

LUANA PACHECO

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES NA ANATOMIA DO XILEMA
SECUNDÁRIO E NO COMPORTAMENTO HÍDRICO DE DUAS ESPÉCIES DA
MATA ATLÂNTICA**

**Botucatu
2024**

LUANA PACHECO

**EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES NA ANATOMIA DO XILEMA
SECUNDÁRIO E NO COMPORTAMENTO HÍDRICO DE DUAS ESPÉCIES DA MATA
ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agronômicas da Unesp Câmpus de Botucatu, para obtenção do título de Mestre em Ciência Florestal.

Orientadora: Profa. Dra. Carmen Regina Marcati

Coorientadora: Dra. Larissa Chacon Dória

**Botucatu
2024**

P116e

Pacheco, Luana

Efeito da disponibilidade de nutrientes na anatomia do xilema secundário e no comportamento hídrico de duas espécies da Mata Atlântica / Luana Pacheco. -- Botucatu, 2024
49 p. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu

Orientadora: Carmen Regina Marcati

Coorientadora: Larissa Chacon Dória

1. Madeira Anatomia. 2. Adubação. 3. Arvores Mudas. I.
Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Botucatu



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: EFEITO DA DISPONIBILIDADE DE NUTRIENTES NA ANATOMIA DO XILEMA SECUNDÁRIO E NO COMPORTAMENTO HÍDRICO DE DUAS ESPÉCIES DA MATA ATLÂNTICA


AUTORA: LUANA PACHECO

ORIENTADORA: CARMEN REGINA MARCATI

COORIENTADORA: LARISSA CHACON DÓRIA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em Ciência Florestal, pela Comissão Examinadora:

Prof.ª Dr.ª CARMEN REGINA MARCATI (Participação por Parecer Circunstanciado) 
Departamento de Ciências Florestais Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu
UNESP

Prof. Dr. MARCELO RODRIGO PACE (Participação por Parecer Circunstanciado) 
Botânica / Universidad Nacional Autónoma de México

Prof.ª Dr.ª MAGALI RIBEIRO DA SILVA (Participação por Parecer Circunstanciado) 
Ciência Florestal Solos e Ambiente / Faculdade de Ciências Agrônomicas de Botucatu

Botucatu, 15 de fevereiro de 2024

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil – CAPES – Código de financiamento 001.

À Profa. Dra. Magali Ribeiro da Silva por disponibilizar o Viveiro de Mudas Florestais para desenvolver esta pesquisa.

À Alessandra da Silva Lopes por disponibilizar as mudas de sua tese de doutorado para desenvolver esta pesquisa.

À Profa. Dra. Carmen Regina Marcati, pela orientação, ensinamentos, paciência, compreensão e apoio ao longo de todo o período do mestrado e em meio às minhas adversidades de saúde.

À Dra. Larissa Chacon Dória, pelo auxílio e ensinamentos como coorientadora.

Ao Prof. Dr. Diego Sotto Podadera, pelas ideias e ajuda no trabalho.

À doutoranda Débora Coelho da Silva pelo auxílio e apoio ao trabalho.

À todos os professores e funcionários da FCA.

À todos os membros do Conselho do Programa de Pós-graduação em Ciência Florestal.

Ao meu esposo e família pelo apoio incondicional.

RESUMO

A conquista do ambiente terrestre pelas Angiospermas só foi possível devido às estratégias adaptativas anatômicas e fisiológicas que as permitiram ter sucesso em habitats variados. Assim, as plantas apresentam um conjunto de características anatômicas e de comportamento hídrico que as posicionam dentro de um *continuum* de crescimento rápido-lento (*fast-slow*). Um dos fatores mais estudados nesse aspecto são as adaptações desses atributos em relação à disponibilidade hídrica. Porém, a disponibilidade de nutrientes do solo também pode resultar em respostas adaptativas, influenciando nas estratégias de crescimento desses vegetais. Dessa forma, nosso objetivo foi testar se a diferença de concentração de nutrientes do solo influencia na variação da anatomia da madeira e no comportamento hídrico foliar de indivíduos de *Cariniana legalis* (Lecythidaceae) e *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae), os quais foram submetidos às mesmas condições hídricas; e também se há diferenças entre as espécies dentro do mesmo tratamento, às quais pertencem a grupos taxonômicos distintos. Para tanto foram realizadas medidas de potencial hídrico foliar (*predawn* e *midday*) e análises de caracteres anatômicos da madeira sob microscopia de luz. Para testar a influência dos diferentes tratamentos nutricionais na variação do comportamento hídrico e dos caracteres anatômicos, fizemos teste-t de comparação de médias, análise de variância multivariada (MANOVA) e análise dos componentes principais (PCA). Não encontramos diferenças no comportamento hídrico foliar e, de modo geral, nas características anatômicas do xilema dos indivíduos pertencentes aos diferentes tratamentos nutricionais. Em *M. peruiferum*, indivíduos do tratamento de maior concentração apresentaram maior espessura da parede de fibras. E para ambas as espécies, encontramos maior quantidade de cristais nas células do parênquima no tratamento de maior concentração nutricional. A influência da filogenia nos caracteres anatômicos do xilema está presente com os indivíduos de diferentes espécies, independente do tratamento, apresentarem padrões anatômicos bem distintos. Além disso, espécies de estágios sucessionais secundários e não pioneiras, como as deste estudo, não apresentam plasticidade fenotípica marcante como resposta à diferentes concentrações nutricionais no solo.

Palavras-chave: anatomia do xilema; anatomia ecológica da madeira; cristais nas células parenquimáticas; potencial hídrico foliar; tratamento nutricional do solo.

ABSTRACT

The conquest of terrestrial environments by the Angiosperms was possible due to the anatomical and physiological adaptive strategies that allowed them to succeed in different habitats. This way, plants have a set of anatomical characteristics and water behavior that, as a consequence, position them within a continuum of fast-slow growth. One of the most studied factors in this regard are the adaptations of these attributes in relation to water availability. However, the availability of soil nutrient also results in adaptive responses, influencing the growth strategies of these plants. Thus, our objective was to test whether the difference in soil nutrient concentration influences the variation in wood anatomy and leaf water behavior of individuals of *Cariniana legalis* and *Myroxylon peruiferum*, which were submitted to the same water conditions; and also, if there are differences between species within the same treatment, which belong to different taxonomic groups. For this purpose, measurements of leaf water potential (predawn and midday) and analyzes of anatomical characteristics of the wood under light microscopy were carried out. To test the influence of different nutritional treatments on the variation in water behavior and anatomical characters, we performed a t-test, a multivariate analysis of variance (MANOVA), and a principal component analysis (PCA). We did not observe differences in leaf water behaviour, and in general, in the wood anatomical characteristics amongst individuals belonging to different treatments. To *M. peruiferum*, individuals belonging to the treatment of high nutrition showed thicker fiber walls, and for both species, we found higher amount of crystals in parenchymatic cells in the treatment of high nutrition. The influence of phylogeny in wood anatomical characters is shown by individuals of different species, regardless of the nutrition treatment, showing anatomical patterns clearly distinct. Moreover, species from secondary successional stages and non-pioneering species, as the ones in this study, do not show a remarkable phenotypic plasticity as a response to different concentration of nutrients in the soil.

Keywords: crystals in parenchymatic cells; ecological wood anatomy; leaf water potential; soil nutrition treatment; xylem anatomy.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REVISÃO DE LITERATURA	18
2.1	Anatomia ecológica do lenho.....	18
2.2	Comportamento hídrico foliar	18
2.3	Nutrição do solo: um fator importante	19
2.4	As espécies.....	20
2.4.2	<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	20
3	MATERIAL E MÉTODOS	22
3.1	Espécies selecionadas	22
3.2	Tratamentos.....	22
	Nutrientes.....	23
3.4	Obtenção dos dados.....	24
3.5	Análise dos dados.....	26
4	RESULTADOS.....	27
4.1	Descrição anatômica do xilema secundário das espécies nos dois tratamentos nutricionais.....	27
4.1.2	<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	29
4.2	Variação dos caracteres anatômicos e fisiológicos em resposta ao tratamento nutricional.....	31
4.2.1	Variação no comportamento hídrico foliar.....	31
4.2.2	Variação na anatomia e densidade do lenho	32
5	DISCUSSÃO	40
5.1	Os indivíduos não diferem em relação à anatomia do xilema secundário e acomportamento hídrico foliar entre os tratamentos nutricionais	40
5.2	Caracterização anatômica das espécies estudadas em comparação com aliteratura	42
6	CONCLUSÃO	43
	REFERÊNCIAS.....	45

1 INTRODUÇÃO

Ao longo de milhares de anos de evolução, as Angiospermas têm conquistado diversos habitats como resultado da adaptação de características anatômicas e fisiológicas das espécies às diferentes condições climáticas, edáficas e bióticas (Dickson, 2000). Nesse contexto, a anatomia ecológica é a área da botânica que investiga as relações entre adaptações anatômicas em resposta às pressões bióticas e abióticas que, conseqüentemente, levam a adaptações fisiológicas, as quais impactam a performance e sobrevivência das espécies em diferentes ambientes (Hacke et al., 2015).

O xilema secundário, popularmente conhecido como madeira, é composto por tipos celulares que são especializados em diferentes funções como de transporte de água, armazenamento e sustentação mecânica do vegetal, e estes diferentes tipos de células adaptam-se fenotipicamente às diferentes condições abióticas locais (Carlquist, 1977, 1985; Hacke & Sperry, 2001). Assim, existe uma enorme variedade anatômica nas madeiras das espécies de Angiospermas, as quais quando correlacionadas com as condições ambientais, provêm indícios acerca das estratégias favoráveis à sobrevivência das espécies em determinados ambientes. Anéis de crescimento, diâmetro e densidade dos vasos, espessura da parede das fibras, altura e largura dos raios, organização do parênquima axial e tamanho das pontoações intervasculares são referenciadas como características moldadas em resposta ao processo de evolução das espécies, bem como de adaptação às diferentes condições ambientais (Carlquist, 1966, 1988; Pfautsch et al., 2015; Pratt & Jacobsen, 2017).

Geralmente variações nessas características anatômicas ocorrem como respostas adaptativas dos indivíduos à disponibilidade hídrica como forma de obter melhor segurança na condução hidráulica, ou seja, maior segurança contra a formação de embolismos, em ambientes que sofrem restrições hídricas (Baas & Carlquist, 1985; Lindorf, 1994; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000, 2002; Gleason et al, 2015). Diminuição no comprimento dos elementos de vaso e no diâmetro dos vasos bem como um aumento na densidade e no agrupamento de vasos, diminuição no comprimento das fibras libriformes, aumento na espessura da parede da fibra e diminuição na abertura das pontoações intervasculares são características normalmente relatadas em espécies de ambientes com baixa disponibilidade hídrica

e maior aridez do solo, sendo, portanto, características ditas mais seguras contra a formação de embolismos (Carlquist, 1966; Lima et al., 2009; Lens, 2010, 2013).

Além das variações na anatomia do xilema, a densidade da madeira também responde às variações nas condições ambientais (Fajardo, 2018). Ela reflete a alocação de carbono estrutural em seus tecidos, levando à uma relação entre a quantidade de parede celular e o lúmen das células (Preston, 2006; Choat et al., 2007; Chaves, 2009). Assim, quanto mais parede celular é produzida, maior é a energia despendida pela planta para a fixação do carbono, maior a densidade da madeira e maior seu investimento em segurança hidráulica.

O transporte axial de água no xilema secundário ocorre sob pressão negativa, a qual é gerada por transpiração na epiderme das folhas, sendo transmitida por todo o sistema axial da planta, até as raízes, fazendo com que haja um fluxo ascendente do líquido, sob tensão (Tyree & Zimmermann, 2002). Tal transpiração é controlada pela abertura e fechamento dos estômatos, os quais são células epidérmicas modificadas, responsáveis pelas trocas gasosas entre a folha e a atmosfera. Sua abertura ocorre devido à absorção osmótica de água pelas células-guarda, aumentando assim a pressão hidrostática e o turgor; por outro lado, seu fechamento ocorre com a saída de água das células-guarda causando diminuição da pressão de turgor e relaxando assim suas paredes (Kerbauy, 2008). No contexto de abertura e fechamento estomático, duas estratégias/comportamentos fisiológicos são conhecidos dentro da fisiologia vegetal: o comportamento isohídrico e o anisohídrico. Esses comportamentos podem variar ao longo de um determinado período e as espécies apresentam um comportamento em *continuum* entre isohídrico e anisohídrico (Martínez-Vilalta et al., 2014). De forma geral, as espécies isohídricas tendem a manter seu potencial hídrico estável ao longo do dia, ou seja, elas fecham os estômatos em resposta a uma pequena queda no potencial hídrico foliar, dando à planta uma maior segurança contra a perda de água e formação de embolismos. Já as espécies anisohídricas atingem valores mais negativos de potencial hídrico ao longo do dia, devido à planta permanecer com o estômato aberto por mais tempo, o que resulta em maior transpiração, taxa fotossintética e produtividade vegetal, mas em contrapartida, em menor segurança contra a formação de embolismos (Wu et al., 2020). As células do xilema que são mortas na maturidade não passam por alteração após sua diferenciação, o comportamento estomatal é o que prontamente responde às influências ambientais (Klein, 2014). Assim, espécies com anatomia do

xilema mais vulnerável à formação de embolismo, compensam tal vulnerabilidade alterando o comportamento fisiológico do estômato, tendendo a ter um comportamento anisohídrico (Martínez-Vilalta et al., 2014).

Os atributos fisiológicos e anatômicos (estruturais) apresentados pelas diferentes espécies de plantas do grupo das Angiospermas, dentre eles as características anatômicas do xilema e o comportamento hídrico foliar, definem a história de vida, demografia e sucesso ecológico das espécies nos diferentes ambientes (Reich, 2014). O efeito desses diferentes atributos apresenta respostas tanto em escala de indivíduo quanto de ecossistema. Assim, a adaptação, interação e resposta desses atributos definem um *continuum* de comportamento ecológico denominado *fast-slow*, de crescimento vs. sobrevivência (Wright et al. 2004; Reich, 2014). Em ambientes florestais tropicais, a nutrição do solo é o maior fator responsável pela modulação de estratégias *fast-slow* de crescimento vs. sobrevivência das espécies (Oliveira et al., 2021), uma vez que a disponibilidade hídrica nesses ambientes não é um fator limitante. Dessa forma, predominam em ambientes ricos em nutrientes, como por exemplo alta disponibilidade de nitrogênio e fósforo, espécies de rápido crescimento (*fast*); e em ambientes pobres em nutrientes, com escassez de nitrogênio, carbono e água, espécies de crescimento lento (*slow*) (Oliveira et al., 2021). As espécies com rápido crescimento geralmente possuem características anatômicas e fisiológicas que favorecem a eficiência na condução hidráulica como maior condutância estomática, maior taxa fotossintética e, conseqüentemente, vasos mais largos resultando em eficiência na condução hídrica (Zhang & Cao, 2009; Zhu et al., 2017). Além disso, são espécies que sofrem maior risco de mortalidade, pois requerem a construção de tecidos “caros” em relação à demanda nutricional de forma a sustentar as altas taxas de crescimento. Já espécies de crescimento lento possuem características que favorecem a segurança na condução e, portanto, apresentam características como maior densidade do lenho e vasos de menor diâmetro, o que resulta, conseqüentemente, em menor condutividade hidráulica, porém com maior segurança contra a formação de embolismos (Gleason et al., 2015). Maior densidade da madeira é, geralmente, característica de espécies de crescimento lento e que ocorrem em solos pobres em nutrientes (Bittencourt et al., 2016). Portanto, maior densidade da madeira é um atributo positivamente associado à sobrevivência e negativamente relacionado à taxa de crescimento da planta (Muller-Landau, 2004).

A maior parte dos estudos florestais focam no efeito da temperatura e precipitação na variação dos caracteres anatômicos (Gleason et al., 2015; Pfautsch et al., 2016; Pratt & Jacobsen, 2017), sendo ainda escassos aqueles que incluem a nutrição dos solos como fator indutor de variação nos caracteres anatômicos, e consequentemente, fisiológicos. Considerá-lo como tal para as respostas anatômicas e fisiológicas das plantas pode nos trazer melhor fundamentação e compreensão dos mecanismos de adaptação de indivíduos, além de ser essencial para que possamos prever as respostas das plantas em situações de estresse.

Assim, tendo a importância da nutrição dos solos no comportamento ecológico *fast-slow* das plantas, neste trabalho testamos a variação dos caracteres anatômicos do xilema secundário, bem como o comportamento fisiológico de plantas jovens das espécies *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze e *Myroxylon peruiferum* L.f., que cresceram em condições de baixa e alta disponibilidade de nutrientes. Sugerimos, então, a hipótese de que os indivíduos sujeitos à menor disponibilidade de nutrientes teriam comportamento isohídrico, ou seja, com maior regulação estomatal e prezando por segurança contra a formação de embolismos e características anatômicas de plantas de crescimento lento; em contrapartida, indivíduos sujeitos à maior disponibilidade de nutrientes teriam comportamento anisohídrico, ou seja, ficando com os estômatos abertos por mais tempo, investindo assim em eficiência na aquisição de nutrientes e fixação do carbono e apresentando características de plantas de crescimento rápido.

OBJETIVOS

A fim de testar o efeito de diferentes concentrações de nutrientes de solo na variação dos caracteres anatômicos da madeira e no comportamento fisiológico foliar de *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae) e *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae), o objetivo deste trabalho foi responder às seguintes questões: (1) os indivíduos sujeitos aos diferentes tratamentos nutricionais diferem em relação à anatomia do xilema secundário e ao comportamento hídrico foliar?; (2) se há diferenças com relação aos tratamentos, essas diferenças são distintas nas diferentes espécies como resultado das diferenças filogenéticas entre elas?

Em relação à pergunta (1), testamos as hipóteses de que (i) indivíduos crescendo nos tratamentos com maior concentração de nutrientes apresentarão comportamento de espécies de crescimento rápido, isto é, comportamento fisiológico anisohídrico e características anatômicas do xilema secundário de maior diâmetro dos vasos, maior área total de lúmen do vaso, menor espessura da parede das fibras e dos vasos, maior área de parênquima axial, e conseqüentemente, menor densidade da madeira e (ii) indivíduos crescendo nos tratamentos com menor concentração de nutrientes apresentarão comportamento de espécies de crescimento lento, isto é, comportamento fisiológico isohídrico e características anatômicas do xilema secundário de menor diâmetro dos vasos, maior densidade de vasos, menor área total do lúmen dos vasos, maior espessura de parede das fibras e dos vasos, menor área de parênquima axial, e conseqüentemente, maior densidade da madeira. Em relação à pergunta (2), testamos a hipótese de que apesar das espécies serem diferentes na anatomia do xilema secundário, pela distância filogenética, seus indivíduos têm respostas semelhantes dadas as mesmas pressões ambientais.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Anatomia ecológica do lenho

A anatomia ecológica da madeira é a ciência utilizada para o entendimento da adaptação das espécies lenhosas às diferentes condições dos ambientes em que vivem. Resultados de estudos como os de Baas & Carlquist, 1985; Barajas-Morales, 1985; Carlquist, 1966, 1977; Lindorf, 1994; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000, 2002 vêm mostrando diferenças significativas para características anatômicas do lenho quando os indivíduos estão sujeitos a essas diferenças, como, por exemplo, a disponibilidade hídrica, onde os indivíduos respondem para uma melhor segurança na condução hidráulica quando estão em ambientes que têm esse recurso limitado. Dentre essas características anatômicas moldadas com o processo de evolução das espécies, são citadas distinções entre: anéis de crescimento, elementos de vaso, diâmetro dos vasos, número de vasos/mm², espessura da parede das fibras, altura e largura do parênquima radial, organização do parênquima axial e tamanho das pontoações intervasculares (Carlquist, 1966, 1988).

2.2 Comportamento hídrico foliar

O fluxo de água é controlado pela abertura e fechamento dos estômatos: sua abertura ocorre devido à absorção osmótica de água pelas células-guarda, aumentando assim a pressão hidrostática e o turgor; por outro lado, seu fechamento ocorre quando ocorre saída de água das células-guarda causando diminuição da pressão de turgor e relaxando assim suas paredes (Kerbauy, 2008).

No contexto de abertura e fechamento estomático, duas estratégias/comportamentos fisiológicos são conhecidos: o comportamento isohídrico e o anisohídrico. As espécies podem ser ordenadas em um *continuum* definido pela regulação do potencial de água, que muda em resposta a determinado estresse. O comportamento isohídrico ou anisohídrico é determinado pelo potencial hídrico foliar, varia ao longo do ano e conforme características do ecossistema, à nível de espécie, onde as isohídricas tendem a manter seu potencial hídrico estável ao longo do dia mesmo com o declínio do potencial hídrico do solo, dando à planta uma maior segurança hidráulica; já as espécies anisohídricas tendem a abaixar o potencial com

o declínio do potencial hídrico do solo ao longo do dia, dando à planta maior produtividade. O conhecimento do comportamento dos indivíduos é essencial para prever as respostas das plantas à seca no contexto das mudanças climáticas que o planeta vem sofrendo de forma crescente (Wu et al, 2020).

Quanto maior a condutância estomática, maior será a taxa fotossintética, tendo vasos mais largos como característica, fato condicionado pela grande disponibilidade de nitrogênio no solo. No caule observou-se uma forte relação entre carbono, nitrogênio e água que, quando em escassez, resulta em um crescimento lento, baixa densidade do lenho e menor condutividade hidráulica, porém com maior segurança no sistema hidráulico. Espécies com rápido crescimento estão associadas às áreas com maior disponibilidade de fósforo, porém apresentam maior risco de mortalidade, pois requerem tecidos “caros” em relação à nutrição para sustentar altas taxas de crescimento. Reich (2014) concluiu que traços de crescimento lento revelam condições de solos inférteis e traços de crescimento rápido são sensíveis à escassez de qualquer recurso.

2.3 Nutrição do solo: um fator importante

A distribuição e abundância das diferentes estratégias hidráulicas são moduladas pelo clima e nutrientes do solo. A nutrição do solo é o maior fator responsável pela modulação de estratégias *fast-slow* de crescimento vs. sobrevivência das espécies florestais que habitam ambientes tropicais, uma vez que nesses ecossistemas a água não é um recurso limitante (Oliveira et al., 2021). Dessa forma, espécies com rápido crescimento (*fast*) possuem características anatômicas e físicas do xilema e fisiológicas que favoreçam o desenvolvimento direcionado para eficiência, e espécies de crescimento lento (*slow*) possuem características anatômicas e físicas do xilema e fisiológicas que favoreçam o desenvolvimento direcionado para segurança, predominando em ambientes ricos em nutrientes espécies de rápido crescimento (*fast*) e por outro lado, e em ambientes pobres em nutrientes espécies de crescimento lento (*slow*) (Oliveira R.S. et al., 2021).

2.4 As espécies

2.4.1 *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze

A espécie *Cariniana legalis*, conhecida popularmente como jequitibá-rosa, é uma angiosperma da família Lecythidaceae. É uma espécie semidecídua, característica da floresta latifoliada semidecídua, com altura entre 30 e 50 m com tronco de 70 a 100 cm de diâmetro, ereto e cilíndrico, revestido por casca pardacenta e fissurada. Suas folhas são simples, oval-elípticas, membranáceas, glabras e sem estípulas. É considerada uma das maiores árvores do Brasil extra-amazônico, apresentando madeira leve (densidade 0,53 g/cm³), macia ao corte, com grã direita e textura média e de baixa resistência ao ataque de xilófagos quando em condições adversas (Lorenzi, 1992). A espécie é do grupo ecológico secundário tardio (secundária longeva), mas não clímax (Harritt & Jesus, 1987; DURIGAN; NOGUEIRA, 1990). Em relação à anatomia do xilema, possui anéis de crescimento indistintos ou ausentes; porosidade difusa, lúmen do vaso de 100 a 200 µm, de 5 a 20 vasos/mm²; comprimento dos elementos de vaso entre 350 e 800 µm, placas de perfuração simples, pontoações intervasculares alternas pequenas a médias; espessura da parede das fibras de finas a grossas, comprimento das fibras de 900 a até maiores que 1600 µm; parênquima axial em linhas estreitas e reticulado; largura dos raios de 1 à 3 células e de 4 à 12 raios/mm (descrição retirada de Brandes et al. 2020b).

2.4.2 *Myroxylon peruiferum* L.f.

A espécie *Myroxylon peruiferum*, conhecida popularmente como cabreúva, é uma angiosperma da família Fabaceae. É uma espécie decídua, heliófita ou esciófita, característica de floresta latifoliada semidecídua com altura entre 12 e 26 m com tronco de 60 a 80 cm de diâmetro, revestido por casca acinzentada e fissurada. A espécie é do grupo ecológico secundário tardio (FERRETTI et al. 1995) ou clímax (DURIGAN; NOGUEIRA, 1990). Suas folhas são compostas pinadas e apresentam madeira pesada (densidade 0,95 g/cm³), dura, de média resistência mecânica, alta resistência ao apodrecimento e com grã geralmente revessa (Lorenzi, 1992). Em relação à anatomia do xilema, possui anéis de crescimento distintos ou indistintos; porosidade difusa, lúmen dos vasos de 50 a 200 µm; comprimento do

elemento de vaso de 350 a 800 μm , placas de perfuração simples, pontoações intervasculares alternadas, pequenas e guarnecidas; parede das fibras finas a muito espessas, comprimento das fibras até 1600 μm ; parênquima axial paratraqueal vasicêntrico aliforme, escasso; largura dos raios de 1 a 3 células e de 4 a 12 raios/mm (descrição retirada do site Inside Wood).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Espécies selecionadas

As espécies selecionadas foram *Cariniana legalis* da família Lecythidaceae (Asterídeas) e *Myroxylon peruiferum* da família Fabaceae (Rosídeas). Estas espécies foram escolhidas por pertencerem a grupos distintos de acordo com o *Angiosperm Phylogeny Group* (APG IV 2016).

3.2 Tratamentos

As amostras de caule das espécies que avaliamos foram obtidas a partir de um experimento instalado no Viveiro de Mudanças Florestais da Faculdade de Ciências Agrônômicas (FCA) da UNESP de Botucatu (SP) como parte de um projeto de pesquisa de doutorado de Alessandra da Silva Lopes, egressa do Programa de Pós-graduação em Ciência Florestal da FCA da UNESP de Botucatu (SP).

Neste trabalho, foi realizada a semeadura de *Cariniana legalis* (Lecythidaceae) e *Myroxylon peruiferum* (Fabaceae) em 13 de dezembro de 2018.

As mudas dos indivíduos estudados foram transplantadas para tubetes de 950 cm³ em agosto de 2019, os quais foram preenchidos com substrato comercial. Os tubetes estavam inseridos em bandejas (4 tubetes por bandeja), em bancada suspensa, alocados em estufa.

Em 21 de outubro de 2019, as plantas de *Cariniana legalis* estavam com 1,65 a 2,45 m de altura e de 1,00 a 1,80 cm de diâmetro do caule, e as plantas de *Myroxylon peruiferum* estavam com 1,6 e 2,4 m de altura e 1,2 e 1,8 cm de diâmetro do caule. Nesta data as plantas foram fertirrigadas três vezes por semana no fim dos dias (segunda, quarta e sexta-feira) por 5 minutos através de sistema de gotejamento, sempre após a irrigação, que ocorria diariamente, às 9:00 e às 15h, por 6 minutos. Os tratamentos para o manejo das mudas eram compostos por solução nutritiva baseados nas seguintes concentrações: Tratamento T50 – 50% da solução nutritiva padrão e Tratamento T400 – 400% da solução nutritiva padrão (Tabela 1) de forma a testar a influência da menor e da maior concentração de

nutrientes, respectivamente, na anatomia e no comportamento hídrico foliar dos indivíduos. Os sais de nutrientes utilizados na formulação da solução nutritiva foram pesados em balança de precisão e posteriormente diluídos em água nas proporções estabelecidas na Tabela 1 e armazenados em tambores de 60 litros, um contendo cálcio e outro com os demais nutrientes.

Tabela 1 - Composição das soluções nutritivas utilizadas na fertirrigação das plantas.

Nutrientes	Teor dos nutrientes (mg L ⁻¹)	
	50% (T1)	400% (T2)
N	42	336
P	12	96
Ca	23	184
K	28,5	228
S	7,5	60
Mg	5,5	44
B	4,0	32
Cu	0,35	3,0
Fe	18,75	150
Mo	0,1	0,8
Mn	2,25	18
Zn	0,85	7,0

3.3 Fixação e processamento do material

Para as análises da anatomia do lenho foram retiradas, por meio do método destrutivo, uma amostra de cada um dos três indivíduos de cada espécie que estava em cada tratamento nutricional (T50 e T400), totalizando 12 indivíduos amostrados. A coleta foi realizada a uma distância média em torno de 1,5 m de distância do ápice até a base do caule principal, garantindo a retirada de amostras de madeira madura em todos os indivíduos. Essa coleta foi realizada em julho de 2021, 28 meses após o início do experimento com os tratamentos nutricionais. Das amostras coletadas, foram retiradas as cascas e posteriormente os corpos de prova para o corte no micrótomo. As amostras do xilema secundário foram fixadas em FAA 70 (formalina 37%, ácido acético, álcool etílico 70% - 1:1:18) durante 3 dias e posteriormente armazenadas em álcool 70%, conforme técnica descrita por Johansen (1940). Assim foram feitos cortes histológicos nos planos transversal (TR), longitudinal tangencial (TG) e longitudinal radial (RD), em micrótomo de deslize, e preparadas 5 lâminas por indivíduo. Para destaque das diferentes composições celulares, utilizamos coloração dupla com safranina aquosa (1%) e azul de astra aquoso (1%, 1:9) conforme descrito por Bukatsch (1972), com posterior montagem das lâminas permanentes em meio sintético com Entellan®.

3.4 Obtenção dos dados

Para obtenção dos dados para traçar o comportamento hídrico dos indivíduos, com uma câmara de pressão tipo Scholander, realizamos medidas de potencial hídrico foliar de 3 indivíduos de cada tratamento nutricional e de cada espécie, e de cada indivíduo fizemos a medição em 3 folhas. As medidas foram realizadas entre 5h e 6h da manhã (*predawn*), quando obtivemos o potencial hídrico da folha totalmente hidratada, e entre 12h e 13h da tarde (*midday*), quando obtivemos o potencial hídrico da folha com maior nível de estresse hídrico, segundo método descrito por Turner (1981). Selecionamos as folhas em perfeito estado aparente e com um corte em seu pecíolo as colocamos na câmara de pressão. Foi então aplicada pressão crescente até a exsudação de água pelo corte, momento o qual foi feita a leitura de pressão, obtendo-se o potencial hídrico foliar. Dessa forma, com os dados obtidos dos potenciais hídricos nos dois horários, foi possível identificar a variação entre eles e determinar se os indivíduos apresentavam comportamento isohídrico ou anisohídrico,

caso apresentassem baixa ou alta variação no potencial hídrico foliar, respectivamente.

Para as análises anatômicas fizemos mensurações das variáveis quantitativas descritas na tabela 2. A seleção das variáveis foi baseada em dados da literatura que enfatizam a importância funcional e ecológica de tais variáveis na interpretação das relações entre estrutura e função hidráulica de plantas. O número de mensurações seguiu os padrões estabelecidos pelo IAWA Committee (1989) e Scholz et al. (2013).

Tabela 2 - Características anatômicas mensuradas

Medida	Unidade
Área do lúmen dos vasos	μm^2
Espessura da parede dos vasos	μm
Densidade de vasos	mm^2
Agrupamento dos vasos	-
Diâmetro das fibras	μm
Espessura da parede das fibras	μm
Diâmetro da abertura interna da pontuação intervascular	μm
Diâmetro da abertura externa da pontuação intervascular	μm
Número de raio por milímetro linear	n/mm
Altura dos raios	μm
Largura dos raios	μm

3.5 Análise dos dados

Realizamos as análises das variáveis quantitativas das duas espécies separadamente. Para isso adotamos duas abordagens distintas. Na primeira abordagem, comparamos cada característica anatômica quantitativa entre os tratamentos, com a finalidade de verificar se ocorriam diferenças anatômicas. Na segunda abordagem aplicamos um método multivariado para reduzir a dimensionalidade das variáveis anatômicas e agrupar os indivíduos na tentativa de verificar semelhanças e diferenças entre os indivíduos de cada tratamento.

Os dados foram submetidos aos testes de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade das variâncias (Levene). Para verificar as diferenças entre as variáveis anatômicas quantitativas do xilema e os tratamentos (T50 e T400) realizamos uma análise de variância (ANOVA). Incluímos nas análises como efeito fixo o tratamento (T50 e T400) e como efeitos aleatórios, os indivíduos coletados (planta). As variáveis respostas foram as variáveis quantitativas do xilema e comportamento hídrico foliar. Além disso, também realizamos o teste-t de comparação de médias para cada característica anatômica estudada entre os tratamentos. Para testar a influência dos diferentes tratamentos nutricionais na variação do comportamento hídrico e dos caracteres anatômicos, fizemos uma análise de variância multivariada (MANOVA). Para agrupar os indivíduos presentes nos dois tratamentos (T50 e T400), considerando todas as variáveis anatômicas quantitativas do xilema secundário, consideramos as médias de cada indivíduo. Para visualização de como as espécies dos diferentes tratamentos se agrupam no espaço amostral, realizamos uma análise dos componentes principais (PCA).

Todas as análises foram realizadas utilizando o programa livre R., versão R-4.1.3 e RStudio versão 2022.02.1 Build 461.

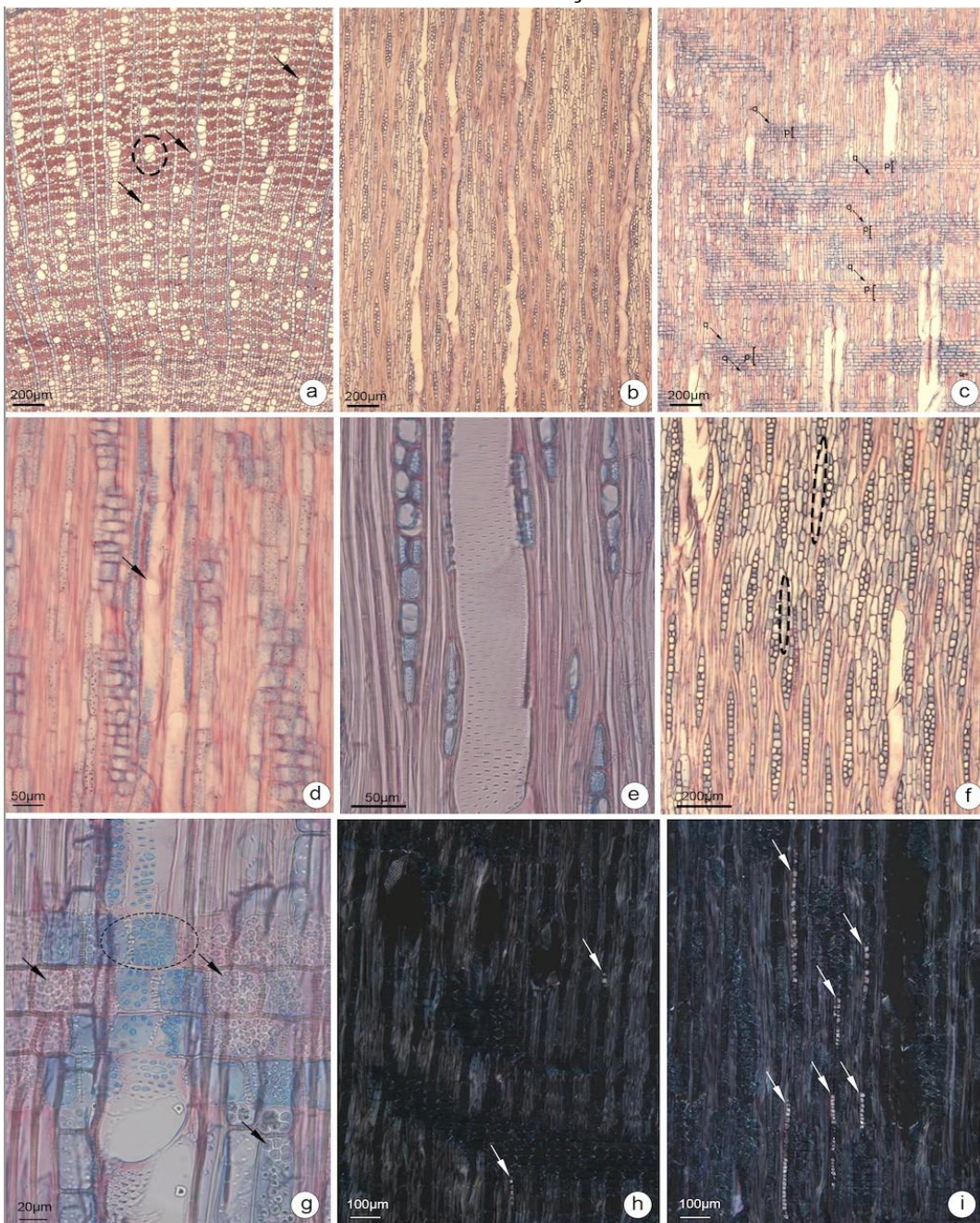
4 RESULTADOS

4.1 Descrição anatômica do xilema secundário das espécies nos dois tratamentos nutricionais

4.1.1 *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze

Os indivíduos dos dois tratamentos nutricionais apresentaram as mesmas características, exceto em relação aos cristais prismáticos. As camadas de crescimento são indistintas, sem marcador evidente (Fig. 1a). O lenho tem porosidade difusa (Fig. 1a). Os vasos são solitários e múltiplos de dois e três predominantes, podendo ocorrer raramente múltiplos de até sete vasos e cachos (Fig. 1a). Os vasos solitários apresentam contorno circular a oval (Fig. 1a). As placas de perfuração são simples (Fig. 1d). As pontoações intervasculares são areoladas alternas e com formato poligonal (Fig. 1e). As pontoações radiovasculares são semelhantes às intervasculares em tamanho e forma, mas também encontramos com aréolas muito reduzidas e aparentemente simples, arredondadas (Fig. 1g). As fibras não são septadas (Fig. 1d-g) e apresentam pontoações com aréolas diminutas nas paredes radiais e tangenciais, sendo que na última em menor quantidade. O parênquima axial ocorre em faixas estreitas irregulares (Fig. 1a) e a série parenquimática tem de duas a quatro células (Fig. 1b,f). Os raios têm uma a duas células de largura, eventualmente três (Fig. 1b, f), são heterocelulares com corpo central de células procumbentes e margem com uma a quatro camadas de células quadradas e/ou eretas (Fig. 1c). Grãos de amido estão presentes nas células do parênquima axial e radial (Fig. 1g). Cristais prismáticos estão presentes em células do parênquima axial (Fig. 1h, i), sendo um cristal por câmara e estão em maior quantidade no tratamento de maior concentração nutricional (Fig. 1i).

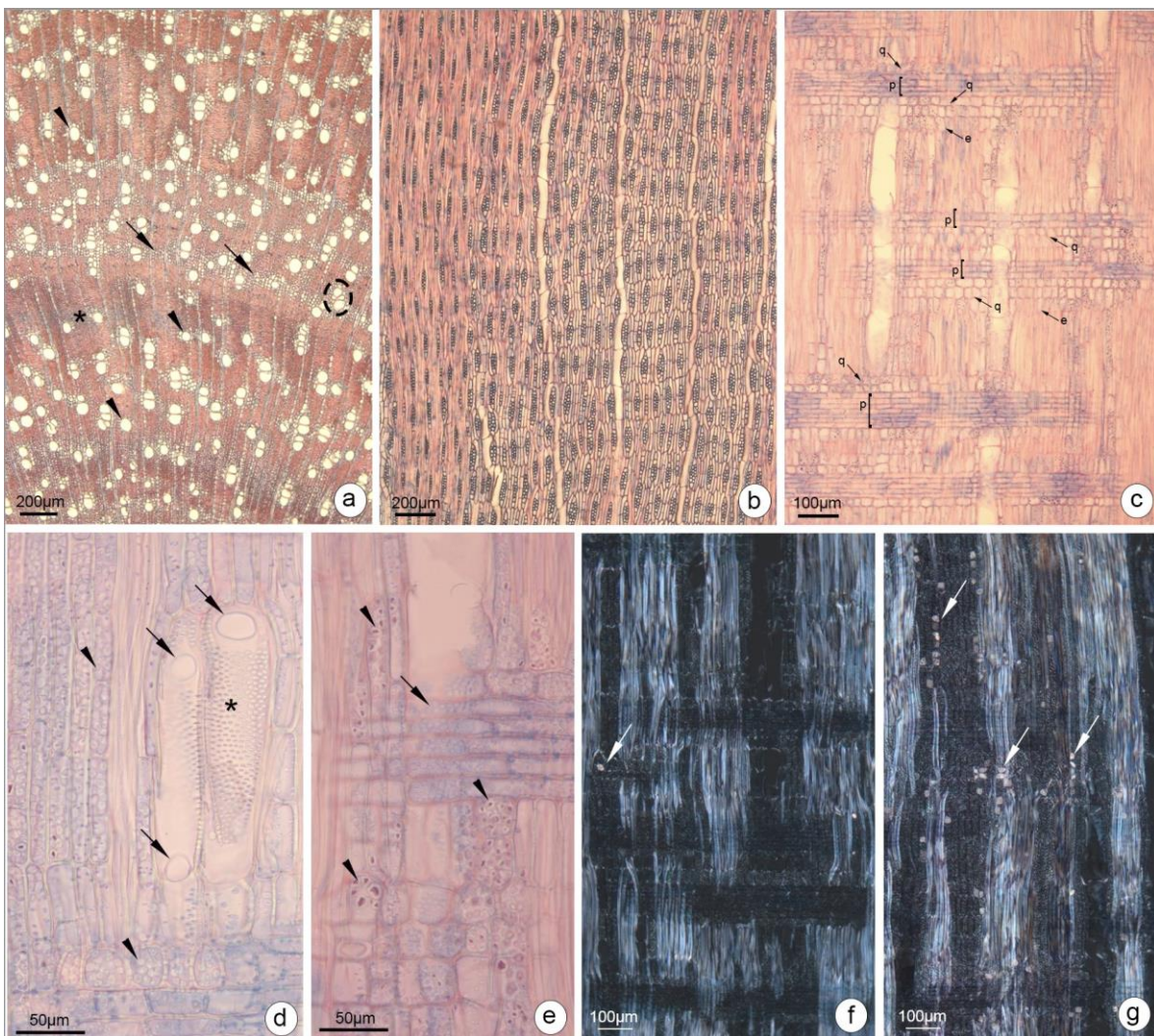
Figura 1 - Lenho de plantas de *Cariniana legalis*. (a) Camadas de crescimento indistintas, porosidade difusa, vasos solitários com contorno circular a oval (setas) e múltiplos de dois e três predominantes, ocorrendo também de até sete vasos e cacho (tracejado) em seção transversal. (b) Raios com uma a duas células de largura em seção longitudinal tangencial. (c) Raios com corpo central de células procumbentes (p) e margem com células quadradas (q) em seção longitudinal radial. (d) Placas de perfuração simples (seta) em seção longitudinal radial. (e) Pontoações intervasculares areoladas alternas e com formato poligonal em seção longitudinal tangencial. (f) Parênquima axial em séries de duas a quatro células (tracejado), raios com uma a duas células de largura em seção longitudinal tangencial. (g) Pontoações radiovasculares semelhantes às intervasculares e também com aréolas reduzidas a aparentemente simples, arredondadas (tracejado) e grãos de amido (setas) em células do parênquima em seção longitudinal radial. (h-i) Inclusões minerais sob luz polarizada em seção longitudinal radial. (h) Cristais prismáticos (setas) em indivíduos do tratamento com menor concentração nutricional. (i) Cristais prismáticos (setas) em indivíduos do tratamento com maior concentração nutricional



4.1.2 *Myroxylon peruiferum* L.f.

Os indivíduos dos dois tratamentos nutricionais apresentaram as mesmas características, exceto em relação aos cristais prismáticos. As camadas de crescimento são irregularmente distintas, demarcadas por uma faixa estreita de parênquima axial (Fig. 2a) nem sempre contínua. O lenho tem porosidade difusa. Os vasos são solitários e múltiplos de dois e três predominantes, podendo ocorrer raramente múltiplos de até sete vasos e cachos (Fig. 2a). Os vasos solitários apresentam contorno circular (Fig. 2a). As placas de perfuração são simples (Fig. 2d). As pontoações intervasculares são areoladas alternas e guarnecidas (Fig. 2d) e as pontoações radiovasculares são semelhantes às intervasculares (Fig. 2e). As fibras não são septadas (Fig. 2c-e), algumas gelatinosas (Fig. 2a) e apresentam pontoações com aréolas diminutas nas paredes radiais (Fig. 2d, e). O parênquima axial ocorre em faixas estreitas e também aliforme confluyente longo e curto (Fig. 2a) e a série parenquimática tem de duas a quatro células (2b). Os raios têm duas células de largura em sua maioria (Fig. 2b), sendo alguns com uma ou três células, são heterocelulares com corpo central de células procumbentes e margem predominantemente com uma a duas camadas de células quadradas e/ou eretas, eventualmente com três camadas (Fig. 2c). Os raios, os elementos de vaso e o parênquima axial são estratificados (Fig. 2b). Grãos de amido estão presentes nas células do parênquima axial e do radial (Fig. 2d-e). Cristais prismáticos estão presentes no parênquima axial e radial (Fig. 2f-g), sendo um cristal por câmara, e são maiores e em maior quantidade no tratamento de maior concentração nutricional (Fig. 2g).

Figura 2 - Lenho de plantas de *Myroxylon peruiferum*. (a) Faixa estreita de parênquima axial (setas) demarcando camada de crescimento, porosidade difusa, vasos solitários com contorno circular a oval (cabeças de seta) e múltiplos de dois e três predominantes, cachos (tracejado) e fibras gelatinosas (asterisco) em seção transversal. (b) Raios com duas células de largura, parênquima axial em série de duas células e estratificação de raios, elementos de vaso e parênquima axial em seção longitudinal tangencial. (c) Raios com corpo central de células procumbentes (p) e margem com uma a três camadas de células quadradas (q) e/ou eretas (e) em seção longitudinal radial. (d) Placas de perfuração simples (setas), pontoações guarnecidas (asterisco) nas paredes dos vasos e grãos de amido em células do parênquima (cabeças de seta) em seção longitudinal radial. (e) Pontoações radiovasculares semelhantes às intervasculares (seta) e grãos de amido em células do parênquima (cabeças de seta) em seção longitudinal radial. (f-g) Inclusões minerais sob luz polarizada em seção longitudinal radial. (f) Cristal prismático (seta) identificado em indivíduos do tratamento com menor concentração nutricional. (g) Cristais prismáticos (setas) identificados em indivíduos do tratamento com maior concentração nutricional



4.2 Variação dos caracteres anatômicos e fisiológicos em resposta ao tratamento nutricional

4.2.1 Variação no comportamento hídrico foliar

Os indivíduos das duas espécies não apresentaram diferenças no comportamento hídrico foliar entre os tratamentos (fig. 3, tab. 3).

Figura 3 - Comportamento hídrico foliar (diferença entre potencial hídrico do pre-dawn e midday) para as espécies estudadas entre os tratamentos nutricionais. As linhas horizontais superiores, medianas e inferiores das caixas representam o 25 quartil, a mediana e o 75 quartil, respectivamente. Osterminais superiores e inferiores das linhas verticais representam os valores máximos e mínimos do comportamento foliar hídrico

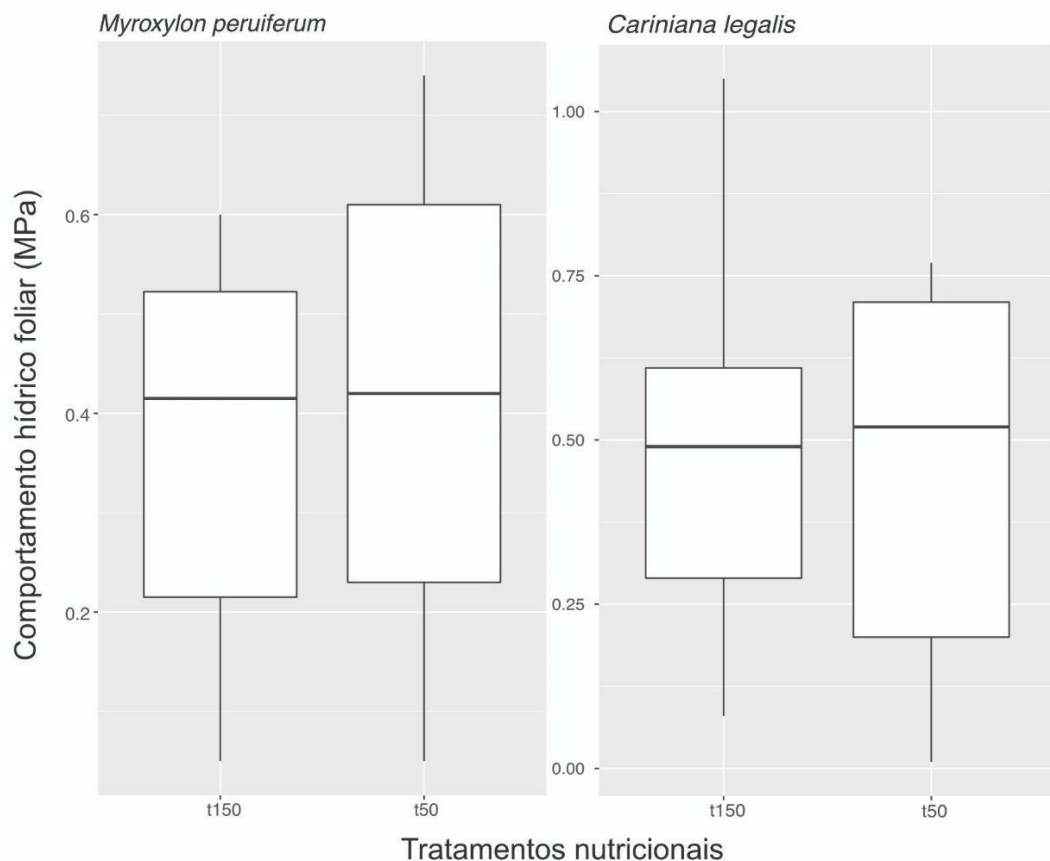


Tabela 3 - Comportamento hídrico foliar (diferença entre potencial hídrico do pre-dawn e midday) das espécies estudadas entre os tratamentos nutricionais

Espécie	Tratamento de maior concentração nutricional	Tratamento de menor concentração nutricional	Estimate	Erro padrão	Valor de t	Valor de p
<i>Cariniana legalis</i>	0.49	0.43	-0.600	0.1450	-0.414	0.685
<i>Myroxylon peruiferum</i>	0.58	0.42	0.490	0.1088	0.450	0.659

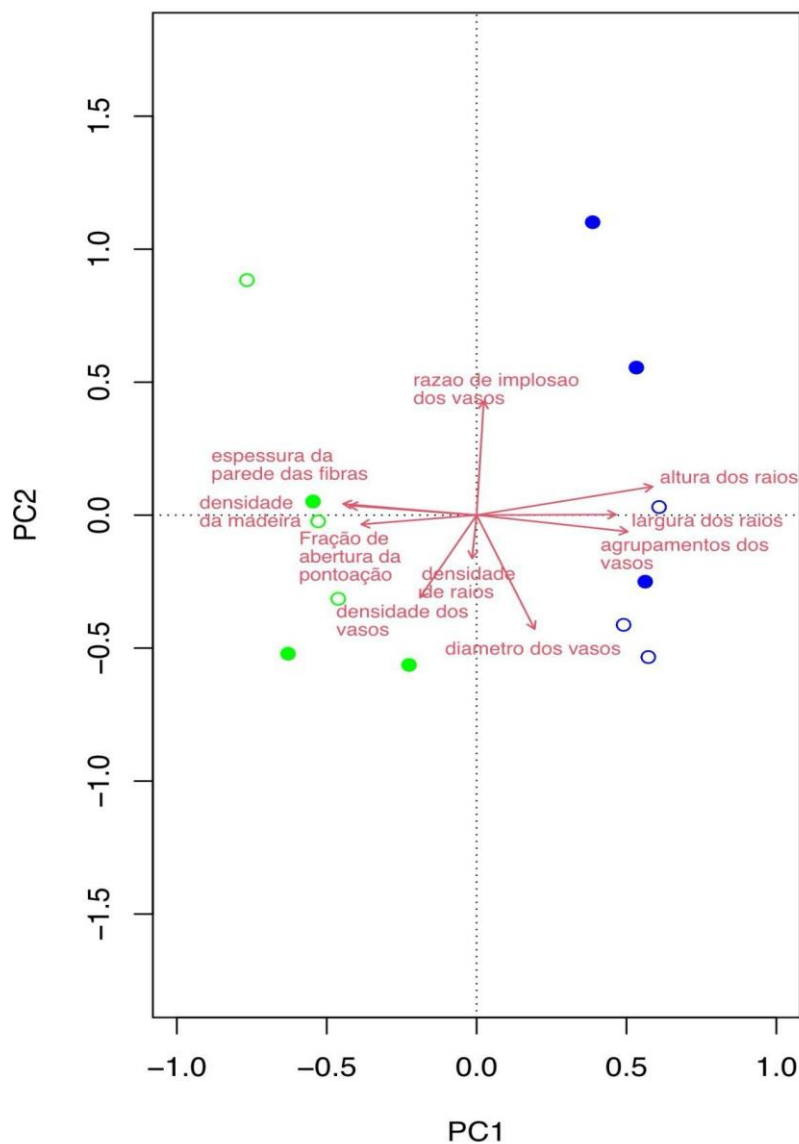
4.2.2 Variação na anatomia e densidade do lenho

Os indivíduos das duas espécies, de uma forma geral, não apresentaram diferenças nas características anatômicas entre os dois tratamentos nutricionais, como mostrado pela Análise de Variância Multivariada (MANOVA) (tab. 4) e visualizado na Análise dos Componentes Principais (fig. 4). Porém, observou-se separação espacial das diferentes espécies, agrupando-se em quadrantes distintos do espaço das componentes (fig. 4).

Tabela 4 - Análise de Variância Multivariada dos caracteres anatômicos mensurados em função dos tratamentos nutricionais

	Graus de liberdade	Soma dos quadrados	Media dos quadrados	Valor de F	Valor de R2	Valor de P
Tratamento	1	0.0137	0.0137	0.12937	0.128	0.947
Resíduos	10	1.058	0.1058		0.987	
Total	11	1.072			1.000	

Figura 4 - Análise dos componentes principais dos caracteres anatômicos mensurados. Diferentes cores representam as diferentes espécies e pontos preenchidos e não-preenchidos representam os diferentes tratamentos (verde = *Myroxylon peruiferum*; azul = *Cariniana legalis*; pontos preenchidos = tratamento de menor concentração nutricional; pontos não-preenchidos = tratamento com maior concentração nutricional). Cada ponto representa um indivíduo.



No teste de comparação de médias, a espessura da parede das fibras em *M. peruiferum* apresentaram-se mais espessas no tratamento de maior concentração

nutricional, sendo a única variável a apresentar diferença entre os tratamentos (tab. 5).

A densidade da madeira também não apresentou diferença entre os tratamentos nutricionais (tab. 6).

Tabela 5 - Características anatômicas quantitativas do lenho dos três espécimes de *Cariniana legalis* e *Myroxylon peruiferum* nos dois tratamentos de concentração nutricional. DP = desvio padrão

Espécie			Menor concentração nutricional	Maior concentração nutricional
<i>Cariniana legalis</i>	Área do lúmen dos vasos (μm^2)	1	1536,2	1615,7
		2	1556,8	1658,4
		3	1256,8	1678,9
		Média	1449,9	1651,0
		DP	167,6	32,2
		teste-t	T = -2.7745	P = 0.1068
	Densidade de vasos (n/mm ²)	1	43,2	64,8
		2	32,0	46,0
		3	45,4	32,4
		Média	40,2	47,7
DP		7,2	16,3	
	teste-t	T = -0.73363	P = 0.5207	
Agrupamento de vasos	1	2,4	2,3	
	2	1,9	2,2	
	3	2,3	2,0	
	Média	2,2	2,2	
	DP	0,25	0,14	

	teste-t	T = 0.16514	P = 0.8787
Diâmetro das fibras (um)	1	10,4	9,1
	2	10,3	10,8
	3	11,2	10,8
	Média	10,7	10,2
	DP	0,5	1,0
	teste-t	T = 0.67143	P = 0.5501
Espessura da parede da fibra (um)	1	2,8	2,8
	2	2,9	2,8
	3	2,7	2,9
	Média	2,8	2,8
	DP	0,1	0,0
	teste-t	T = -0.30167	P = 0.7862
Diâmetro da abertura interna da pont interv (um)	1	1,8	2,0
	2	2,1	3,0
	3	2,9	2,4
	Média	2,3	2,5
	DP	0,6	0,5
	teste-t	T = 0.16446	P = 0.8779
Diâmetro da abertura externa da pont interv (um)	1	27,0	24,9
	2	32,6	39,3
	3	38,7	30,8
	Média	32,8	31,7
	DP	5,9	7,2
	teste-t	T = -0.44357	P = 0.6809
Número de raios/mm	1	9,0	9,0
	2	9,0	8,0
	3	9,0	7,0

		Média	9,0	8,0
		DP	0,0	1,0
		teste-t	T = 1.3705	P = 0.2841
	Altura dos raios (um)	1	243,9	277,7
		2	279,7	242,4
		3	252,3	262,0
		Média	258,6	260,7
		DP	18,7	17,7
		teste-t	T = -0.14146	P = 0.8944
	Largura dos raios (um)	1	25,5	27,4
		2	24,3	23,3
		3	25,0	28,2
		Média	24,9	26,3
		DP	0,6	2,6
		teste-t	T = -0.85341	P = 0.4761
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Area do lúmen dos vasos (um ²)	1	1516,8	1030,4
		2	1651,0	1319,3
		3	1447,4	1305,1
		Média	1538,4	1218,3
		DP	103,5	162,9
		teste-t	t = 2.232	P = 0.114
	Densidade de vasos (n/mm ²)	1	67,0	44,6
		2	52,2	58,0
		3	51,8	45,6
		Média	57,0	49,4
		DP	8,7	7,5
		teste-t	T = 1.067	P = 0.347
	Agrupamento de vasos	1	1,5	1,4

	2	1,7	1,6
	3	1,4	1,7
	Média	1,5	1,6
	DP	0,13	0,16
	teste-t	T = -0.6233	P = 0.5683
Diâmetro das fibras (um)	1	10,2	9,3
	2	8,3	9,6
	3	9,2	10,3
	Média	9,2	9,7
	DP	1,0	0,5
	teste-t	T= 0.7676	P = 0.499
Espessura da parede da fibra (um)	1	3,3	3,7
	2	3,1	3,4
	3	3,1	3,6
	Média	3,2	3,5
	DP	0,1	0,1
	teste-t	T = -3.4653	P = 0.0260
Diâmetro da abertura interna da pont interv (um)	1	1,4	1,4
	2	1,3	1,3
	3	1,4	1,4
	Média	1,3	1,3
	DP	0,1	0,0
	teste-t	T = -0.0898	P = 0.9352
Diâmetro da abertura externa da pont interv (um)	1	14,2	12,8
	2	13,9	13,1
	3	11,3	13,8
	Média	13,1	13,2
	DP	1,6	0,5

	teste-t	T = 0.012246	P = 0.9913
Número de raios/mm	1	9,0	7,0
	2	9,0	10,0
	3	8,0	9,0
	Média	8,7	8,7
	DP	0,6	1,5
	teste-t	T = 0.261	P = 0.812
Altura dos raios (um)	1	155,0	155,4
	2	169,2	182,8
	3	172,5	155,3
	Média	165,6	164,5
	DP	9,3	15,8
	teste-t	T = 0.989	P = 0.927
Largura dos raios (um)	1	18,1	20,3
	2	24,0	20,1
	3	17,7	17,4
	Média	19,9	19,3
	DP	3,5	1,7
	teste-t	T = 0.2868	P = 0.794

Tabela 6 - Densidade do lenho das plantas das espécies estudadas

Espécie	Densidade do lenho (g/cm ³)		
		Menor concentração nutricional	Maior concentração nutricional
<i>Cariniana legalis</i>	1	0,60	0,60
	2	0,65	0,52
	3	0,56	0,55
	Média	0,61	0,56
	DP	0,04	0,04
	Teste-t	T = 1.4444	P = 0.2221
<i>Myroxylon peruiferum</i>	1	0,75	0,78
	2	0,74	0,71
	3	0,68	0,67
	Média	0,72	0,72
	DP	0,04	0,05
	teste-t	T = 0.04284	P = 0.968

5 DISCUSSÃO

5.1 Os indivíduos não diferem em relação à anatomia do xilema secundário e ao comportamento hídrico foliar entre os tratamentos nutricionais

Contrariando a nossa expectativa, não encontramos diferenças no comportamento hídrico foliar e, de modo geral, na estrutura anatômica quantitativa do xilema secundário de *Myroxylon pureiferum* e *Cariniana legalis* submetidas a tratamentos nutricionais distintos. As únicas exceções foram uma presença maior de cristais nas células parenquimáticas, para as duas espécies, no tratamento de maior concentração nutricional, e parede da fibra mais espessa no tratamento de maior concentração nutricional nos indivíduos de *M. pureiferum*.

Acreditamos que a ausência de diferença nas características quantitativas do xilema secundário entre os indivíduos pertencentes aos dois tratamentos nutricionais tenha sido pela ausência de diferença na disponibilidade hídrica para os tratamentos, já que ambos receberam a mesma quantidade diária de irrigação. É sabido que a disponibilidade de água é um fator limitante em ecossistemas terrestres. As plantas requerem água para manter uma variedade de processos fisiológicos, como abertura e fechamento estomático, além de captura de CO₂ durante a fotossíntese (Woodruff et al., 2016). No entanto, em ecossistemas onde a disponibilidade hídrica não é um fator limitante, como por exemplo em florestas tropicais, a nutrição do solo é o fator responsável e modulador das estratégias das espécies (Oliveira et al. 2021), o que nos levou a hipotetizar que aconteceria nesse estudo de forma semelhante. Acreditamos, entretanto, que a ausência de efeito da nutrição sobre o comportamento hídrico e sobre a anatomia do xilema secundário aqui, seja devido ao fato que os indivíduos estudados são plântulas crescidas em viveiro, diferentemente das comunidades adultas de plantas estudadas por Oliveira et al. (2021). Outro fato seria de que as espécies são de estágios sucessionais secundários e não pioneiras. De uma forma geral, indivíduos de espécies de estágios sucessionais secundários e clímax têm se mostrado pouco sensíveis a diferentes doses de potássio (K), como *Anadenanthera peregrina*, *Hymenaea courbaril*, *Machaerium nictitans*, *Copaifera langsdorffii*, *Platycianus regnelli* (Silva et al. 1997), e também a diferentes doses de fósforo (P), como *Hymenaea courbaril*, *Calophyllum brasiliensis*, *Tabebuia serratifolia* e mesmo o *Myroxylon peruiiferum* (Resende et al. 1999). Neste estudo, identificamos

que plântulas tanto de *Cariniana legalis* quanto de *Myroxylon peruiferum* se mostraram muito pouco sensíveis a variações extremas da solução nutritiva indicando que não é necessário dispêndio financeiro com solução nutritiva para o crescimento das plântulas dessas espécies em viveiro.

Observamos, para ambas as espécies, maior concentração de cristais nas células parenquimáticas nos tratamentos de maior concentração nutricional. O efeito da presença ou ausência de cristais no crescimento e desenvolvimento das plantas ainda não é algo totalmente esclarecido (Franceschi & Horner 1980). Os cristais são resultado do produto do metabolismo das plantas, estando associado ao controle genético e estão presentes em diferentes grupos de angiospermas (Chattaway 1955; Prychid and Rudall 1999; Franceschi & Nakata 2005). Há evidências, ainda, de reabsorção de oxalato de cálcio guardados em forma de cristais em tempos de depleção de cálcio (Sunell & Healeu 1979). No nosso experimento, observa-se que o tratamento de maior concentração nutricional tem uma presença muito maior de Cálcio (184 mg L⁻¹) quando comparado com o tratamento de menor concentração (23mg L⁻¹). Essa diferença explica em potencial a presença de maior concentração de cristais nos tratamentos de maior concentração nutricional para as duas espécies.

A influência filogenética na determinação dos caracteres anatômicos mostra-se claramente presente nesse estudo, resultando na separação espacial dos indivíduos das duas espécies em quadrantes opostos da PCA. Independente do tratamento nutricional, os indivíduos da mesma espécie se agruparam em relação às suas características determinadas (filo)geneticamente. *C. legalis* tem como característica raios mais largos e mais altos, enquanto que *M. peruiferum* tem investimento em produção de parede celular, apresentando maior espessura da parede das fibras, e conseqüentemente, maior densidade da madeira. Além disso, *M. peruiferum* também tem maior densidade de vasos de menor diâmetro, a qual também é característica típica de espécies com alta densidade da madeira. Esse investimento de *M. peruiferum* em material de parede celular é evidente nos indivíduos do tratamento de maior concentração nutricional, os quais apresentaram maior espessura da parede da fibra. Maior disponibilidade de nutrientes resultou em maior produção e deposição de parede celular.

5.2 Caracterização anatômica das espécies estudadas em comparação com a literatura

A estrutura anatômica do lenho dos caules das plantas jovens de *Cariniana legalis* e *Myroxylon peruiferum* deste estudo foi, em termos gerais, semelhante em relação ao lenho de amostras de plantas adultas dessas espécies. A composição dos raios difere em relação à literatura consultada tanto para *Cariniana* quanto para *Myroxylon*. Em *Cariniana legalis*, a composição dos raios de apenas células procumbentes na literatura consultada (insidewood.lib.ncsu.edu, Brandes et al. 2020a,b, Lens et al. 2007; Nardi Berti & Edlmann 1992) difere do encontrado neste estudo de corpo central de células procumbentes e margem com uma a quatro camadas de células quadradas e/ou eretas. Em *Myroxylon peruiferum*, a composição dos raios também é de apenas células procumbentes na literatura consultada (insidewood.lib.ncsu.edu) e também difere do encontrado neste estudo de corpo central de células procumbentes e margem com uma a duas camadas de células quadradas e/ou eretas. Os raios formados em plantas jovens, ou seja, os primeiros raios formados na planta, diferem da composição característica dos raios das espécies (Barghoorn, 1940, 1941). Em plantas jovens, o câmbio produz raios com células quadradas e eretas que facilitam o transporte axial e, posteriormente, isso é substituído pela produção de raios com células procumbentes a medida que há aumento da circunferência do caule (Onyenedum & Pace 2021). Por se tratar de plantas jovens nesse estudo, os raios apresentam-se heterogêneos, enquanto que indivíduos adultos dessas espécies apresentam raios homogêneos independentes da condição nutricional onde as plantas cresceram.

6 CONCLUSÃO

Não foi observado diferenças no comportamento hídrico foliar e, de modo geral, na anatomia quantitativa do xilema secundário de *Myroxylon peruiferum* e *Cariniana legalis* submetidas à tratamentos nutricionais distintos. Isso é possivelmente devido à ausência de diferença na disponibilidade hídrica entre os tratamentos, o qual acreditamos ser o fator principal na resposta adaptativa anatomo-fisiológica das espécies nos estágios de plântula. Além disso, as espécies estudadas são de grupo ecológico com característica secundária tardia e não pioneiras, as quais têm se mostrado com pouca resposta na variabilidade anatômica e de crescimento quando submetidas a diferentes doses nutricionais de solo.

A influência filogenética nos caracteres anatômicos nas duas espécies é bem clara, com *C. legalis* investindo em raios mais altos e largos, enquanto *M. peruiferum* investe em estrutura de parede celular com maior espessura de parede de fibras resultando em maior densidade da madeira. Esse investimento em produção de parede celular de *M. peruiferum* é observado como resposta às diferenças nutricionais do tratamento, com os indivíduos do tratamento de maior concentração apresentando maior espessura da parede das fibras.

A presença de maior quantidade de cristais nas células de parênquima nos indivíduos do tratamento de maior concentração nutricional é possivelmente uma resposta à maior concentração de cálcio.

REFERÊNCIAS

- ALVES, E.S. & ANGYALOSSY-ALFONSO, V. 2000. **Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels.** IAWA Journal 21(1): p. 3-30.
- ALVES, E.S. & ANGYALOSSY-ALFONSO, V. 2002. **Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres.** IAWA Journal 23(4): p. 391-418.
- ANDEREGG, W.R.L. et al. 2015. **Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models.** Science, 349 (6247): p. 528-532.
- CHASE, M. W. et al. 2016. **An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV.** Botanical journal of the Linnean Society, 181(1): p. 1-20.
- BAAS, P. & CARLQUIST, S. 1985. **A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel.** IAWA Journal, 6(4): p. 349-353.
- BARGHOORN, E.S Jr. 1940. **The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure.** American Journal of Botany, 27: 918-928.
- BARGHOORN, E.S Jr. 1941. **The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays.** American Journal of Botany, 28: 273-282.
- BITTENCOURT, P.R., PEREIRA L., OLIVEIRA R.S. 2016. **On sylem hydraulic efficiencies, wood space-use and the safety-efficiency tradeoff.** New Phytologist 211: p. 1152-1155.
- BRANDES, A.F. et al. 2020a. **Macroscopic wood identification key for AtlanticForest species. Chave de identificação macroscópica de madeiras da MataAtlântica.**
- BRANDES, A. et al. 2020b. **Wood anatomy of endangered Brazilian tree species.** IAWA Journal, 41(4): p. 510-576.
- BUCCI, S.J. et al. 2008. **Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand.** BRAZILIAN JOURNAL OF PLANTPHYSIOLOGY, 20(3): p. 233-245.
- BUKATSCH, F. 1972. **Bemerkungen zur doppelfarbung astrablau-safranin.** Mikrokosmos 61: p. 33-36.
- CARLQUIST, S.; HOEKMAN, D. A. 1985. **Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora.** IAWA Bulletin, Utrecht. 6(4): p. 319-347.
- CARLQUIST, S. 1966. **Wood anatomy of Compositae: a summary, with comments on factors controlling wood evolution.** Aliso, 6(2): p. 25-44.
- CARLQUIST, S. 1977. **Ecological factors in wood evolution, a floristic approach.** American Journal of Botany, 6: p. 887-896.

- CARLQUIST, S. 1988. **Comparative wood anatomy**. Berlin: Springer Verlag.
- CHATTAWAY, M.M. 1955. **The anatomy of bark. VI. Peppermints, boxes, ironbarks, and other eucalypts with cracked and furrowed barks**. Australian Journal of Botany 3, 170-176.
- CHAVES, J. et al. 2009. **Towards a worldwide wood economics spectrum**. Ecology letters 12: p. 351-366.
- CHOAT, B., COBB, A.R.; JANSEN, S. 2007. **Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function**. New Phytologist 177: p. 608-626.
- DICKSON, W.C. 2000. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Academic press.
- DURIGAN, G. & NOGUEIRA, J. C. B. **Recomposição de matas ciliares. São Paulo: Instituto Florestal**, 1990. 14 p. (IF. Série registros, 4).
- FAJARDO, A. 2018. **Insights into intraspecific wood density variation and its relationship to growth, height and elevation in a treeline species**. Plant biology 20: p. 456-464.
- FRANCESCHI, V.R. & HORNER, H.T. 1980. **A microscopic comparison of calcium oxalate crystal idioblasts in plant parts and callus cultures of Psychotria punctata Vatke (Rubiaceae)**. Z. Pflanzenphysiol 97: p. 449-455.
- FRANCESCHI, V.R. & NAKATA, P.A. 2005. **Calcium Oxalate in Plants: Formation and Function**. Annual Review of Plant Biology 5: p.641-671.
- GLEASON, S.M. et al. 2015. **Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species**. New Phytologist 209: p.123-136.
- HACKE U.G. & SPERRY, J.S. 2001. **Functional and ecological xylem anatomy**. Urban & Fischer Verlag 4(2): p.97-115.
- HACKE, U.G, et al. 2015. **Functional and Ecological Xylem Anatomy**. USA: Ed.Springer.
- HARRITT, M. M.; JESUS, R. M. de. Ecology of four hardwood species of the atlantic forest of Brazil. Raleigh: North Carolina State University; Linhares: Reserva Florestal da CVRD, 1987. 29 p. Mimeografado.
- HILBE, J.M. 2011. **Negative Binomial Regression**. Psychometrika, 77: p. 611-612. IAWA COMMITTEE. 1989.
- IAWA list of microscopic features for hardwood identification**. IAWA Bulletin n.s., 10(3): p. 219-332.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw Hill, p. 528.
- KERBAUY, G.B. 2012. **Fisiologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan.

- KLEIN, T. 2014. **The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours.** *Functional ecology*, 28: p. 1313-1320.
- LAMBERS, H. & POORTER, H. 1992. **Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences.** *Physiology and ecology of growth rate variation*, 34: p. 187-261.
- LENS, F. et al. 2007. **A search for phylogenetically informative wood characters within Lecythidaceae s.l.** *American Journal of Botany*, 94: p. 483–502.
- LENS, F. et al. 2010. **Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer.** *New Phytologist*, 190: p.709-723.
- LENS, F. et al. 2013. **Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies.** *Elsevier*, 16: 287-292.
- LIMA, R.S.; OLIVEIRA, P.L. & RODRIGUES, L.R. 2009. **Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes.** *Revista Brasileira de Botânica*. 32(2): p. 361-374.
- LINDORF, H. 1994. **Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest.** *IAWA Journal*, Leuven, 15(4): p. 361-376.
- LORENZI, H. 1992. **Árvores Brasileiras - Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil.** Nova Odessa: Plantarum Ltda.
- MARTINÉZ-VILALTA, J. et al. 2014. **A new look at water transport regulation in plants.** *New phytologist*, 204: p. 105-115.
- MCDOWELL, N. et al. 2017. **Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests.** *New phytologist*, 219, p. 851–869.
- MULLER-LANDAU, H.C. 2004. **Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees.** *Biotropica*, 36(1): p. 20-32.
- NARDI B.R. & ELDMANN A.M.L. 1992. **Legnami tropicali importati in Italia: anatomia e identificazione.** Vol. II. *America Latina*. Firenze: CNR.
- OLIVEIRA, R.S. et al. 2021. **Linking plant hydraulics and the fast-slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems.** *New Phytologist*, 0: p. 904-923.
- ONYENEDUM, J.G. & PACE M.R. 2021. **The role of ontogeny in wood diversity and evolution.** *American Journal of Botany*, 108: 2331-2355.
- PFAUTSCH, S.; HOLTTE, T.; MENCUCCINI, M. 2015. **Hydraulic functioning of tree stems-fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance.** *Tree Physiology*, 35: p.106-122.
- PFAUTSCH, S. et al. 2016. **Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*.** *Ecology Letters*, 19 (3): p. 240-248.
- PRATT, R.B. & JACOBSEN, A.L. 2017. **Conflicting demands on angiosperm**

xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell and Environment*, 40: p. 897-913.

PRYCHID, C.J. & RUDALL, P.J. 1999. **Calcium Oxalate Crystals in Monocotyledons: A Review of Their Structure and Systematics.** *Annals of Botany*, 84: p. 725-739.

PIVOVAROFF, A.L.; COOK, V.M.W.; SANTIAGO, L.S. 2018. **Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions.** *Plant, Cell & Environment*, p. 1-10.

PRESTON, K. A.; CORNWELL, W.K.; DENOYER, J.L. 2006. **Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coastal angiosperms.** *New Phytologist*, 170: p. 807-818.

QUESADA, C.A. et al. 2012. **Basin-wide variations in Amazon forest structure and function are mediated by both soils and climate.** *Biogeosciences*, 9: p. 2203–2246.

REICH, P.B. 2014. **The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto.** *Journal of Ecology*, 102: p. 275-301.

RESENDE, A.V. et al. 1999. **Crescimento inicial de espécies florestais de diferentes grupos sucessionais em resposta a doses de fósforo.** *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34(11): p. 2071-2081.

SCHOLZ, A. et al. 2013. **How to quantify conduits in wood?** *Frontiers in Plant Science*, 4: p. 1-11.

SILVA, I.R. et al. 1997. **Crescimento inicial de quatorze espécies florestais nativas em resposta à adubação potássica.** *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32(2): p. 205-212.

SUNELL, L.A. & HEALY, P.L. 1979. **Distribution of calcium oxalate idioblasts in roots of taro (*Colocasia esculenta*).** *American Journal of Botany* 66: p. 1029- 1032.

TURNER, N.C. 1981. **Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status.** *Plant and Soil*, 58: p. 339-366.

TYREE, M.T.; ZIMMERMANN, M.H. 2002. **Xylem Structure and the Ascent of Sap.** USA: Springer.

WOODRUFF, D.R., MEINZER, F.C., MCCULLOH, K.A. 2016. Forest canopy hydraulics. In: Hikosaka, K., Niinemets, U., Anten, N.P.R. (Eds.), *Canopy Photosynthesis: from Basics to Applications*. Springer Dordrecht, New York London, p. 187–218.

WRIGHT, I.J. et al. 2004. **The worldwide leaf economics spectrum.** *Nature* 428: p.821-827.

WU, G. et al. 2020. **Interannual variability of ecosystem iso /aniso/hydry is regulated by environmental dryness.** *New Phytologist*, 229: p. 2561-2575.

ZHANG J.L., CAO K.F. 2009. **Stem hydraulic mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species.** *Functional Ecology*, 23: p. 658-667.

ZHU S.D., CHEN Y.J., FU P.L., CAO K.F. 2017. **Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability.** *Tree Physiology*, 37: 1469-1477.