas em casa de vegetação na
 878 Floresta Nacional de Açu (05°32'18,81"S – 36°56'49,9"O, 413,52 ha), localizada no município de Assú,
 879 estado do Rio Grande do Norte, Brasil (Tab. 1). Essas espécies foram particularmente escolhidas por serem
 880 típicas da Caatinga e já estarem em cultivo para o projeto de restauração da Caatinga (Experimento
 881 BrazilDry; Ganade *et al. in prep.*). Os indivíduos foram cultivados em canos de PVC de 1,0 m de
 882 comprimento em uma mistura de solo local (Caatinga; 40%), areia (30%) e estrume (30%). As plântulas
 883 recebiam água via aspersão semanalmente por cerca de 30 min, e a coleta das amostras foi realizada
 884 quando o desenvolvimento da periderme foi evidenciado em todas as espécies (~8 meses de idade), estágio
 885 em que a presença de lenticelas é mais facilmente visível. As amostras, retiradas do caule principal,
 886 possuíam cinco centímetros de comprimento e foram coletadas de forma padronizada, a 10 centímetros da
 887 base do caule de cinco indivíduos diferentes para cada uma das 14 espécies, os quais foram mortos no ato
 888 de extração; o cultivo e coleta de amostras são representados pela Figura S1a. O material foi fixado em
 889 solução de paraformaldeído 4%, desidratado em série alcoólica (10 – 70%) e armazenado em refrigerador.

890 **Tabela 1.** Espécies amostradas para análise anatômica e morfológica das lenticelas e caule. Nomes de famílias, ordens e nome
 891 popular seguem o APG IV (2016) e a Flora do Brasil (2020).

Espécie	Família	Ordem	Nome popular
<i>Amburana cearensis</i> (Allemao) A.C.Sm.	Fabaceae-Papilionoideae	Fabales	Cumarú de cheiro; cerejeira
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Fabaceae-Mimosoideae	Fabales	Angico-vermelho
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart. & Zucc.	Apocynaceae	Gentianales	Pereiro
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Fabaceae-Caesalpinioideae	Fabales	Mororó
<i>Cenostigma nordestinum</i> Gagnon & G.P.Lewis	Fabaceae-Caesalpinioideae	Fabales	Catingueira
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	Malvales	Algodão
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillett	Burseraceae	Sapindales	Imburana
<i>Cynophalla hastata</i> (Jacq.) J.Presl	Capparaceae	Brassicales	Feijão-bravo; feijão de boi
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	Lamiales	Ipê-roxo
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz	Fabaceae-Caesalpinioideae	Fabales	Jucá; pau-ferro
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae-Mimosoideae	Fabales	Jurema-preta; Cárbon colorado; Tepescohuite
<i>Piptadenia retusa</i> P.G.Ribeiro, Seigler & Ebinger	Fabaceae-Mimosoideae	Fabales	Jurema-branca; unha-de-gato.
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A.St.-Hil., Juss. & Cambess.) A.Robyns	Malvaceae	Malvales	Imbiratanha; imbiricu
<i>Sarcomphalus joazeiro</i> (Mart.) Hauenschild	Rhamnaceae	Rosales	Joazeiro

892

893

894 *Morfologia do caule e lenticelas*

895 Os padrões de ritidoma das espécies foram classificados de acordo com Ribeiro et al. (1999)
896 através de fotografias de três indivíduos *in vivo*. As principais características morfológicas das lenticelas
897 também foram descritas, incluído forma, proeminência e disposição. Todas as características das lenticelas
898 foram analisadas em microscopia eletrônica de varredura (MEV), com exceção da disposição, analisada
899 em material fixado sob microscópio estereoscópio (Leica EZ4 HD). Para as análises sob MEV, as amostras
900 foram divididas em fragmentos menores, os quais foram desidratados em série etílica (80, 90 e 100%),
901 submetidos ao ponto crítico em CO₂ líquido (EM CPD300 Baltec, Leica, Wetzla, Germany) e metalizados
902 em ouro (180 segundos; Leica EM ACE600). A captura de imagens foi realizada com microscópio
903 eletrônico de varredura (JEOL JSM-IT300 LV). Os resultados foram comparados a padrões encontrados
904 por Ribeiro et al. (1999) em indivíduos *in vivo*.

905 *Estudo anatômico*

906 As amostras armazenadas em etanol 70% foram segmentadas (~1 cm; Fig. S2b), reidratadas em
907 série alcoólica reversa (70% - 10%) e submetidas ao processo de amolecimento em Etilenodiamina 10%
908 por 15 dias, com base no método desenvolvido por Kukachka (1977). Posteriormente, as amostras foram
909 novamente desidratadas (série alcoólica crescente 20% - 100%, propanol 100% e butanol 100%),
910 infiltradas em historesina (Leica) e seccionadas transversalmente em micrótomo (6-7 µm; Leica RM2155)
911 para montagem de lâminas histológicas. As lâminas foram coradas com ácido periódico – reativo de Schiff
912 (PAS) e azul de toluidina a 0,05% em borato de sódio (O'Brien et al. 1964; Feder and O'Brien 1968) e
913 montadas em lâminas permanentes com Entellan (Merck). Testes histoquímicos também foram realizados
914 com Vermelho de Rutênio para compostos pécnicos (Chamberlain 1932), Sudan IV para substâncias
915 lipídicas (Kraus and Arduin 1997) e Cloreto Férrico para compostos fenólicos (Johansen 1940). A análise
916 das lâminas e obtenção de imagens foram feitas com microscópio de luz com câmera acoplada (Zeiss
917 Axioskop 40) e programa de digitalização de imagens (AxioVision Rel. 4.8 software).

918 *Filogenia*

919 Para ilustrar o parentesco entre as espécies uma árvore filogenética foi construída a partir da
920 megafilogenia “PhytoPhylo” (Qian and Jin 2016), aplicada a função “S.PhyloMaker” do pacote *phytools*
921 (Revell 2012) no *software* R (R Core Team 2021). A função “S.PhyloMaker” utiliza três métodos distintos
922 de inserção de táxons faltantes na megafilogenia, cada qual gerando uma árvore filogenética diferente
923 (Qian and Jin 2016). Através da comparação entre os métodos (Qian & Jin 2016), foi constatado que a

924 filogenia gerada pelo método 3 era a que melhor se aproximava de resultados baseados em filogenias bem
925 resolvidas, sendo, então, a escolhida para ser representada nesse estudo.

926 **Resultados**

927 *Morfologia do caule e lenticelas*

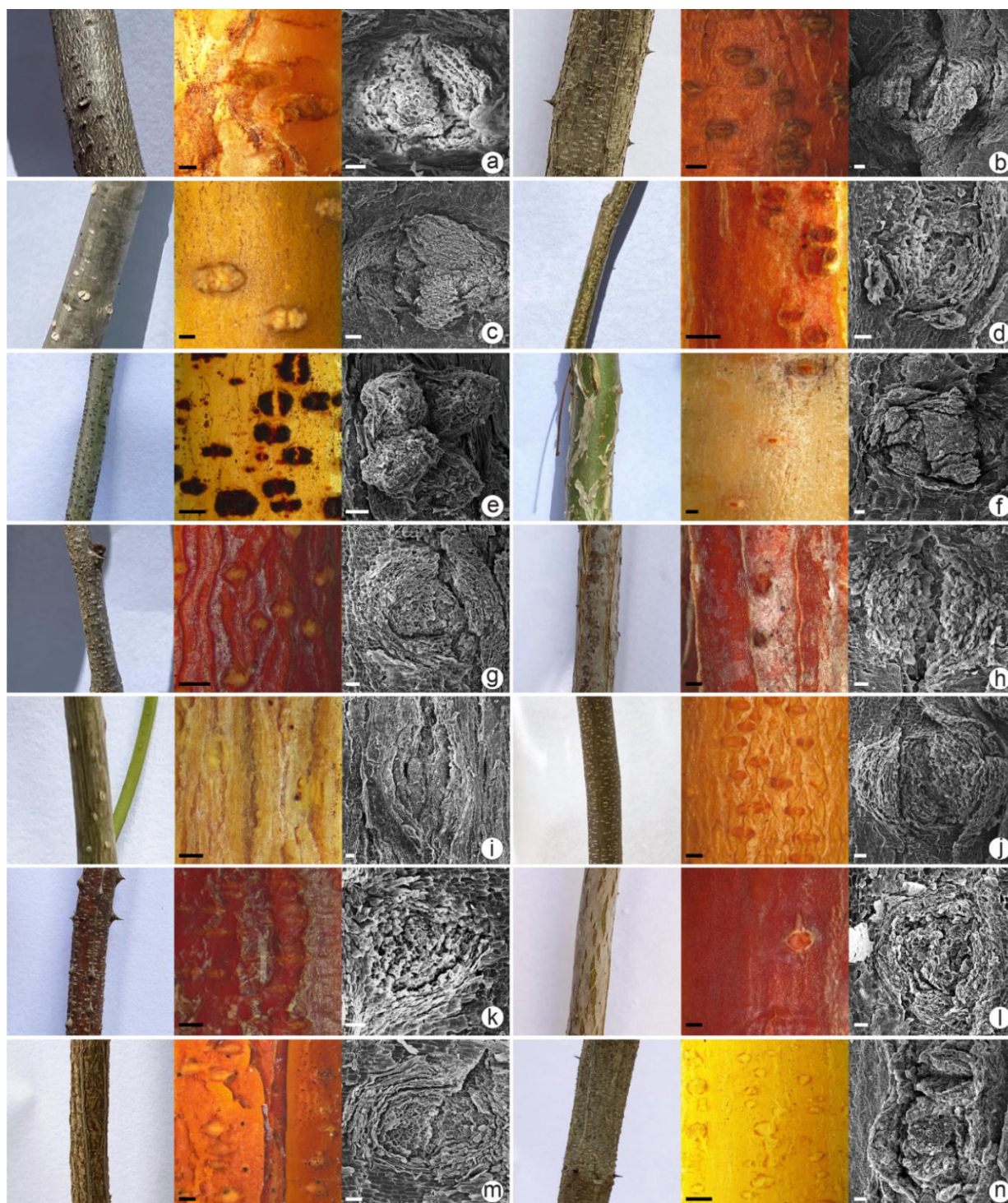
928 Os padrões de ritidoma diferiram entre as plantas jovens, com maior predominância de ritidomas
929 lenticelados (Tab. 2; Figs. 1b-e, 1g, 1j, 1k, 1m e 1n). Em algumas espécies, como *Anadenanthera*
930 *colubrina* (Fig. 1b), *Mimosa tenuiflora* (Fig. 1k) e *Sarcomphalus joazeiro* (Fig. 1n), além de lenticelas
931 visualmente distintas, foi também observada a presença de espinhos. Diferente das espécies de ritidoma
932 lenticelado, *Amburana cearensis* (Fig. 1a) e *Commiphora leptophloeos* (Fig. 1f) apresentaram um padrão
933 laminado, enquanto *Handroanthus impetiginosus* (Fig. 1i) e *Pseudobombax marginatum* (Fig. 1l)
934 diferiram por seu ritidoma fissurado e *Cochlospermum vitifolium* (Fig. 1h), escamoso (Tab. 2).

935 Nas lenticelas, a projeção do tecido de enchimento diferiu entre as espécies, assim como a
936 organização e tamanho das células de enchimento (Fig. 1). Algumas espécies possuem lenticelas
937 proeminentes, como *Bauhinia cheilantha* (Fig. 1d) e *Cynophalla hastata* (Fig. 1e), enquanto em outras,
938 como *H. impetiginosus* (Fig. 1i) e *Piptadenia retusa* (Fig. 1m), estas estruturas foram observadas inseridas
939 mais profundamente na periderme suberificada, sendo classificadas como não-proeminentes (Tab. 2). As
940 lenticelas das 14 espécies também diferiram em relação a outras duas variáveis: formato e disposição.

941 Entre espécies, o formato da lenticela se distinguiu entre elipsoidal-horizontal ou vertical, quando
942 a estrutura possui uma forma elipsoidal mas o maior eixo encontra-se na direção horizontal (Figs. 1e, 1j,
943 1k, 1m e 1n) ou vertical (Fig. 1i), e arredondada, quando a lenticela tende a ter ambas as medidas
944 semelhantes, sendo quase circular (Figs. 1a, 1b, 1c, 1d, 1f, 1g, 1h e 1j). Finalmente, o último critério de
945 classificação se refere proximidade uma das outras quando observadas no caule, sendo congestionadas quando,
946 de maneira geral, as lenticelas ocorrem proximamente (Fig. 1b, 1d, 1e, 1g, 1j, 1k, 1m e 1n) e esparsas,
947 quando distantes entre si (Figs. 1a, 1c, 1f, 1h, 1i e 1l; Tab. 2).

Tabela 2. Características morfológicas das lenticelas e caules de 14 espécies de plantas lenhosas da Caatinga.

Espécie	Formato	Proeminência	Disposição	Classificação do ritidoma	Observações adicionais do ritidoma
<i>A. cearensis</i>	Arredondada	Levemente proeminentes	Esparsas	Lâminas coriáceas	Nos locais onde o desprendimento das lâminas ocorreu, lenticelas arredondadas podem ser facilmente percebidas.
<i>A. colubrina</i>	Arredondada	Proeminentes	Congestas	Lenticelado com espinhos	Lenticelas elípticas horizontalmente alongadas.
<i>A. pyriformis</i>	Arredondada	Proeminentes	Esparsas	Lenticelado	Lenticelas grandes.
<i>B. cheilantha</i>	Arredondada	Proeminentes	Congestas	Lenticelado	Lenticelas pequenas.
<i>C. hastata</i>	Elipsoidal-horizontal	Proeminentes	Congestas	Lenticelado	Em partes mais jovens do caule, as lenticelas podem ser mais claras que o tecido de súber circundante.
<i>C. leptophloeos</i>	Arredondada	Proeminentes	Esparsas	Lâminas coriáceas	Lenticelas grandes.
<i>C. nordestinum</i>	Arredondada	Levemente proeminentes	Congestas	Lenticelado	Lenticelas facilmente perceptíveis.
<i>C. vitifolium</i>	Arredondada	Proeminentes	Esparsas	Escamoso	
<i>H. impetiginosus</i>	Elipsoidal-vertical	Não-proeminentes	Esparsas	Fissurado	Fissuras longitudinais descontínuas de crista aguda e sulcos pouco profundos; lenticelas elipsoidais alongadas verticalmente.
<i>L. ferrea</i>	Elipsoidal-horizontal	Proeminentes	Congestas	Lenticelado	
<i>M. tenuiflora</i>	Elipsoidal-horizontal	Proeminentes	Congestas	Lenticelado com espinhos	Lenticelas alongadas horizontalmente; espinhos protuberantes dispostos em linhas verticais bem definidas
<i>P. marginatum</i>	Arredondada	Proeminentes	Esparsas	Fissurado	Fissuras longitudinalmente descontínuas, crista côncava e sulcos largos, pouco profundos.
<i>P. retusa</i>	Elipsoidal-horizontal	Não-proeminentes	Congestas	Lenticelado	Lenticelas alongadas horizontalmente e dispostas em forma de linhas descontínuas.
<i>S. joazeiro</i>	Elipsoidal-horizontal	Proeminentes	Congestas	Lenticelado com espinhos	As lenticelas, pequenas, densas e alongadas horizontalmente, estão dispostas em linhas facilmente distinguíveis.



950

951 **Figura 1.** Imagens do caule em casa de vegetação (à esquerda, material fresco), visto em microscópio estereoscópio (ao
 952 centro material fixado em PFA 4% e armazenado em álcool 70%) e lenticela vista ao microscópio eletrônico de varredura
 953 (à direita): **(a)** *A. cearensis* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(b)** *A. colubrina* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(c)** *A. pyrifolium* (escalas
 954 0,5 mm; 100 μ m); **(d)** *B. cheilantha* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(e)** *C. hastata* (escalas 0,5 mm; 100 μ m); **(f)** *C. leptophloeos*
 955 (escalas 0,5 mm; 100 μ m); **(g)** *C. nordestinum* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(h)** *C. vitifolium* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(i)** *H.*
 956 *impetiginosus* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(j)** *L. ferrea* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(k)** *M. tenuiflora* (escalas 0,5 mm; 50 μ m);
 957 **(l)** *P. marginatum* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(m)** *P. retusa* (escalas 0,5 mm; 50 μ m); **(n)** *S. joazeiro* (escalas 0,5 mm; 50
 958 μ m).

959

Aspectos anatômicos gerais

960

961

962

963

964

965

966

967

968

969

970

971

972

973

974

975

976

977

978

979

980

981

982

983

984

985

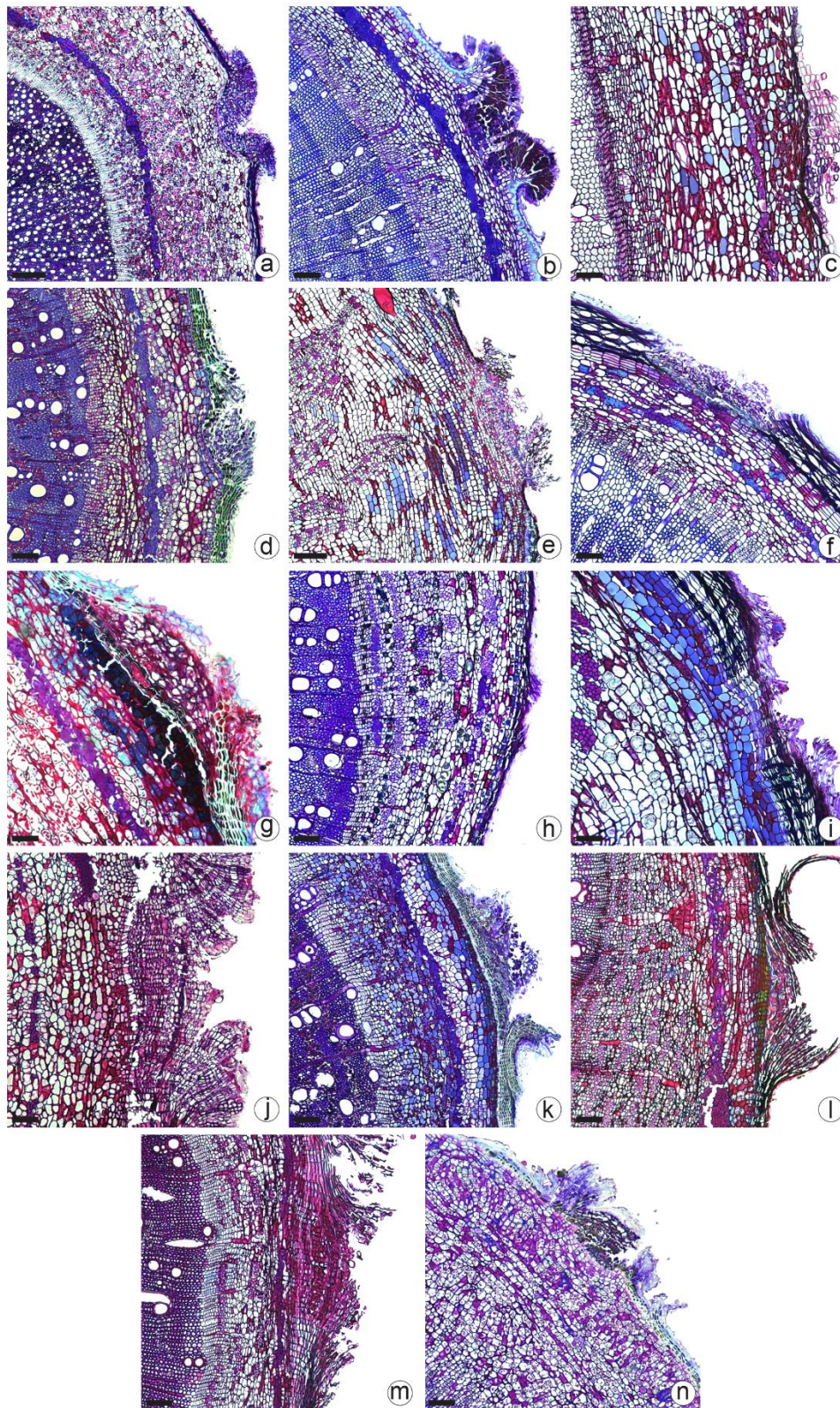
986

987

988

989

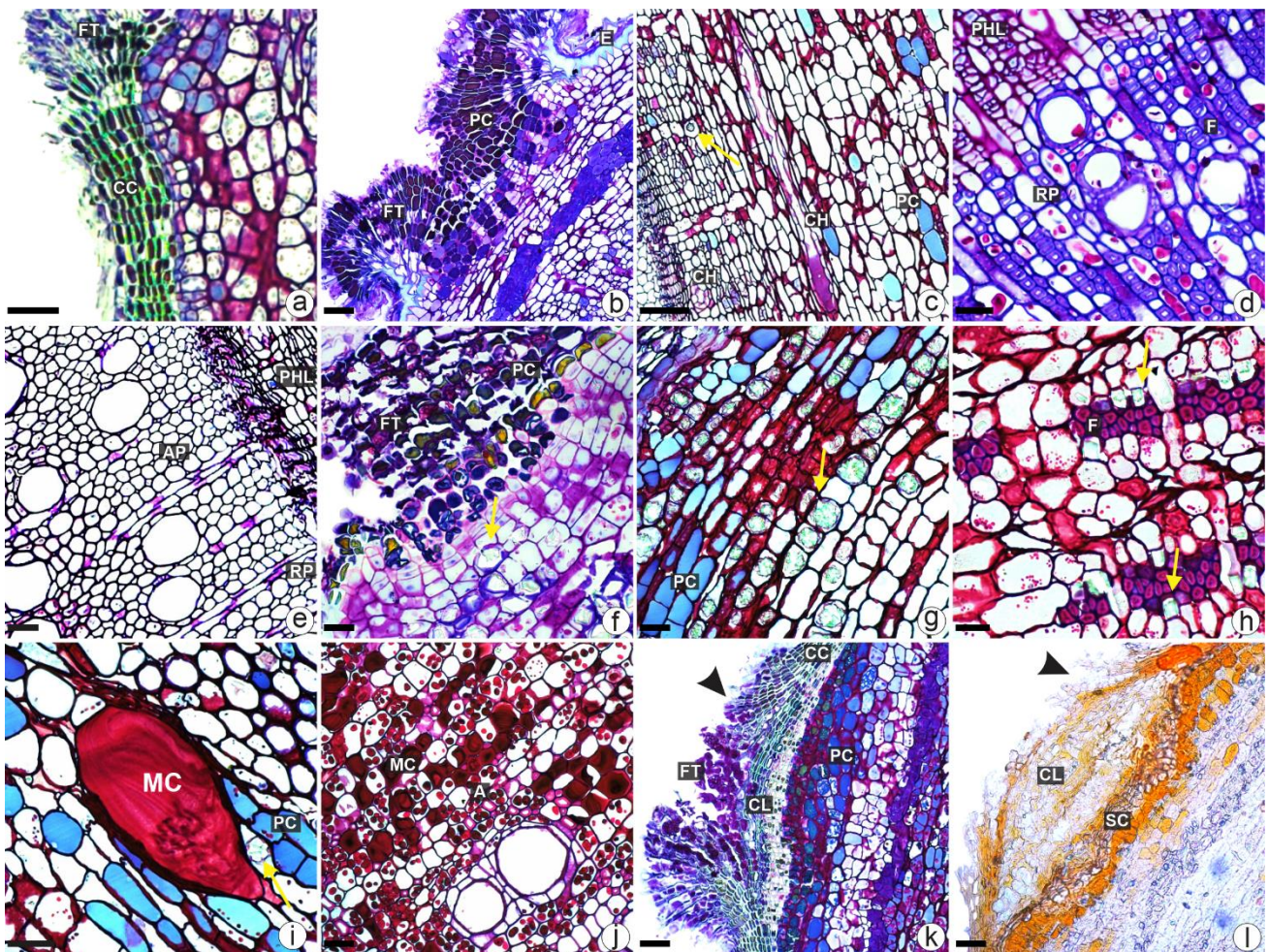
As espécies apresentaram um padrão bem marcado de periderme multiestratificada, formada por células tabulares suberizadas dispostas compactamente (Fig. 2; Fig. 3a), tendo parte do córtex ainda presente. Algumas, como *C. hastata* (Fig. 2b) e *S. joazeiro* (Fig. 2n), exibem ainda fragmentos de epiderme, indicando que a periderme é recém formada (Fig. 3b), enquanto nas outras um estágio de desenvolvimento mais avançado é evidente. As lenticelas ocorrem na periderme diferenciando-se por seu arranjo de células frouxamente organizadas (Fig. 2; Figs. 3a, 3b, 3f, 3k), devido a uma atividade meristemática diferenciada do felogênio; dois tipos de lenticelas foram identificados nas espécies estudadas e serão descritos em detalhe no próximo tópico. O córtex é heterogêneo, composto principalmente por células parenquimáticas e grupos de fibras com poucos espaços intercelulares (Fig. 2; Figs. 3b, 3g e 3k). As células parenquimáticas possuem paredes primárias espessadas, com coloração evidente ao PAS e Vermelho de Rutênio, indicando reação a polissacarídeos e compostos pécnicos, respectivamente. O sistema vascular é constituído por floema condutor (secundário) e não-condutor (primário), câmbio e xilema. O floema é caracterizado pela presença de faixas tangenciais de fibras intercaladas por células do parênquima, estas últimas também apresentam paredes espessadas com reação positiva ao PAS e Vermelho de Rutênio. Na espécie *C. leptophloeos* (Fig. 2c) foram observados canais secretores no floema secundário (Fig. 3c), inclusive próximo ao câmbio, que por sua vez é multiestratificado, constituído por células de formato tabular. No xilema, nas espécies *A. colubrina* (Fig. 2g), *A. pyriformis* (Fig. 2a), *B. cheilantha* (Fig. 2h), *C. nordestinum* (Fig. 2d), *H. impetiginosus* (Fig. 2j), *L. ferrea* (Fig. 2k), *M. tenuiflora* (Fig. 2l) e *S. joazeiro* (Fig. 2n) foram observadas células condutoras, parenquimáticas e um grande número de fibras (lenho esclerenquimático; Fig. 3d), já nas espécies *A. cearensis* (Fig. 2f), *C. hastata* (Fig. 2b), *C. leptophloeos* (Fig. 2c), *C. vitifolium* (Fig. 2i), *P. marginatum* (Fig. 2e) e *P. retusa* (Fig. 2m), o xilema secundário é formado apenas por células condutoras e parenquimáticas (lenho parenquimático; Fig. 3e). Ressalta-se que as espécies, até o momento do estudo, apresentavam periderme, incluindo em alguns casos vestígios de células epidérmicas, córtex, floema não-condutor e condutor, caracterizando a casca.



990

991 **Figura 2.** Seções transversais do caule e lenticelas de 14 espécies lenhosas nativas da Caatinga coradas com PAS. A ordem
 992 de organização segue o padrão de espécies que apresentam um mesmo tipo de lenticela. Padrão um: (a) *A. pyriformium*, (b)
 993 *C. hastata*, (c) *C. leptophloeos*, (d) *C. nordestinum* e (e) *P. marginatum*; padrão dois: (f) *A. cearensis*, (g) *A. colubrina*, (h)
 994 *B. cheilantha*, (i) *C. vitifolium*, (j) *H. impetiginosus*, (k) *L. ferrea*, (l) *M. tenuiflora*, (m) *P. retusa* e (n) *S. joazeiro*. Escalas
 995 = (a) e (e) 250 μm; (b)-(d), (f) e (h)-(n) 100 μm; (g) 50 μm.

996 Compostos fenólicos foram observados nas células da periderme e/ou córtex de todas as
 997 espécies (Fig. 2); ressalta-se que na maioria das espécies uma grande quantidade de compostos
 998 fenólicos ocorre na própria lenticela (Figs. 3b e 3f). Grãos de amido podem ser encontrados nas células
 999 parenquimáticas da casca e do xilema secundário (Figs. 3a, 3d, 3f, 3h, 3j e 3k). Cristais de oxalato de
 1000 cálcio irregulares ou em forma de drusas, estilóides ou prismáticos ocorrem em células do córtex e
 1001 floema secundário (Figs. 3c, 3f, 3g, 3h e 3i). Apenas *P. marginatum* apresentou células mucilaginosas
 1002 – células com conteúdo reagindo positivamente ao PAS – observadas no córtex e xilema secundário
 1003 (Fig. 3i e 3j). O conteúdo dos canais secretores de *C. leptophloeos* também apresentou reação positiva
 1004 ao PAS. A presença dessas características, entre outras, e seus locais de ocorrência para cada espécie
 1005 são apresentados na tabela 3.



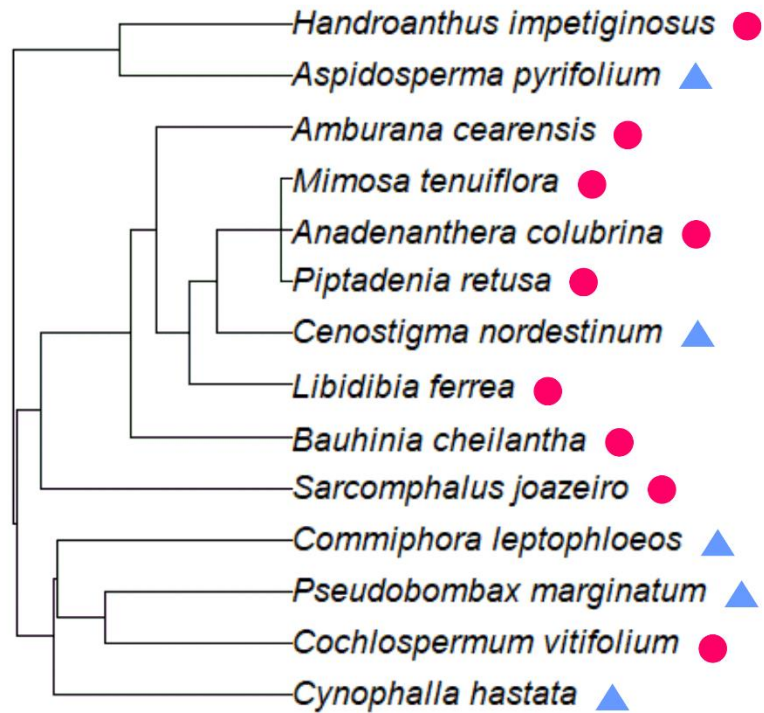
1006 **Figura 3.** Seções transversais do caule e lenticelas detalhando: (a) organização do tecido do súber em *C. nosdestinum*; (b)
 1007 compostos fenólicos no tecido de enchimento das lenticelas e fragmentos de epiderme em *C. hastata*; (c) canais no floema
 1008 secundário com presença de compostos polissacarídicos em *C. leptophloeos*; (d) lenho esclerenquimático em *S. joazeiro*;
 1009 (e) lenho parenquimático em *C. leptophloeos*; (f) cristais tipo primático no córtex de *S. joazeiro*; (g) cristais tipo drusa no
 1010 córtex de *C. vitifolium*; (h) cristais tipo estilóides no floema secundário de *H. impetiginosus*; (i) mucilagem e cristais tipo
 1011 drusa no córtex de *P. marginatum*; (j) células mucilaginosas no xilema secundário de *P. marginatum*; (k) camada de
 1012

1013 oclusão em *L. ferrea*, também com presença de tecido de enchimento; **(I)** estratificação do tecido de enchimento
1014 evidenciando células suberificadas (na cor laranja) e camada de oclusão em *A. colubrina*. Escalas = (d), (f) e (h) 25 µm;
1015 (a), (e), (i), (j), (k) e (l) 50 µm; (c) e (g) 100 µm. Corantes = (a)-(k) PAS; (l) Sudan IV. (A = amido; AP = parênquima
1016 axial; CC = células do súber; CH = canais; CL = camada de oclusão; E = epiderme; F = fibras; FT = tecido de enchimento;
1017 MC = células mucilaginosas; PC = compostos fenólicos; PHL = floema secundário; RP = raio parenquimático; SC = células
1018 suberizadas (de cor laranja); setas amarelas = cristas de oxalato de cálcio; cabeça de seta = camadas de oclusão rompidas).

1019 *Anatomia das lenticelas*

1020 Com a formação da periderme, as lenticelas já podem ser facilmente observadas no caule das
1021 espécies estudadas. Ao todo, foram identificados dois padrões de estruturas distintas entre si, ilustrados
1022 de acordo com a relação filogenética das espécies na Figura 4. O padrão observado em *A. pyrifolium*
1023 (Fig. 2a), *C. hastata* (Fig. 2b), *C. leptophloeos* (Fig. 2c), *C. nordestinum* (Fig. 2d) e *P. marginatum*
1024 (Fig. 2e) caracteriza-se pelo arranjo pouco denso das células de paredes delgadas não-suberizadas do
1025 tecido de enchimento; isto pode favorecer a presença de espaços intercelulares mais amplos durante o
1026 desenvolvimento da lenticela. Na espécie *C. leptophloeos* (Fig. 2c) foi observado que as células mais
1027 internas da lenticela são mais suberizadas, com arranjo mais compacto.

1028 Por fim, o padrão visto em *A. cearensis* (Fig. 2f), *A. colubrina* (Fig. 2g), *B. cheilantha* (Fig.
1029 2h), *C. vitifolium* (Fig. 2i), *H. impetiginosus* (Fig. 2j), *L. ferrea* (Fig. 2k), *M. tenuiflora* (Fig. 2l), *P.*
1030 *retusa* (Fig. 2m) e *S. joazeiro* (Fig. 2n) foi identificado pela estratificação do tecido de enchimento,
1031 com a presença de camadas de oclusão formadas a partir de células mais compactas de paredes
1032 suberizadas e camadas de células de arranjo mais frouxo e paredes não-suberizadas (i.e. tecido de
1033 enchimento da lenticela; Fig. 3k e 3l; Fig. 5). Independente do padrão observado, deve ocorrer uma
1034 maior quantidade de polissacarídeos nas paredes das células das lenticelas das espécies estudadas, o
1035 que foi evidenciado pelo maior contraste de coloração com reagente PAS (Fig. 3b, 3f e 3k).



1036

1037 **Figura 4.** Árvore filogenética das espécies estudadas de acordo com a megafilogenia “PhytoPhylo” (Qian and Jin 2016).
 1038 Os símbolos representam o padrão de lenticelas encontrado: ▲ arranjo pouco denso de células de enchimento não
 1039 suberizadas e presença de amplos espaços intercelulares e formação de uma camada de oclusão ao fim da estação de
 1040 crescimento; ● tecido de enchimento estratificado, formando camadas de oclusão alternadas a camadas de tecido de
 1041 enchimento.

1042

1043

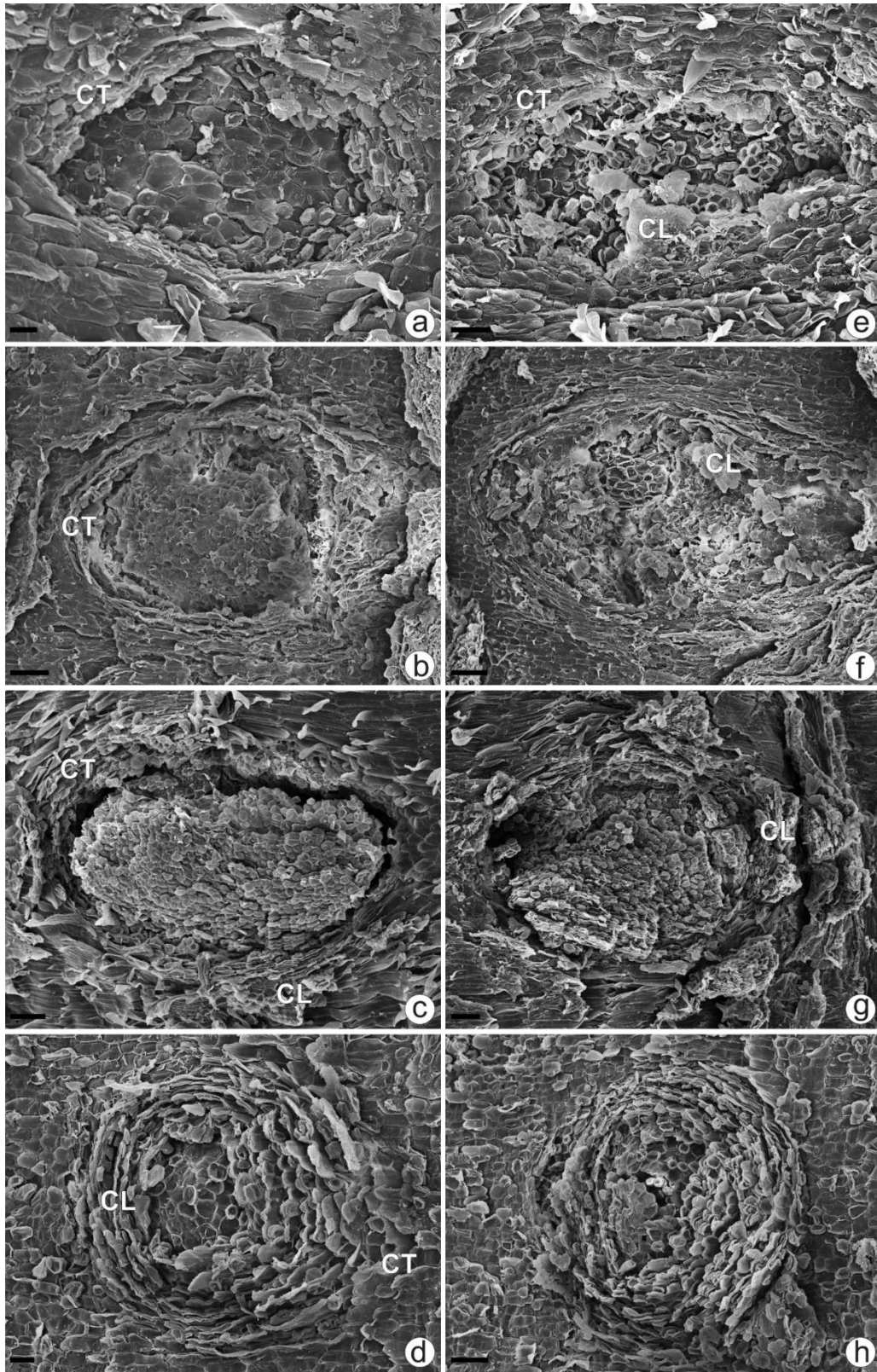
1044

1045

1046

1047

Espécie	Compostos fenólicos	Reservas de amido	Células contendo mucilagem	Canais secretores	Cristais	Tipo de lenho
<i>A. cearensis</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Ausente	Ausente	Ausente	Córtex e floema secundário	Parenquimático
<i>A. colubrina</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex, floema primário e secundário	Esclerenquimático
<i>A. pyrifolium</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex e floema secundário	Esclerenquimático
<i>B. cheilantha</i>	Periderme, tecidos da lenticela, córtex, floema primário e secundário	Xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex	Esclerenquimático
<i>C. hastata</i>	Tecidos da lenticela e córtex	Xilema secundário	Ausente	Ausente	Ausente	Parenquimático
<i>C. leptophloeos</i>	Periderme, tecidos da lenticela, córtex e floema primário e secundário	Ausente	Ausente	Floema secundário	Córtex e floema secundário	Parenquimático
<i>C. nordestinum</i>	Periderme, tecidos da lenticela e córtex	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Ausente	Esclerenquimático
<i>C. vitifolium</i>	Periderme, tecidos da lenticela e córtex	Xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex, floema primário e secundário	Parenquimático
<i>H. impetiginosus</i>	Ausente	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex, floema primário e floema secundário	Esclerenquimático
<i>L. ferrea</i>	Periderme, tecidos da lenticela, córtex e floema secundário	Floema secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Ausente	Esclerenquimático
<i>M. tenuiflora</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Ausente	Esclerenquimático
<i>P. marginatum</i>	Periderme, tecidos da lenticela, córtex, floema primário e secundário	Floema primário e secundário e xilema secundário	Córtex, floema secundário e xilema secundário	Ausente	Córtex e floema primário	Parenquimático
<i>P. retusa</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Floema secundário	Parenquimático
<i>S. joazeiro</i>	Periderme e tecidos da lenticela	Córtex, floema primário e secundário e xilema secundário	Ausente	Ausente	Córtex e floema secundário	Esclerenquimático



1050

1051 **Figura 5.** Eletromicrografias evidenciando a presença de camada de oclusão (a-d), formada por células suberizadas e
 1052 compactamente arranjadas, e seu rompimento (e-h) pela produção de novas células de enchimento em lenticelas diferentes
 1053 de um mesmo indivíduo de: (a) e (e) *A. cearensis*; (b) e (f) *A. colubrina*; (c) e (g) *C. leptophloeos*; (d) e (h) *P. retusa*.
 1054 Escalas = (a) 25 µm; (b), (e), (f) e (h) 50 µm; (c), (d) e (g) 100 µm. (CT = tecido do súber; CL = vestígios de camadas de
 1055 oclusão rompidas).

1056 **Discussão**

1057 As características morfológicas e anatômicas das lenticelas, assim como do caule, diferiram de
1058 forma marcante entre as espécies, com algumas apresentando traços peculiares e únicos. Juntamente
1059 com a disposição das lenticelas, a estrutura e organização do tecido de enchimento foram diferentes
1060 entre os indivíduos. Variações no tamanho das células de enchimento e a maneira como estas são
1061 projetadas na superfície do caule, assim como a alternância estrutural (i.e. formação de camadas de
1062 oclusão), quando presente, foram características importantes. Da mesma forma que as lenticelas, o
1063 caule apresentou diferentes padrões anatômicos, como presença e posição de compostos fenólicos,
1064 mucilagens, canais, cristais e estrutura do xilema, mas também morfológicos, relacionados
1065 classificação do ritidoma. Desta forma, os resultados são discutidos em termos estruturais e
1066 morfológicos, associados a caracterização dos diferentes modelos encontrados, e também funcionais,
1067 avaliando a estrutura anatômica das lenticelas e caules em resposta ao ambiente.

1068 As lenticelas são estruturas constituídas de maneira semelhante em todas as espécies, entretanto
1069 sua organização anatômica e morfológica difere consideravelmente, podendo apresentar uma vasta
1070 diversidade, mesmo em diferentes órgãos e espécies intimamente relacionadas (De Candolle 1839;
1071 Neger and Kupka 1920; Neger 1922). Essas estruturas vêm sendo estudadas há cerca de 200 anos e
1072 apresentam funções e adaptações distintas conforme as pressões ambientais externas, sendo bem
1073 retratadas pela literatura em plantas de ambientes úmidos e alagados, contudo pouco se sabe a respeito
1074 da existência, padrões e papel funcional das lenticelas em ambientes áridos e semiáridos (Pereira et al.
1075 *in prep*).

1076 Entre as espécies estudadas houve uma predominância de ritidomas classificados como
1077 lenticelados, demonstrando que plantas lenhosas em florestas tropicais sazonalmente secas como a
1078 Caatinga podem apresentar muitas lenticelas distribuídas ao longo do caule. De forma geral, as
1079 lenticelas se mostraram proeminentes em grande parte das espécies, com exceção de *A. cearensis* e *C.*
1080 *nordestinum*, com estruturas levemente proeminentes e não-proeminentes em *H. impetiginosus* e *P.*
1081 *retusa* (Fig. 1). A proeminência é inteiramente ligada a concentração de tecido de enchimento
1082 externamente a abertura da lenticela, o qual é substituído regularmente durante toda a vida da planta
1083 em decorrência da atividade do felogênio. Em espécies com periderme bem desenvolvida, é possível
1084 que as lenticelas fiquem imersas nas muitas camadas de tecido de súber produzidas, podendo, ou não,
1085 se tornar protuberantes com o tempo. Essa suposição está em concordância com as espécies
1086 mencionadas, sendo melhor observada por meio de cortes transversais (Fig. 2d, 2f, 2j e 2m).

1087 A proximidade de ocorrência das lenticelas, por outro lado, pode ser percebida com clareza no
1088 material fresco (Fig. 1), aparentando ter relação com a densidade e tamanho, com ritidomas
1089 lenticelados normalmente apresentando estruturas menores dispostas de forma congesta. Uma exceção
1090 foi vista em *A. pyrifolium*, que embora possua ritidoma lenticelado, tem estruturas esparsas, o que pode
1091 ser atribuído ao tamanho das lenticelas. Segundo Groh (2000), espécies com lenticelas maiores as
1092 possuem em menor número no caule, havendo, dessa forma, uma menor densidade de estruturas; o
1093 contrário também é observado. Esse *trade-off* ocorre igualmente para estômatos e vasos condutores do
1094 xilema, indicando uma relação entre estratégias de segurança e eficiência de condutância nessas
1095 estruturas (Hetherington and Woodward 2003; Sperry *et al.* 2008; Franks and Beerling 2009; Pineda-
1096 García *et al.* 2015).

1097 Em lenticelas poderíamos esperar a ocorrência de padrões similares, dessa forma uma menor
1098 densidade de estruturas de maior tamanho refletiria em eficiência de condutância, ou seja, nesse
1099 contexto haveria uma difusão de gases mais eficaz, entretanto as taxas de transpiração também seriam
1100 maiores; por outro lado, espécies que apresentam lenticelas de menor tamanho distribuídas em maiores
1101 densidades iriam representar um cenário de segurança de condutância, propiciando trocas gasosas em
1102 escalas inferiores, se comparadas ao cenário anterior, porém uma menor taxa de transpiração. Algo
1103 parecido foi reportado por Baas *et al.* (1983) enquanto analisava dados de taxa de transpiração e
1104 densidade/diâmetro de vasos condutores do xilema publicados por Zohary (1962): espécies com
1105 maiores quantidades de vasos de menor diâmetro apresentaram taxas de transpiração baixas, em
1106 contrapartida espécies com menor densidade de vasos de maior diâmetro demonstraram maiores taxas
1107 de transpiração. Em estômatos também podemos observar um padrão similar (Jones 1977; Franks and
1108 Beerling 2009).

1109 Esse *trade-off* pode estar ocorrendo em espécies lenhosas de ambientes áridos e semiáridos,
1110 estando em concordância com a maior presença de ritidomas lenticelados para as espécies da Caatinga
1111 retratadas nesse estudo. A existência de lenticelas menores distribuídas em maiores densidades ao
1112 longo do caule nas espécies da Caatinga pode ser uma das estratégias utilizadas para minimizar a perda
1113 de água por transpiração no caule, mantendo o balanço hídrico local em meio ao clima quente e seco
1114 desses ambientes. Apesar disso, estudos fisiológicos com indivíduos *in vivo* ainda são necessários para
1115 entender como a densidade e tamanho das lenticelas influenciam as taxas de transpiração e balanço
1116 hídrico em espécies que habitam florestas de climas secos e semiáridos como a Caatinga.

1117 Dentre os traços anatômicos relacionados às lenticelas, a alternância estrutural foi o mais
1118 marcante, variando em dois padrões que diferem entre si principalmente em relação ao grau de

1119 estratificação do tecido de enchimento (i.e. quantidade de camadas de oclusão alternadas com tecido
1120 de enchimento). O primeiro padrão, observado em *A. pyrifolium*, *C. hastata*, *C. leptophloeos*, *C.*
1121 *nordestinum* e *P. marginatum*, está em conformidade com o segundo tipo descrito por Wutz (1955)
1122 para espécies de *Fraxinus*, *Quercus*, *Sambucus* e *Tilia*. Esse tipo também já foi observado em outras
1123 espécies como *Picea abies* (Parameswaran *et al.* 1974; Rosner and Kartusch 2003) e *Cercis*
1124 *siliquastrum* (Kalachanis and Psaras 2007). Nesse padrão, o tecido de enchimento possui sua forma
1125 característica e uma camada de oclusão, composta por células de paredes suberizadas dispostas de
1126 forma compacta, é formada apenas uma vez por ano, ao fim da estação de crescimento (Wutz 1955;
1127 Esau 1974). O segundo e último padrão, visto em *A. cearensis*, *A. colubrina*, *B. cheilantha*, *C.*
1128 *vitifolium*, *H. impetiginosus*, *L. ferrea*, *M. tenuiflora*, *P. retusa* e *S. joazeiro*, corresponde ao terceiro
1129 tipo descrito por Wutz (1955) para espécies de *Prunus*, *Fagus*, *Betula* e *Robinia*. Nesse padrão a
1130 alternância estrutural é mais intensa, com várias camadas de oclusão sendo formadas e rompidas pela
1131 produção de novas células de enchimento anualmente. Assim, esse padrão denota lenticelas com alto
1132 grau de estratificação, indicando uma oscilação na atividade do felogênio e uma maior especialização
1133 (Wutz 1955; Esau 1974).

1134 A alternância estrutural é uma adaptação das lenticelas já retratada por diversos autores (Stahl
1135 1873; Costerus 1875; Parameswaran *et al.* 1976; Rosner and Kartusch 2003; Kalachanis and Psaras
1136 2007). Essa condição não interfere na realização de trocas gasosas ou aerossóis de quaisquer naturezas
1137 pelas lenticelas (Costerus 1875; Weber 1916; Jacob *et al.* 1989) e uma mesma planta pode ter estruturas
1138 em diferentes estágios em um mesmo intervalo de tempo (Fig. 5; Zahlbruckner 1884), ou até mesmo
1139 não apresentar mudança alguma, como observado por Kalachanis & Psaras (2007) em *Olea europaea*.
1140 Nesse caso, as células de enchimento tendem a ter paredes suberizadas e parecem estar em
1141 conformidade com o tipo um descrito por Wutz (1955). Em lenhosas de ambientes temperados, as
1142 camadas de oclusão começam a ser desenvolvidas no verão, com propósito de regular a transpiração,
1143 estando completamente formadas no inverno, estação de menor atividade vegetativa (Rosner and
1144 Kartusch 2003; Kalachanis and Psaras 2007). Com a chegada da primavera e o aumento da
1145 temperatura, a atividade do câmbio é reestabelecida e a camada de oclusão é rompida pela pressão da
1146 produção de novas células de enchimento. Sendo assim, a diminuição das taxas de transpiração durante
1147 os períodos mais quentes parece ser a principal função atribuída a camada de oclusão.

1148 A construção de camadas de oclusão nas lenticelas em ambientes semiáridos como a Caatinga
1149 pode ser de extrema importância, assegurando a sobrevivência dos indivíduos em meio as estações
1150 mais secas, principalmente através da redução da perda de água por transpiração no caule. Como já
1151 citado anteriormente, a presença de camadas de oclusão não inviabiliza trocas gasosas ou quaisquer

1152 outras, uma vez que espaços intercelulares de cerca de 0.25 μm de largura ainda estarão presentes
1153 (Jacob et al. 1989). Dessa forma, além de auxiliar na diminuição da transpiração, a presença de
1154 pequenos espaços intercelulares na camada de oclusão pode ainda permitir a obtenção de oxigênio por
1155 meio das lenticelas durante as estações mais secas em espécies que perdem suas folhas, ou seja, espécie
1156 decíduas e semi-decíduas. Além disso, em plantas de caules fotossintetizantes, como *P. marginatum*,
1157 as lenticelas podem desempenhar um papel significativo, servindo como rota para assimilação de CO_2
1158 (Langenfeld-Heyser et al. 1996), possibilitando que o indivíduo continue a realizar fotossíntese mesmo
1159 na ausência de folhas. A fotossíntese pelo caule é considerada uma forma otimizada de re-fixação de
1160 CO_2 por utilizar os recursos hídricos de maneira mais eficiente, evitando perdas desnecessárias
1161 (Wittmann and Pfanz 2008).

1162 Os dois padrões de alternância estrutural encontrados indicam que espécies da Caatinga
1163 apresentam diferentes estratégias de acordo com as condições ambientais experienciadas. A presença
1164 dessa adaptação nas lenticelas foi evidenciada, entretanto seu padrão temporal de ocorrência ainda é
1165 desconhecido, destacando a necessidade de estudos ontogênicos. Os diferentes padrões de lenticela
1166 não parecem ter uma ocorrência clara nos agrupamentos filogenéticos, indicando que essa e outras
1167 características das lenticelas podem evoluir através de convergências adaptativas relacionadas a
1168 questões espécie específicas e outras influências ambientais externas (Sultan 2015; Ravazzi *et al.*
1169 2020). Isso pode ser exemplificado pela variância dentro da família Fabaceae, representada por sete
1170 espécies, na qual houve a predominância de um padrão de lenticelas mais especializado (tecido de
1171 enchimento estratificado), mas também a ocorrência do padrão onde há possivelmente a formação de
1172 uma camada de oclusão apenas ao fim da estação de crescimento, em *Cenostigma nordestinum*. No
1173 nosso estudo, todas as mudas estavam sendo irrigadas semanalmente em viveiro de mudas, o que nos
1174 faz supor que outros sinais ambientais, além do déficit hídrico, sejam os sinais para início da formação
1175 de camadas de oclusão. Além disso, a influência das lenticelas na sobrevivência dos indivíduos e seu
1176 papel durante as estações secas, seja na realização de trocas gasosas ou assimilação de CO_2 na ausência
1177 de folhas, entre outras funções, ainda não é esclarecido em florestas tropicais sazonalmente secas,
1178 salientando também mais essa lacuna a ser preenchida.

1179 A anatomia do caule revelou características restritas a poucas espécies, como a presença de
1180 canais intercelulares em *C. leptophloeos* e mucilagem em *P. marginatum*. Um dos canais, localizado
1181 no floema secundário, teve o conteúdo reagindo positivamente ao PAS, indicando a possibilidade de
1182 conter compostos polissacarídicos, o que parece inesperado, uma vez que canais intercelulares
1183 geralmente estão associados ao armazenamento de resinas ou óleos, entre outros (Burger and Richter
1184 1991). Apesar disso, canais semelhantes foram observados por Carlquist (1957) em folhas de

1185 indivíduos pertencentes ao gênero *Argyroxiphium*, aos quais foi atribuída a função de reserva de
1186 compostos pécnicos, auxiliando a sobrevivência em ambientes xéricos. A presença de mucilagem em
1187 células do córtex e parênquima axial do xilema secundário em *P. marginatum* pode ter uma
1188 funcionalidade semelhante, visto que indica a existência de reservas aquíferas, uma vez que compostos
1189 mucilaginosos são conhecidos pela sua capacidade de retenção de água, desempenhando um
1190 importante papel em plantas que vivem em ambientes áridos e semi-áridos (Fahn and Cutler 1992;
1191 Nobel *et al.* 1992), sendo abundantes na família Cactaceae (Calvente *et al.* 2008). Resultados similares
1192 foram encontrados por Clifford *et al.* (2002) para espécies do gênero *Ziziphus* (Rhamnaceae).

1193 Algumas características foram comuns em quase todas as espécies, como a presença de
1194 compostos fenólicos, cristais e amido nas células parenquimáticas. A acumulação de compostos
1195 fenólicos pode ser induzida por diferentes condições ambientais, tendo importância na inibição do
1196 crescimento de fungos e bactérias nos tecidos vegetais (Lattanzio *et al.* 2012; Constabel *et al.* 2014;
1197 Mauseth 2016). Esses compostos têm relevância ainda maior em caules lenticelados, visto que estas
1198 estruturas são potenciais entradas para parasitas (Boddy and Rayner 1983; Franceschi *et al.* 2005). Os
1199 cristais, por sua vez, são comumente formados nos idioblastos e têm várias funções especuladas, desde
1200 armazenamento de cálcio para regulação quando necessário, até proteção contra herbivoria (Franceschi
1201 and Horner 1980; Franceschi 2001; Franceschi and Nakata 2005). A forma e localização dos cristais
1202 pode variar entre as diferentes espécies, demonstrando que esse traço pode ser utilizado na
1203 diferenciação taxonômica (Franceschi and Nakata 2005; Angyalossy *et al.* 2016). Reservas de energia
1204 estão presentes na maioria das espécies em forma de amido (Mauseth 2016). Apenas em *A. cearensis*
1205 e *C. leptophloeos* não foi notada a existência de reservas de açúcares em forma de amido, indicando
1206 que estas espécies não armazenam esse composto ou que as reservas em questão já haviam sido
1207 utilizadas anteriormente a coleta de material para análise.

1208 Por fim, o lenho variou entre parenquimático e esclerenquimático, com seis e oito espécies
1209 observadas para cada padrão, respectivamente. Em ambos os padrões, os vasos condutores tenderam
1210 a ter um diâmetro reduzido, paredes mais espessas e agrupamento notável, especialmente nas espécies
1211 de lenho parenquimático, características comuns em ambientes áridos (Carlquist 1980, 1984, 1988;
1212 Baas *et al.* 1983; Fahn and Cutler 1992; Pineda-García *et al.* 2015). Adicionalmente, reservas de amido
1213 foram observadas no parênquima axial e radial do lenho parenquimático e esclerenquimático, exceto
1214 em *A. cearensis* e *C. leptophloeos*, nas quais não pode ser notada a presença de reservas desse
1215 composto em nenhum tecido. O lenho esclerenquimático foi caracterizado principalmente pela
1216 presença de fibras, as quais conferem resistência estrutural, podendo também reforçar a parede dos
1217 vasos quando dispostas ao redor destes, impedindo colapso (Mauseth 2016). O parênquima axial pode

1218 armazenar água, assim como as fibras, enquanto o parênquima radial pode conter reservas de
1219 carboidratos e outros nutrientes, sendo estas adaptações importantes para plantas que vivem em
1220 ambientes secos (Fahn and Cutler 1992; Poorter *et al.* 2014; Mauseth 2016).

1221 **Conclusão**

1222 Nossos resultados indicam que há uma diferença entre as características das lenticelas, assim
1223 como do caule, em espécies lenhosas de ambientes secos, auxiliando na melhor compreensão e
1224 identificação dessas 14 espécies. Houve uma predominância de ritidomas lenticelados compostos por
1225 lenticelas menores distribuídas em maiores densidades ao longo do caule. Esse cenário pode indicar a
1226 ocorrência de uma estratégia de segurança de condutância, o que poderia estar propiciando uma
1227 redução nas taxas de transpiração pelas lenticelas se compararmos a espécies com lenticelas grandes
1228 distribuídas em menores densidades. Além disso, pudemos constatar a existência de dois padrões de
1229 alternância estrutural de lenticelas entre as espécies estudadas, sugerindo que espécies distintas podem
1230 adotar estratégias diferentes dependendo das condições ambientais experienciadas na Caatinga. A
1231 presença de alternância estrutural e construção de camadas de oclusão é uma característica importante
1232 para espécies de ambiente semiáridos, visto que propicia reduções nas taxas de transpiração durante
1233 as estações mais secas, podendo ainda permitir a realização de trocas gasosas em espécies decíduas.
1234 Observamos que há predominância das camadas de oclusão nas lenticelas entre os diferentes
1235 agrupamentos filogenéticos reconstruídos, com destaque para a família Fabaceae, um grupo dominante
1236 na Caatinga. Porém, foram observadas divergências quanto ao padrão de lenticela encontrado,
1237 sugerindo que esse caráter varie entre as diferentes espécies de um mesmo agrupamento filogenético,
1238 podendo indicar que a evolução da forma e do preenchimento da lenticela seja de certa forma flexível,
1239 e que possivelmente relacione-se a outros trade-offs.

1240 **Referências**

- 1241 **Andrade-Lima D. 1981.** *Domínio das Caatingas*. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco.
- 1242 **Angyalossy V, Pace ML, Evert RF, et al. 2016.** IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA*
1243 *Journal* **37**: 517–615.
- 1244 **Baas P, Werker E, Fahn A. 1983.** Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin* **4**: 141–
1245 159.
- 1246 **Banda KR, Delgado-Salinas A, Dexter KG, et al. 2016.** Plant diversity patterns in neotropical dry
1247 forests and their conservation implications. *Science* **353**: 1383–1388.

- 1248 **Boddy L, Rayner ADM. 1983.** Origins of decay in living deciduous trees: the role of moisture content
1249 and a re-appraisal of the expanded concept of tree decay. *New Phytologist* **94**: 623–641.
- 1250 **Burger LM, Richter HG. 1991.** *Anatomia da madeira*. São Paulo: Livraria Nobel.
- 1251 **Calvente MA, Andreato RHP, Vieira RC. 2008.** Stem anatomy of *Rhipsalis* (Cactaceae) and its
1252 relevance for taxonomy. *Plant Syst. Evol.* **276**: 271–277.
- 1253 **De Candolle AP. 1839.** *Vegetable organography: an analytical description of the organs of plants*.
1254 London: Houlston & Stoneman and Houlston & Hughes.
- 1255 **Carlquist S. 1957.** Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* and *Wilkesia* (Compositae).
1256 *American Journal of Botany* **44**: 696–705.
- 1257 **Carlquist S. 1980.** Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in
1258 wood anatomy and evolution. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* **9**: 499–553.
- 1259 **Carlquist S. 1984.** Vessel grouping in Dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate
1260 trachery elements. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* **10**: 505–525.
- 1261 **Carlquist S. 1988.** *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of*
1262 *Dicotyledon Wood*. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- 1263 **Chamberlain CJ. 1932.** *Methods in plant histology*. 5^a ed. Chicago: The University of Chicago Press,
1264 634 416p.
- 1265 **Clifford SC, Arndt SK, Popp M, Jones HG. 2002.** Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus*
1266 species (Rhamnaceae): Localization, composition and physiological roles during drought-stress.
1267 *Journal of Experimental Botany* **53**: 131–138.
- 1268 **Constabel CP, Yoshida K, Walker V. 2014.** Diverse Ecological Roles of Plant Tannins: Plant
1269 Defense and Beyond In: Romani A, Lattanzio V, Quideau S, eds. *Recent Advances in Polyphenol*
1270 *Research: Volume 4*. Wiley-Blackwell, 115–142.
- 1271 **Costerus JC. 1875.** Het wezen der lenticellen en hare verspreiding in het plantenrijk.
- 1272 **Coutts MP. 1982.** The tolerance of tree roots to waterlogging: V. growth of woody roots of sitka
1273 spruce and lodgepole pine in waterlogged soil. *New Phytologist* **90**: 467–476.
- 1274 **Crosswhite FS, Crosswhite CD. 1984.** A classification of life forms of the Sonoran Desert, with
1275 emphasis on the seed plants and their survival strategies. *Desert Plants* **5**: 131-161,186-190.

- 1276 **Dickison WC. 2000.** *Integrative Plant Anatomy*. San Diego: Academic Press.
- 1277 **Esau K. 1974.** *Anatomia das plantas com semente*. São Paulo: Editora Edgard Blücher.
- 1278 **Fahn A, Cutler DF. 1992.** *Xerophytes*. Berlin, Germany: Gebrüder Borntraeger.
- 1279 **Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant Microtechnique: Some Principles and New Methods. *American*
1280 **55:** 123–142.
- 1281 **Franceschi VR. 2001.** Calcium oxalate in plants. *TRENDS in Plant Science* **6:** 331.
- 1282 **Franceschi VR, Horner HT. 1980.** Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* **46:** 361–
1283 416.
- 1284 **Franceschi VR, Krokene P, Christiansen E, Krekling T. 2005.** Anatomical and chemical defenses
1285 of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* **167:** 353–376.
- 1286 **Franceschi VR, Nakata PA. 2005.** Calcium oxalate in plants: Formation and function. *Annual Review*
1287 *of Plant Biology* **56:** 41–71.
- 1288 **Franks PJ, Beerling DJ. 2009.** Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size
1289 and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106:** 10343-10347.
1290
- 1291 **Groh B. 2000.** *Der Kork der sekundären Sproßachse Höherer Pflanzen - Eine Charakterisierung 675*
1292 *seiner Barriereigenschaften*. Herbert Utz Verlag.
- 1293 **Groh B, Hübner C, Lenzian KJ. 2002.** Water and oxygen permeance of phellements isolated from
1294 trees: The role of waxes and lenticels. *Planta* **215:** 794–801.
- 1295 **Hetherington AM, Woodward FI. 2003.** The role of stomata in sensing and driving environmental
1296 change. *Nature* **424:** 901-908.
- 1297 **Jacob A, Lehmann H, Stelzer R. 1989.** Entwicklung und Struktur von Lentizellen der Buche (*Fagus*
1298 *sylvatica* f. *purpurea* Ait.). *Flora* **183:** 417–427.
- 1299 **Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. McGraw Hill Book.
- 1300 **Jones HG. 1977.** Transpiration in Barley Lines with Differing Stomatal Frequencies. *Journal of*
1301 *Experimental Botany* **28:** 162-168.
- 1302 **Kalachanis D, Psaras GK. 2007.** Structural changes in primary lenticels of *Olea europaea* and *Cercis*
1303 *siliquastrum* during the year. *IAWA Journal* **28:** 445–455.
- 1304 **Kraus JE, Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Rio de Janeiro:

- 1305 Editora Universidade Rural (EDUR)
- 1306 **Kukachka BF. 1977.** Sectioning Refractory Woods for Anatomical Studies. *USDA Forest Service*
1307 *Research Note FDL-0236*: 1–9.
- 1308 **Langenfeld-Heyser R, Schella B, Buschmann K, Speck F. 1996.** Microautoradiographic detection
1309 of CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of young *Fraxinus excelsior* L. stems in early spring. *Trees*
1310 *- Structure and Function* **10**: 255–260.
- 1311 **Lattanzio V, Cardinali A, Linsalata V. 2012.** Plant Phenolics: A Biochemical and Physiological
1312 Perspective In: Cheynier V, Sarni-Manchado P, Quideau S, eds. *Recent Advances in Polyphenol*
1313 *Research: Volume 3*. Wiley-Blackwell, 1–39.
- 1314 **Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. 2003.** *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife: Editora
1315 Universitária da UFPE.
- 1316 **Lendzian KJ. 2006.** Survival strategies of plants during secondary growth: Barrier properties of
1317 phellem and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *Journal of Experimental Botany*
1318 **57**: 2535–2546.
- 1319 **Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVSB. 1997.** Phenology of Caatinga Species at Serra Talhada,
1320 PE, Northeastern Brazil. *Biotropica*, **29**: 57–68.
- 1321 **Mauseth JD. 2016.** *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Austin: Jones & Bartlett Learning.
- 1322 **Mooney HA, Bullock SH, Medina E. 1995.** Introduction In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E,
1323 eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. New York: Cambridge University Press, 1–8.
- 1324 **Müller OL. 1877.** Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der
1325 Lenticellen.
- 1326 **Murphy PG, Lugo AE. 1986.** Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and*
1327 *Systematics* **17**: 67–88.
- 1328 **Neger FW. 1922.** Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lentizellen II. *Berichte*
1329 *der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **December**: 306–313.
- 1330 **Neger FW, Kupka T. 1920.** Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Lentizellen.
1331 *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **XXXVIII**: 141–149.
- 1332 **Nobel PS, Cavelier J, Andrade JL. 1992.** Mucilage in Cacti: Its Apoplastic Capacitance, Associated
1333 Solutes, and Influence on Tissue Water Relations. *Journal of Experimental Botany* **43**: 641–648.

1334 **O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine
1335 blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.

1336 **Pangala SR, Gowing DJ, Hornibrook ERC, Gauci V. 2014.** Controls on methane emissions from
1337 *Alnus glutinosa* saplings. *New Phytologist* **201**: 887–896.

1338 **Parameswaran N, Kruse J, Liese W. 1976.** Aufbau and Feinstruktur von Periderm and Lenticellen
1339 der Fichtenrinde. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* **77**: 212–221.

1340 **Pereira MA, Versieux LM, Ganade G.** Lenticela: 200 anos de pesquisas sobre suas ocorrências e
1341 funções. *In prep.*

1342 **Pineda-García F, Paz H, Meinzer FC, Angeles G. 2015.** Exploiting water versus tolerating drought:
1343 water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* **00**: 1–10.

1344 **Poorter L, Mcneil A, Hurtado VH, Prins HHT, Putz FE. 2014.** Bark traits and life-history strategies
1345 of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* **28**: 232–242.

1346 **Qian H, Jin Y. 2016.** An updated megaphylogeny of plants , a tool for generating plant phylogenies
1347 and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology* **9**: 233–239.

1348 **Queiroz LP. 2006.** The Brazilian Caatinga: Phytogeographical Patterns Inferred from Distribution
1349 Data of Leguminosae In: Pennington RT, Lewis GP, Ratter JA, eds. *Neotropical Savannas and*
1350 *Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Boca Raton, Florida, USA:
1351 CRC Press, 121–157.

1352 **R Core Team. 2021.** R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for*
1353 *Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

1354 **Ravazzi C, Badino F, Perego R, Bertuletti P, De Amicis M, Deaddis M, Garozzo L, Novellino**
1355 **MD, Pini R. 2020.** Birch-sedge communities, forest withdrawal and flooding at the beginning of
1356 Heinrich Stadial 3 at the southern Alpine foreland. *Review of Palaeobotany and Palynology* **280**:
1357 104276.

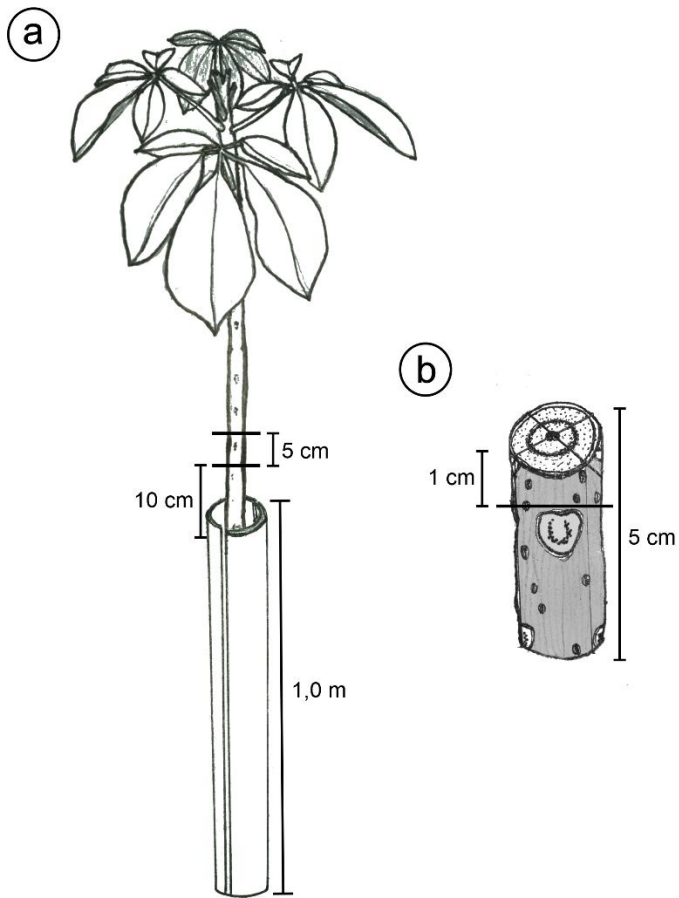
1358 **Revell LJ. 2012.** phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things).
1359 *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 217–223.

1360 **Ribeiro JEL da S, Hopkins MJG, Vicentini A, et al. 1999.** *Flora da Reserva Ducke: Guia de*
1361 *identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus:
1362 INPA-DFID.

- 1363 **Rosner S, Führer E. 2002.** The significance of lenticels for successful *Pityogenes chalcographus*
1364 (Coleoptera: Scolytidae). *Trees* **16**: 497–503.
- 1365 **Rosner S, Kartusch B. 2003.** Structural changes in primary lenticels of Norway spruce over the
1366 seasons. *IAWA Journal* **24**: 105–116.
- 1367 **Sampaio EVSB. 1995.** Overview of the Brazilian Caatinga In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E,
1368 eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*. New York: Cambridge University Press, 35–63.
- 1369 **Schönherr J, Ziegler H. 1975.** Hydrophobic cuticular ledges prevent water entering the air pores of
1370 liverwort thalli. *Planta* **124**: 51–60.
- 1371 **Schönherr J, Ziegler H. 1980.** Water permeability of *Betula* periderm. *Planta* **147**: 345–354.
- 1372 **Silva AC, Souza AF. 2018.** Aridity drives plant biogeographical sub regions in the Caatinga, the
1373 largest tropical dry forest and woodland block in South America. *Plos One* **13**: 1–22.
- 1374 **Sjögersten S, Siegenthaler A, Lopez OR, Aplin P, Turner B, Gauci V. 2020.** Methane emissions
1375 from tree stems in neotropical peatlands. *New Phytologist* **225**: 769–781.
- 1376 **Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. 2008.** Safety and efficiency conflicts in hydraulic
1377 architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* **31**: 632–645.
- 1378 **Stahl CE. 1873.** Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen.
- 1379 **Sultan S. 2015.** *Organism and Environment: Ecological Development, Niche Construction, and*
1380 *Adaptation*. New York: Oxford University Press.
- 1381 **Weber F. 1916.** Über eine einfache Methode die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu
1382 demonstrieren. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **XXXIV**: 73–82.
- 1383 **Wittmann C, Pfanzen H. 2008.** Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on
1384 cortical photosynthesis under drought stress. *Trees* **22**: 187–196.
- 1385 **Wutz A. 1955.** Anatomische Untersuchungen über System und periodische Veränderungen der
1386 Lenticellen. *Botanische Studien* **4**:43-72
- 1387 **Zahlbruckner A. 1884.** Neue Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen. *Verhandlungen der Zoologisch-*
1388 *Botanischen Gesellschaft in Wien* **34**: 107–116.
- 1389 **Zohary M. 1962.** *Plant life of Palestine - Israel and Jordan*. New York: Ronald Press.

1390 **Material Suplementar**

1391 **Figuras Suplementares**



1392

1393 **Figura suplementar 1.** Ilustração de *H. impetiginosus* (ipê-roxo) representando (a) o método de plantio dos indivíduos em
1394 canos de PVC com 1,0 m de comprimento e coleta de amostras. As amostras retiradas do caule principal possuíam cinco
1395 centímetros de comprimento, amostrados a 10 cm da base, e foram coletadas após o início do desenvolvimento do
1396 crescimento secundário do corpo da planta, aos 8 meses de vida da árvore. (b) Separação de segmentos de cerca de 1 cm
1397 da amostra principal de cada indivíduo para estudo anatômico.