



**Universidade do Estado do Rio de Janeiro**  
Centro Biomédico  
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Tatiani Yuriko Pinheiro Kikuchi

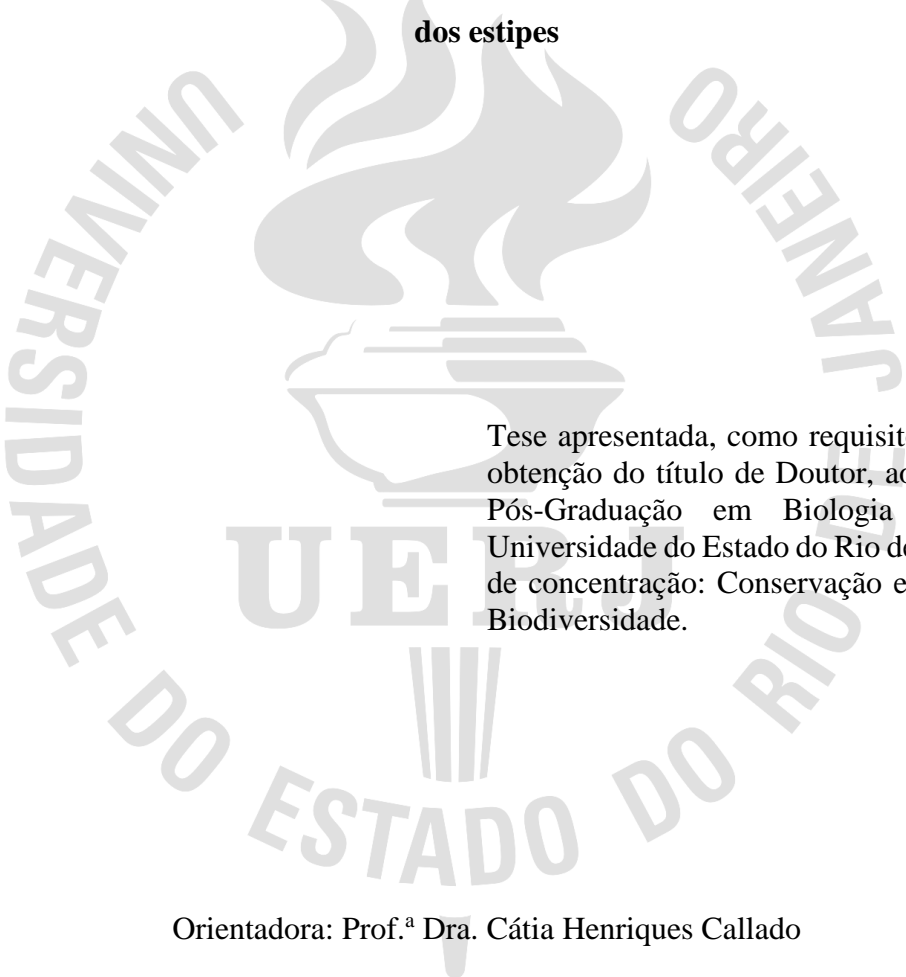
**Palmeiras da Amazônia brasileira: uma abordagem sobre o uso e a  
estrutura anatômica dos estipes**

Rio de Janeiro

2022

Tatiani Yuriko Pinheiro Kikuchi

**Palmeiras da Amazônia brasileira: uma abordagem sobre o uso e a estrutura anatômica dos estipes**



Tese apresentada, como requisito parcial, para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Conservação e Utilização da Biodiversidade.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dra. Cátia Henriques Callado

Rio de Janeiro

2022

CATALOGAÇÃO NA FONTE  
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

K47 Kikuchi, Tatiani Yuriko Pinheiro  
Palmeiras da Amazônia brasileira: uma abordagem sobre o uso e a estrutura anatômica dos estipes/ Tatiani Yuriko Pinheiro Kikuchi. – 2022.  
135 f.: il.

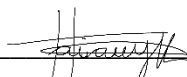
Orientadora: Cátia Henriques Callado.  
Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Palmeira - Amazônia (Brasil) - Teses. 2. Anatomia vegetal - Teses. 3. Plantas úteis - Teses. I. Callado, Cátia Henriques. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 582.545(811.3)

Patricia Bello Meijinhos CRB7/5217 - Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese, desde que citada a fonte.



Assinatura

17/10/2023

Data

Tatiani Yuriko Pinheiro Kikuchi

**Palmeiras da Amazônia brasileira: uma abordagem sobre o uso e a estrutura anatômica dos estipes**

Tese apresentada, como requisito parcial, para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Área de concentração: Conservação e Utilização da Biodiversidade.

Aprovada em 29 de julho de 2022.

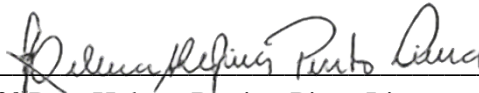
Orientadora:



Prof.<sup>a</sup> Dra. Cátia Henriques Callado

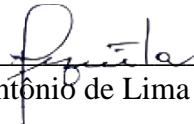
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes – UERJ

Banca Examinadora:



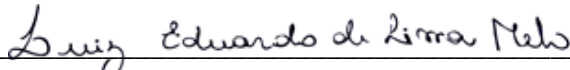
Prof.<sup>a</sup> Dra. Helena Regina Pinto Lima

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro



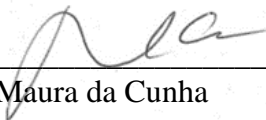
Prof. Dr. Antônio de Lima Mesquita

Universidade do Estado do Amazonas



Prof. Dr. Luiz Eduardo de Lima Melo

Universidade do Estado do Pará



Prof.<sup>a</sup> Dra. Maura da Cunha

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Rio de Janeiro

2022

Dedico este estudo aos *Povos e Comunidades Tradicionais da Floresta Amazônica*;  
aos meus pais *Yoshimi e Raimunda*;  
à minha irmã *Sayuri*;  
e ao meu filho *Ryu*,  
com amor.

## AGRADECIMENTOS

À minha querida orientadora Prof<sup>a</sup> Dra. Cátia Henriques Callado, por ter sido uma amiga e parceira extraordinária de todas as horas, sempre me apoiando e encorajando a seguir em frente. Conhecer a profissional ética, comprometida, generosa, amorosa e humana que você é, foi uma experiência ímpar e transformadora. Sempre a terei como exemplo e inspiração onde estiver. Obrigada por tudo!

À minha família, Yoshimi, Raimunda e Sayuri Kikuchi pelo amor e apoio que me dedicam e, ao meu querido filho Ryu, por ter sido um super companheiro durante esta jornada. Amo vocês!

À minha sobrinha Dominique Pinheiro, pelo apoio, zelo e carinho dedicados ao meu filho todas as vezes que precisei ficar ausente.

Aos meus tios Maria Alice e David Pimentel, primos David Junior e Vitória Adella; e aos amigos Elpídio Moraes, Fernanda Bertolo, Magnólia Gaudêncio e Sandro Gaudêncio pelo carinho e apoio na cidade do Rio de Janeiro.

À querida prima Marília Pinheiro Amaral (*in memoriam*), pelo privilégio de ter desfrutado de sua amizade, generosidade e leveza até o último momento.

À minha prima Karine Pinheiro, pela dedicação e paciência na confecção de algumas ilustrações apresentadas neste estudo.

Aos Drs. Joana Filgueiras, Rafaela da Trindade, Tarcymara Barata, Valéria Casique e Vinícius Soares, pelo companheirismo, apoio e amizade.

À bióloga Roselea Almeida, pelo auxílio em coletas de campo.

Aos ribeirinhos da Ilhas das Onças, especialmente ao Sr. Ernandes Batista, Sra. Rosa Maria, Sr. Odinaldo Batista e Sr. Reginaldo Silva, por permitirem a amostragem de material botânico e auxílio no campo.

Aos profs. do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal/UERJ: Dr. Antônio Carlos de Freitas; Dra. Cátia Callado, Dra. Cláudia Barros, Dr. Davyson Moreira, Dra. Georgia Pacheco, Dra. Helena Lima, Dra. Maura da Cunha, Dr. Marcelo Manzi, Dra. Michaele Alvim e Dra. Rachel Gagliardi; e do Programa de Engenharia Mecânica/UERJ: Dr. José Brant e Dra. Suzana Peripolli, pelo conhecimento compartilhado que muito contribuiu e inspirou para o desempenho desta tese.

À profa. Dra. Maura da Cunha, pelo suporte, colocando sempre à disposição a infraestrutura do Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (LBCT) da UENF, sou imensamente grata.

Às prof<sup>as</sup> Dra. Helena Lima, Dra. Maura da Cunha e Dra. Kathlyn Gevú, pelas sugestões e correções na banca de qualificação.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Química da UERJ; ao Centro Nacional de Biologia Estrutural e Bioimagem (CENABIO) da UFRJ; e ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual (LBCT) da UENF, pelas colaborações nas análises das amostras utilizadas nesse estudo.

Ao Herbário da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Amazônia Oriental (IAN), do Museu Paraense Emílio Goeldi (MG), e da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (HRJ) pelo suporte no processamento de amostras das espécies coletadas nesse estudo.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Raimunda Potiguara (*in memoriam*), uma amante das palmeiras com quem tive a honra de compartilhar momentos inesquecíveis de respeito e amizade, que permanecerão sempre vivos em mim. Onde estiver receba minha gratidão, por ter me apresentado com entusiasmo e amor o fantástico mundo microscópico das plantas, especialmente das Palmeiras Amazônicas.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Alba Lins, minha profunda gratidão pelos ensinamentos, auxílio e atenção dispensada desde o meu início na Botânica até aqui, e por ter sido uma das principais incentivadoras para o meu ingresso no curso de doutorado. Sua presença na minha jornada profissional e pessoal iluminou meu caminho e fortaleceu a minha fé. Obrigada por tudo.

À amiga Vera Varejão, secretária do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UERJ, pelo carinho e solicitude em todos os momentos.

À Beatriz Ribeiro, técnica do Laboratório de Biologia celular e Tecidual da UENF, pelo auxílio na preparação das amostras para análise em microscopia eletrônica de transmissão.

Ao Dr. Saulo Pireda, bolsista de pós-doutorado do Laboratório de Biologia celular e Tecidual da UENF, pelo auxílio na obtenção de parte das imagens em microscopia eletrônica de varredura utilizadas nesse estudo.

As equipes do Laboratório de Biotecnologia de Plantas (LABPLAN), do Laboratório de Micropropagação e Transformação de Plantas (LABMIT), e do Laboratório de Pesquisas de Produtos Naturais (LPPN), pela atenção e disposição dos seus integrantes sempre que solicitados.

À querida amiga Jeanne Glória, técnica do Laboratório de Anatomia Vegetal (LAV), por desde o início ter se colocado à disposição para ajudar, sempre com alegria e entusiasmo contagiante. Obrigada Peixa!

Aos companheiros do Laboratório de Anatomia Vegetal – LAV: Daiane Silva, Felipe Simões, João Castelar, Laís Bezerra, Rafaella Pierre, Mayla Luarte, Marcelo Castilhuri, Marcelo Vianna, Maria Júlia, Monique Costa, Nattacha Moreira, Sabrina Nascimento, Paulo Ricardo, Thaís Vasconcellos e Warlen Costa, pela convivência enriquecedora, auxílio no processamento de material (especialmente à Castilhuri, Daiane, João, Laís, Maria Júlia, Nattacha, Sabrina e Warlen), gentileza e amizade. Vocês são os melhores!

À Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ, por acolher e proporcionar a todos, especialmente aos seus alunos, uma experiência ímpar que une mente e coração em ensino de excelência. Viva a UERJ!

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal – PPGBV da UERJ, pela oportunidade e viabilização desse estudo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pela concessão e prorrogação da bolsa de estudo ao longo desses mais de quatro anos de curso (Código de Financiamento 001); ao Conselho Nacional de Desenvolvimento de Pesquisas científicas – CNPq; e a Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro - FAPERJ, por terem financiado parte desta pesquisa.

À Prof<sup>a</sup> Dra. Helena Lima, pela leitura cuidadosa e minuciosa ao revisar o texto, e por tudo o que fez durante o desenvolvimento desta tese. Obrigada mil vezes!

Aos membros da banca examinadora: Dr. Antônio Mesquita, Dr. Luiz Melo, Dra. Helena Lima e Dra. Maura da Cunha, que gentilmente se dispuseram a colaborar com esse estudo.

A todos que de alguma maneira me auxiliaram para a finalização desta tese.

E principalmente a ti, meu Deus, pelo amparo, proteção, cuidado e oportunidade de descobrir a força e o tamanho da minha fé em tempos de grandes desafios.

Com muita gratidão,  
Tatiani Kikuchi.



## Sabor Açaí

E pra quê tu foi plantado?  
E pra quê tu foi plantada?  
Pra invadir a nossa mesa  
E abastar a nossa casa

Teu destino foi traçado  
Pelas mãos da mãe do mato  
Mãos prendadas de uma deusa  
Mãos de toque abençoado

És a planta que alimenta  
A paixão do nosso povo  
Macho fêmea das touceiras  
Onde Oxóssi faz seu posto

A mais magra das palmeiras  
Mas mulher do sangue grosso  
E homem do sangue vasto  
Tu te entregas até o caroço

E tua fruta vai rolando  
Para os nossos alguidares  
E se entrega ao sacrifício  
Fruta santa, fruta mártir

Tens o dom de seres muito  
Onde muitos não têm nada  
Uns te chamam açaizeiro  
Outros te chamam juçara

Põe tapioca, põe farinha d'água  
Põe açúcar, não põe nada  
Ou me bebe como um suco  
Que eu sou muito mais que um fruto...

*João Gomes e Nilson Chaves*

## RESUMO

KIKUCHI, Tatiani Yuriko Pinheiro. *Palmeiras da Amazônia brasileira: uma abordagem sobre o uso e a estrutura anatômica dos estipes*. 2022. 135 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

A Floresta Amazônica se destaca das demais florestas neotropicais pela alta diversidade biológica e pela grande importância que apresenta à estabilidade climática do planeta. Dentre as monocotiledôneas, a família *Arecaceae* apresenta grande abundância e riqueza de espécies nessa região. Apesar da importância ecológica, etnológica e econômica, desse grupo, suas espécies ainda são pouco compreendidas ou desconhecidas estruturalmente, principalmente quando se referem aos estudos anatômicos dos estipes, cujas informações são escassas e fragmentadas. Diante disso, este estudo visa ampliar o conhecimento relativo às palmeiras nativas da Amazônia brasileira, em uma abordagem integrada e aplicada à valorização, conservação e sustentabilidade deste importante recurso natural e de seus bens e serviços prestados à sociedade. Desse modo, foi realizado o inventário das espécies de uso conhecido e a descrição e análise comparada da estrutura anatômica da região cortical e subcortical dos estipes de palmeiras com diferentes hábitos, em relação às formas de uso, à identificação taxonômica e ao subsídio para avaliações científicas do potencial de utilização de espécies economicamente promissoras e já empregadas empiricamente na construção de habitações, móveis, utensílios e artesanato. Os resultados inicialmente, apresentam o *status* do conhecimento relativo aos estipes de palmeiras da Amazônia brasileira no Item 3 deste trabalho (Tipos e usos dos estipes de palmeiras da Amazônia brasileira: uma revisão). Este conjunto de dados reúne os tipos de uso em uma análise associada aos hábitos e tipos de estipes lenhificados de espécies nativas, com resultados relevantes à compreensão das categorias de uso dos estipes, além de evidenciar alternativas promissoras ao desenvolvimento de novos produtos sustentáveis e fonte de renda para as comunidades da região. O Item 4 (Estrutura anatômica e histoquímico dos estipes de palmeiras com diferentes hábitos e maior registro de uso na Amazônia, Brasil) apresenta a avaliação macro e microestrutural dos feixes fibrovasculares das espécies com maior registro de uso local: *Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*, em busca de parâmetros quali-quantitativos voltados à identificação e à relação de usos e qualidade dos estipes, destacando-se 14 características anatômicas e histoquímicas, são elas: formato da calota esclerenquimática; tipo de placa de perfuração; número de barras da placa de perfuração; tipo de fitólitos; capa marrom-acastanhada nas bainhas das calotas dos feixes vasculares e coloração do parênquima fundamental; padrão de crescimento; formato das células do parênquima fundamental; distribuição das fibras/esclereides na calota esclerenquimática; presença de esclereides fusiformes na calota esclerenquimática; diversidade da extremidade das fibras; altura e largura da calota esclerenquimática; diâmetro total, espessura da parede e número de lamelas da parede das fibras/esclereides; diâmetro dos vasos do metaxilema; número de barras da placa de perfuração e o tipo de lignina nas paredes dos tecidos lignificados. Estas características foram determinantes para diferenciação dos tipos de hábito de crescimento e, conseqüentemente melhor compreensão dos tipos de uso dos estipes, já que os hábitos geralmente estão associados à forma de uso das palmeiras. O Item 5 (Fitólitos em palmeiras e sua intrínseca relação com as pontuações intercelulares), finaliza os resultados obtidos com a investigação de novas evidências anatômicas para caracterizar as formas dos fitólitos e sua relação com a estrutura

das pontoações das células esclerenquimáticas dos feixes vasculares dos estipes, ampliando o conhecimento sobre a biomineralização e o mecanismo de deposição dessas estruturas inorgânicas ao longo da superfície das paredes dessas células. Assim, nossos resultados corroboram a diversidade e o potencial informativo dos estipes, preenchendo lacunas sobre o conhecimento da família Arecaceae com dados relevantes e inéditos, além de fornecer subsídios tanto para identificação de outras espécies de palmeiras da flora Amazônica brasileira, com potencial economicamente sustentáveis, quanto as políticas públicas voltadas à valorização dos produtos gerados e a conservação da biodiversidade local.

Palavras-chave: Palmae. Anatomia caulinar. Plantas lenhificadas. Plantas úteis. Valorização. Sociobiodiversidade.

## ABSTRACT

KIKUCHI, Tatiani Yuriko Pinheiro. *Palms in the Brazilian Amazon: an approach to stem use and anatomical structure*. 2022. 135 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

The Amazon Forest stands out from other Neotropical forests due to its high biological diversity and its great importance for global climate stability. Among monocotyledons, the family Arecaceae (palms) has particularly great abundance and richness in the region. Despite the ecological, ethnological and economic importance of several palms, they are still poorly understood or structurally unknown, especially with regard to stem anatomy, for which information is scarce and fragmented. This study aimed to expand knowledge of native palms in the Brazilian Amazon using an integrated and applied approach to the valorization, conservation and sustainability of this important natural resource and its goods and services provided to society. Species of known use were inventoried and the cortical and subcortical regions of stems of palms with different habits were described and analyzed comparatively. The analysis related forms of use, taxonomic identification and to the support for scientific evaluations of the potential use of economically promising species already used empirically used in the construction of housing, furniture, utensils and handicrafts. The results initially present, in Item 3 of this work, the status of knowledge regarding stems of palms from the Brazilian Amazon (Types and uses of stems of palms from the Brazilian Amazon: a review). Analysis of this dataset brings together use types with the habits and types of lignified stems of native species. The results are relevant for understanding stem use categories, highlighting promising alternatives for the development of new sustainable products and sources of income for communities in the region. Item 4 (Anatomical and histochemical structure of stems of palms of different habits and the greatest record of use in the Brazilian Amazon) presents a macro and microstructural evaluation of the fibrovascular bundles of the species with the greatest record of local use, namely: *Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* and *Socratea exorrhiza*. The aim was to identify qualitative-quantitative parameters for identifying and relating the uses and quality of stems. The following fourteen anatomical and histochemical characteristics were identified: sclerenchymatic cap shape; punch plate type; punch plate bar number; phytolith type; brownish-brown cap on the sheaths of vascular bundle caps and coloration of fundamental parenchyma; growth pattern; fundamental parenchyma cell shape; fiber/sclereid distribution in the sclerenchyma cap; fusiform sclereid presence in the sclerenchymatous cap; fiber end diversity; sclerenchyma cap height and width; total diameter, wall thickness and wall lamellae fiber/sclereid number; metaxylem vessel diameter; perforation plate bar number; and lignin type in walls of lignified tissues. These characteristics were decisive for differentiating growth habit types and, consequently, for a better understanding of stem use types, since habits are generally associated with how palms are used. Item 5 (Phytoliths in palms and their intrinsic relationship with intercellular pits), finalizes the results with an investigation of new anatomical evidence for characterizing phytolith shapes and their relationship with the pit structure of sclerenchyma cells in stem vascular bundles. These results expand knowledge about biomineralization and the mechanism of deposition of these inorganic structures along the surface of these cell walls. Ultimately, the results corroborate the diversity and informative potential of palm stems and fill knowledge gaps for the family Arecaceae with

relevant and unpublished data. The results also provide support for both the identification of other species of palms of the Brazilian Amazon with sustainable economic potential and the development of public policies that value generated products and conserve local biodiversity.

**Keywords:** Palmae. Stem anatomy. Woody Plants. Useful Plants. Valuation. Sociobiodiversity.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Distribuição das palmeiras no mundo .....	25
Figura 2 –	Formas de vida das palmeiras Amazônicas brasileiras.....	29
Figura 3 –	Diagrama da relação de um único traço principal e a inserção nas folhas para os feixes vizinhos de <i>Rhapis excelsa</i> (Thunb.) Henry.....	32
Figura 4 –	Tipos e partes dos feixes fibrovasculares de palmeiras.....	34
Figura 5 –	Tipos de estipe de espécies nativas de palmeiras na Amazônia brasileira...	49
Figura 6 –	Frequência de distribuição dos tipos de estipe das 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira registradas neste estudo, segundo a forma de crescimento do estipe (A), e as categorias de usos registradas (B).....	50
Figura 7 –	Usos dos estipes de espécies nativas de palmeiras na Amazônia brasileira.	51
Figura 8 –	Dendrograma resultante de uma análise de agrupamento das características e usos do estipe de 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira. C= cespitoso; S= solitário.....	53
Figura 9 –	Localização dos pontos de amostragem dos espécimes de palmeiras estudados.....	66
Figura 10 –	Tipos de estipe das palmeiras estudadas e indicação da altura da amostragem (Tracejado).....	67
Figura 11 –	Estrutura anatômica da região cortical do estipe de <i>Desmoncus polyacanthos</i> .....	72
Figura 12 –	Estrutura anatômica da zona subcortical do estipe de <i>Euterpe oleracea</i> .....	74
Figura 13 –	Estrutura anatômica da zona subcortical do estipe de <i>Socratea exorrhiza</i> .....	76
Figura 14 –	Birrefringência das paredes celulares das regiões utilizáveis dos estipes.....	79
Figura 15 –	Tipos de espessamento parietal e de placas de perfuração dos elementos de vaso dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.....	80
Figura 16 –	Boxplots dos parâmetros anatômicos dos feixes fibrovasculares comparados entre as espécies estudadas.....	81

Figura 17 – Reações positivas dos testes histoquímicos realizados na caracterização dos tecidos das regiões utilizáveis dos estipes das espécies estudadas.....	83
Figura 18 – Tipos celulares da calota esclerenquimática dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.....	100
Figura 19 – Características parietais das esclereides da calota dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.....	101
Figura 20 – Fitólitos localizados na abertura das pontoações das esclereides das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes e identificação química em microanálises por espectroscopia por dispersão de raio-X.....	102
Figura 21 – Pontoações nas paredes das esclereides da calota esclerenquimática dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.....	103
Figura 22 – Estegmatas na abertura externa das pontoações das esclereides das regiões utilizáveis dos estipes e mecanismo de deposição na superfície.....	104
Figura 23 – Mecanismo de deposição dos fitólitos por via simplástica em estegmatas...	105

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista de espécies, localidades, hábitos, tipos de estipe e usos inventariados para as palmeiras nativas da Amazônia brasileira.....	54
Tabela 2 – Formas de vida de espécies de palmeiras nativas da América do Sul, segundo a classificação de Baslev et al. (2011) .....	62
Tabela 3 – Espécies analisadas, com seus tipos de hábitos e de usos, altura, diâmetro à altura do peito (DAP) e número de registro no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (HRJ).....	66
Tabela 4 – Parâmetros quali-quantitativos das regiões utilizáveis dos estipes das três espécies de palmeiras mais citadas quanto ao uso na Amazônia brasileira.....	77
Tabela 5 – Resultado do teste não-paramétrico de <i>Kruskal-Wallis</i> , incluindo diferenças significativas entre pares com <i>p</i> ajustado por Bonferroni.....	82
Tabela 6 – Resultados dos testes histoquímicos realizados na caracterização dos tecidos das regiões utilizáveis dos estipes das espécies estudadas.....	84



## LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SIMBOLOS

AC	Alto cespitoso
ACE	Altura da calota esclerenquimática
AS	Alto solitário
Au	Ouro
C	Cespitoso
Capd	Calota dorsal
Capv	Calota ventral
CFE	Comprimento das fibras/esclereides
CINF	Código Internacional para Nomenclatura de Fitólitos
CPATU	Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido
Ct	Córtex
CVM	Comprimento do vaso do metaxilema
cm	Centímetro
°C	Graus Celsius
Cm <sup>3</sup>	Centímetro cúbico
CO <sub>2</sub>	Dióxido de carbono
DAP	Diâmetro à altura do peito
DLFE	Diâmetro do lúmen das fibras/esclereides
DP	Desmoncus polyacanthos
DTFE	Diâmetro das fibras/esclereides
DVM	Diâmetro dos elementos de vasos do metaxilema
EE	Estipe escandente
EA	Estipe alto
EAC	Estipe acaulescente
EC	Escandente cespitoso
ECM	Estipe curto-médio
EDS	Energy Dispersive Spectroscopy
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuária
EO	Euterpe oleracea
EM	Estipe médio
EP	Estipe pequeno
EPFE	Espessura da parede das fibras/esclereides

EPM	Espessura das paredes dos elementos de vasos do metaxilema
eV	Elétron-volt
FAA	Formaldeído/ Ácido acético/ Álcool etílico
Gc	Guaiacila
Hcl	Ácido clorídrico
HRJ	Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (sigla oficial do Herbário)
IAWA	Internacional Association of wood Anatomists
INMET	Instituto Nacional de Meteorologia do Brasil
INPA	Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia
JSTOR	Journal Storage
IJBRJ	Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro
LA	Lóbulo auricular
LCE	Largura da calota esclerenquimática
kV	Kilovolt
m	Metro
mA	Mileampère
mm	Milímetro
MN	Museu Nacional
MEP	Meristema de espessamento primário
MES	Meristema de espessamento secundário
MET	Microscopia Eletrônica de Transmissão
MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
MG	Herbário João Murça Pires (sigla oficial do Herbário)
ML	Microscopia de Luz
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi
Mx	Metaxilema
nm	Nanomômetro
NLPFE	Número de lamelas das paredes das fibras/esclereides
O	Oxigênio
Pa	Pico de absorbância
PA	Pró-análise
PEG	Poli(etil)enoglicol
p. ex.	Por exemplo
Pe	Parede das células da calota esclerenquimática

pH	Potencial de Hidrogênio
Pp	Parede das células parenquimáticas
PR	Parênquima parafibrovascular
PT	Parênquima tabular
Pv	Parede do elemento de vaso do metaxilema
PVC	Policloreto de vinila
S	Solitário
SA	Sinus auricular
SE	Socratea exorrhiza
Sr	Siringila
Si	Silício
SciELO	Scientific Eletronic Library Online
SL	Seção Longitudinal
SM	Sinus médio
ST	Seção Transversal
UENF	Universidade Estadual Norte Fluminense Darcy Ribeiro
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
UEPA	Universidade do Estado do Pará
UFRA	Universidade Federal Rural do Pará
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro
UPGMA	Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean
Zs	Zona subcortical
Zt	Zona de transição
Zc	Zona central
WoS	Web of Science
v/v	Porcentagem em volume
%	Porcentagem
≥	Maior ou igual
<	Menor
©	Copyright
®	Marca registrada
µm	Micromêtro

## SUMÁRIO

	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	21
1	<b>REVISÃO DA LITERATURA</b> .....	25
1.1	<b>A família das palmeiras (Arecaceae Bercht. &amp; J. Presl/ Palmae Jussieu) .....</b>	25
1.2	<b>Características morfológicas e as formas de vida das palmeiras.....</b>	27
1.3	<b>Anatômica dos estipes de palmeiras.....</b>	31
1.4	<b>Fitólitos em palmeiras.....</b>	34
1.5	<b>Aspectos químicos e seleção de palmeiras para uso na Amazônia brasileira</b>	36
1.6	<b>O potencial bioeconômico dos estipes de palmeiras.....</b>	37
2	<b>OBJETIVOS</b> .....	39
2.1	<b>Geral</b> .....	39
2.2	<b>Específicos</b> .....	39
3	<b>TIPOS E USOS DOS ESTIPES DE PALMEIRAS DA AMAZÔNIA BRASILEIRA: UMA REVISÃO</b> .....	40
3.1	<b>Introdução</b> .....	40
3.2	<b>Material e Métodos</b> .....	41
3.3	<b>Resultados e Discussão</b> .....	43
4	<b>ESTRUTURA ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DOS ESTIPES DE PALMEIRAS COM DIFERENTES HÁBITOS E MAIOR REGISTRO DE USO NA AMAZÔNIA, BRASIL</b> .....	63
4.1	<b>Introdução</b> .....	63
4.2	<b>Material e Métodos</b> .....	65
4.3	<b>Resultados</b> .....	70
4.4	<b>Discussão</b> .....	84
4.5	<b>Conclusão</b> .....	91
5	<b>FITÓLITOS EM PALMEIRAS E SUA INTRÍNSECA RELAÇÃO COM AS PONTOAÇÕES INTERCELULARES</b> .....	92
5.1	<b>Introdução</b> .....	92
5.2	<b>Material e Métodos</b> .....	94
5.3	<b>Resultados</b> .....	97
5.4	<b>Discussão</b> .....	106
	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	110
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	112

## INTRODUÇÃO

As palmeiras são monocotiledôneas que desenvolvem estipes lenhificados que podem alcançar grande porte por meio de crescimento primário e do meristema de espessamento secundário (BOTÂNICO; ANGYALOSSY, 2013; CRANG et al., 2018).

Essas plantas pertencem à família Arecaceae e compreendem 188 gêneros e cerca de 2.600 espécies, distribuídas em cinco subfamílias (Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae e Nypoideae), que ocorrem em áreas tropicais e subtropicais do mundo (DRANSFIELD et al., 2008; PALMWEB, 2022).

Arecoideae abriga as espécies de maior relevância econômica, tais como o coco (*Cocos nucifera* L.), o palmito (*Euterpe edulis* Mart.), o açaí (*Euterpe oleracea* Mart.), o dendê (*Elaeis guineenses* Jacq.), a noz-de-betel (*Areca catechu* L.), a pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth), a palmeira real [*Roytonea regia* (Kunth) O.F.Cook], além de outros representantes com usos importantes em nível local (BALICK; BECK, 1990).

No Brasil, a família das palmeiras compreende 87 gêneros e cerca de 385 espécies, que se distribuem em todos os biomas brasileiros (LORENZI et al., 2010; SOARES et al., 2020). Na Floresta Amazônica, as palmeiras são consideradas a família botânica mais importante para diversos povos e comunidades, que utilizam praticamente todas as partes da planta, como recursos na dieta alimentar, na construção de casas, na fabricação de utensílios domésticos, em artesanatos, como plantas oleaginosas, como combustível, como plantas ornamentais, como plantas fibrosas e na medicina caseira, por exemplo (SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012; FLORES; LIMA, 2013; SMITH, 2015; SILVA; MIRANDA, 2019; CAMILLO, 2022).

Dentre as partes vegetais mais utilizadas das palmeiras, se destacam os estipes, os quais vêm sendo citados há décadas na literatura, especialmente de etnobotânica e de botânica econômica, por apresentarem múltiplos usos.

Os estipes lenhificados de várias espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira são fontes de matérias-primas alternativas para inúmeras aplicações na indústria, bem como de renda às comunidades locais. Alguns tipos são mencionados com resistência (biológica e mecânica) análoga às madeiras de gimnospermas e angiospermas para construções de casas, confecção de utensílios domésticos, instrumentos musicais, artesanatos, dentre outros (p. ex., ANDERSON, 1977; ROCHA; SILVA, 2005; OLIVEIRA et al., 2006; VIANA; PINAGÉ; PAIVA, 2011; WALLACE, 2014; KIKUCHI; CALLADO, 2021). Além disso, apresentam flexibilidade para confecção de cestarias e objetos trançados (p. ex., VILHENA-POTIGUARA et al., 1987; KIKUCHI; CALLADO, 2021).

Apesar do seu potencial econômico devido aos seus diferentes usos, os estudos com estipes de palmeiras nativas são escassos e fragmentados, especialmente os de cunho morfológico em função da disponibilidade limitada de amostragem e da dificuldade de preparar seções anatômicas utilizando técnicas histológicas padrão (TOMLINSON, 1990; MAGELLAN et al., 2015). Essas circunstâncias dificultam traçar diretrizes para o direcionamento de pesquisas quanto ao aproveitamento da matéria-prima renovável que os estipes oferecem (CLEMENT; LLERAS; van LEEUWEN, 2005; SILVA; MIRANDA, 2019; SOUZA; LIMA, 2019; SILVA; SEVALHO; MIRANDA, 2021). Somado a isso, Tomlinson (1961) enfatizou que os estipes de alguns membros de Arecoideae são tão uniformes anatomicamente que muitos gêneros são idênticos e, se houver diferenças, essas estariam relacionadas aos tipos de hábitos das espécies.

Dessa forma, as investigações com estipes de palmeiras ainda se encontram em estágio inicial, sendo considerado um campo promissor para investigações que permitam melhor compreender esse tipo de caule e avaliar sua contribuição para identificação, qualidade e valor (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011).

O estipe das palmeiras é um órgão heterogêneo, constituído por inúmeros feixes fibrovasculares colaterais, compostos basicamente por uma parte vascular e outra fibrosa, cuja estrutura anatômica tem sido utilizada com sucesso em estudos com viés taxonômico, sistemático, filogenético e físico-mecânico, por exemplo, como descrito por Tomlinson (1990), Jura-Morawiec & Tulik (2010), Tomlinson; Horn & Fisher (2011), Thomas & De Franceschini (2013), Zhai et al. (2013), principalmente para espécies ocorrentes no velho mundo.

No Brasil, poucos membros da família foram estudados e sempre com uma abordagem bem específica, como se observa nas publicações de: Kikuchi; Potiguara & Santos (2007) que caracterizaram a histoquímica das substâncias ergásticas do estipe de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl.; de Barbosa et al. (2010) que desenvolveram um protocolo para estudos de caules de espécies com tecido heterogêneo, incluindo as palmeiras; e de Pace et al. (2011) que caracterizaram a diversidade dos elementos de vaso em diferentes órgãos vegetativos de três espécies do gênero *Syagrus* Mart. com diferentes hábitos.

Cabe destacar que a maior parte dos estudos referentes à anatomia de palmeiras na Amazônia, descreveram raízes, folhas, flores, frutos e sementes (p. ex., VILHENA; LINS; LUNA, 1984; SILVA; POTIGUARA, 2008; MENDONÇA et al., 2008). Este fato evidencia a carência de conhecimento básico sobre a estrutura anatômica dos estipes, que é especialmente notável na Amazônia, onde as Arecaceae atingem sua maior representatividade, diversidade e riqueza, com cerca de 40% de espécies brasileiras (SOARES et al., 2020), além do maior registro de uso de seus estipes (KIKUCHI; CALLADO, 2021).

Sabendo que a estrutura anatômica dos estipes influencia as propriedades físico-mecânicas, fica evidente a necessidade da realização de estudos anatômicos integrados para compreender as propriedades e preconizar seus usos, tendo em vista a necessidade urgente do aproveitamento de matérias-primas renováveis e sustentáveis. Estes aspectos indicam que o manejo de palmeiras nativas pode se tornar promissor tanto no mercado de produtos madeiráveis nacional quanto global (VIANA et al., 2014; SILVA; SEVALHO; MIRANDA, 2021).

A identificação das substâncias químicas presentes em tecidos dos órgãos das palmeiras da Amazônia é igualmente necessária, pois os tecidos de diferentes espécies e de diversas partes da planta possuem variados potenciais de uso. Essas propriedades podem ter estreita relação com as substâncias químicas depositadas nas paredes e protoplasmas celulares (FAHN, 1985; RODRIGUES; SANTANA, 2008; OLIVEIRA, 2017).

É importante enfatizar que um dos parâmetros mais utilizados em campo para indicação do uso adequado dos estipes de palmeiras é a coloração de suas fibras no momento da coleta. Assim, as informações relacionadas aos seus constituintes químicos se mostram cada vez mais importantes para avaliar a qualidade dos estipes (ZHAI et al., 2013). Outrossim, devido ao interesse por compreender aspectos da evolução das formas de crescimento em palmeiras, os compostos químicos podem servir como marcadores do processo evolutivo e na adaptação ecológica das espécies (GOTTLIEB; YOSHIDA, 1984; GOTTLIEB, 1988).

Atualmente, algumas espécies de palmeiras vêm fornecendo importantes recursos de biomassa, porém poucos trabalhos mencionam as características estruturais e químicas do tecido lignificado. Essa caracterização básica das propriedades dos feixes fibrovasculares tem sido apontada como um dos requisitos mais recentes para utilização comercial das palmeiras (ZHAI et al., 2013), e poderá subsidiar no futuro a identificação de novas propriedades químicas e suas aplicações tecnológicas (MIRANDA, 2014; SANTOS et al., 2019).

Considerando a necessidade de ampliar o conhecimento sobre os variados tipos de estipes de espécies com potencial econômico da família *Arecaceae* ocorrentes na Amazônia brasileira, partimos dos seguintes questionamentos: (1) existe padrão de uso em relação aos tipos de estipe de espécies de palmeiras? (2) existem semelhanças estruturais qualitativas e quantitativas entre os feixes fibrovasculares das regiões utilizáveis das espécies nativas de maior uso local? (3) os tecidos das regiões utilizáveis apresentam os mesmos compostos químicos do metabolismo primário e secundário entre as espécies nativas de maior uso local? (4) as regiões utilizáveis fornecem caracteres anatômicos com valor diagnóstico? e, ainda, partindo da premícia que as inclusões parietais de sílica contribuem para o suporte mecânico de

células, órgãos e estruturas da planta, (5) as formas das pontoações definem os tipos de fitólitos nas células esclerenquimáticas da calota do feixe vascular? e (6) qual o mecanismo de deposição dos corpos silicosos na parede dessas células esclerenquimáticas da calota do feixe vascular dos estipes?

Com base nesses questionamentos, este estudo realiza uma abordagem integrada e aplicada à valorização, conservação e sustentabilidade das palmeiras nativas da Amazônia brasileira, importante recurso natural e de seus bens e serviços prestados à sociedade. Para isso dividimos os resultados em três conjuntos de dados que são tratados nos seguintes itens:

*Item 3:* Tipos e usos dos estipes de palmeiras na Amazônia brasileira: uma revisão (Publicado no periódico *Acta Amazonica*).

*Item 4:* Estrutura anatômica e histoquímica dos estipes de palmeiras com diferentes hábitos e maior registro de uso na Amazônia, Brasil (À ser enviado ao periódico *IAWA Journal*).

*Item 5:* Fitólitos em palmeiras e sua intrínseca relação com as pontoações intercelulares (À ser enviado ao periódico *Protoplasma - An International Journal of Animal, Fungal and Plant Cell Biology*).



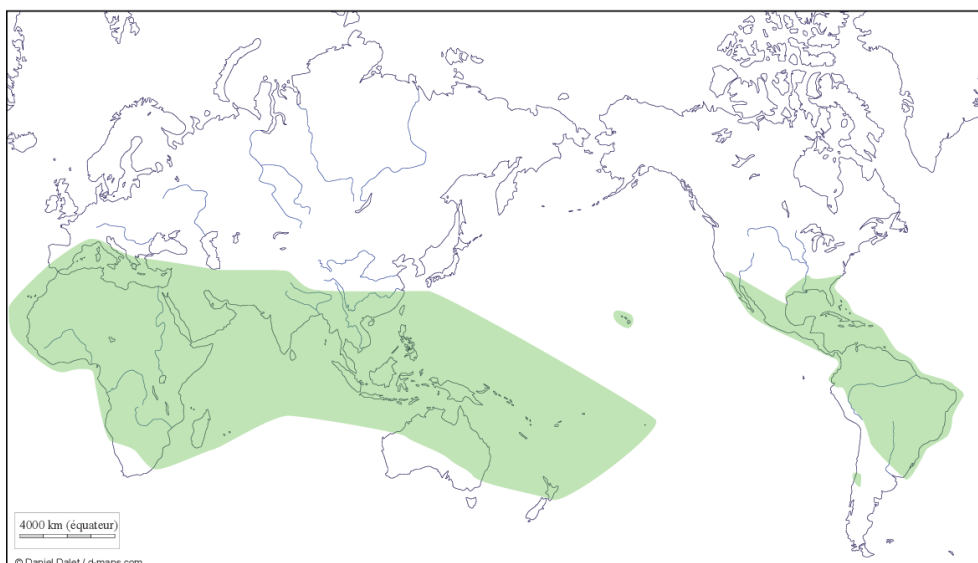
## 1 REVISÃO DA LITERATURA

### 1.1 A família das palmeiras (*Arecaceae* Bercht. & J. Presl / *Palmae* Jussieu)

*Arecaceae* é um grupo de plantas monofilético, classificado na ordem Arecales, considerado grupo-irmão de Poales, Commelinales e Zingiberales (APG IV, 2016), cuja principal sinapomorfia é a presença de pólen amiláceo e compostos UV – fluorescentes – ácido ferúlico e cumárico nas paredes celulares dos diferentes órgãos de seus representantes (RUNDALL; CHASE, 1996; JUDD, 2009; SIMPSON, 2010).

A família compreende cerca de 2.600 espécies em 188 gêneros, 28 tribos e 27 subtribos, distribuídos em cinco subfamílias – Calamoideae, Ceroxyloideae, Coryphoideae, Nypoideae e Arecoideae – (DRANSFIELD et al., 2008; APG IV, 2016; BAKER; DRANSFIELD, 2016). O nome *Arecaceae* é baseado no gênero tipo *Areca* L. e seus membros são popularmente conhecidos como Palmeiras (UHL; DRANSFIELD et al., 1987; SYMPSON, 2010). As palmeiras ocorrem em áreas tropicais úmidas e subtropicais (Figura 1) das Américas, África e Ásia-Pacífico (DRANSFIELD et al., 2005; PALMWEB, 2021), sendo o continente sul-americano um dos maiores centros de diversidade, onde ocorrem quatro, das cinco subfamílias reconhecidas atualmente: Arecoideae, Calamoideae, Ceroxyloideae e Coryphoideae (DRANSFIELD et al., 2008; PINTAUD et al., 2008).

Figura 1 – Distribuição das palmeiras no mundo.



Fonte: DRANSFIELD et al., 2008.

No Brasil, ocorrem naturalmente 87 gêneros e aproximadamente 385 espécies, distribuídas por todos os domínios fitogeográficos do País, porém, com maior diversidade no bioma Amazônia, onde a família está representada por 149 espécies (SOARES et al., 2020).

A Floresta Amazônica ocupa cerca de 49,29% do território brasileiro, abrangendo os estados do Pará, Amazonas, Amapá, Acre, Rondônia e parte do Mato Grosso, Maranhão e Tocantins, sendo situado predominantemente na Região Norte, e considerado o maior bioma do Brasil (SOUZA; LIMA, 2019).

As palmeiras são consideradas um dos grupos de plantas mais importantes para a composição, dinâmica e estrutura da Floresta Amazônica – inclusive para a fixação de carbono – ocupando diferentes ecossistemas, tais como: Floresta de Terra-Firme, Floresta de Várzea, Floresta de Igapó, Floresta Ciliar ou Galeria, Campina, Campinarana, Restinga, Savana Amazônica, Canga (Vegetação sobre Afloramentos de Rochas Ferruginosas) e, ainda, Áreas Antropizadas (RIBEIRO et al., 1991; de GRANVILLE, 1992; HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; JARDIM et al., 2007; LORENZI et al., 2010; MIRANDA et al., 2012; ALVEZ-VALLES et al., 2018; HUIRA; ROCHA, 2018; SILVA; MIRANDA, 2019; SOARES et al., 2020).

Nos últimos anos, os impactos ambientais provocados pelo desmatamento de grandes extensões da Floresta Amazônica, associado ao aumento de incêndios, vêm diminuindo a riqueza e diversidade de espécies, incluindo de palmeiras (SILVA; MIRANDA, 2019; LIESENFELD; VIEIRA, 2020). Assim, é importante mencionar que as queimadas naturais e/ou antrópicas favorecem a dominância de populações de alguns representantes da família (*Attalea speciosa* Mart. ex Spreng., *Attalea maripa* (Aubl.) Mart., *Attalea monosperma* Barb. Rodr., *Astrocaryum acaule* Mart., *Astrocaryum vulgare* Mart., *Bactris maraja* Mart., *Euterpe precatoria* Mart., *Mauritia flexuosa* L.f., e *Oenocarpus bataua* Mart.). Este fato ocorre devido às suas características morfológicas (estipes subterrâneos, estipes “acinturados”, raízes em forma de colar ao redor do estipe e lignificação extrema dos tecidos abaixo da periderme) que favorecem a resiliência pós-fogo (MIRANDA; RABELO, 2008; LIESENFELD; VIEIRA, 2020). Além disso, algumas espécies apresentam características que oferecem resistência a eventos extremos como, por exemplo, furacões e explosões (LUGO; SCATENA, 1996; TOMLINSON, 2006).

Embora tenha havido avanços sobre o conhecimento da flora de palmeiras na região norte ainda não se pode afirmar que sejam bem conhecidas, pois algumas áreas ainda não apresentam registros de ocorrência completamente investigados (HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; MIRANDA et al., 2001; ALVES-VALLES, 2018), seja devido à exclusão das

palmeiras em trabalhos fitossociológicos e florísticos que exploram extensas áreas na região, mas apresentam poucas ou nenhuma amostragem (ROCHA; SILVA, 2005), ou por se tratar de um grupo de plantas que para incorporação nos acervos de herbários exige um protocolo diferenciado de coleta e prensagem em relação aos outros grupos de plantas (N. Daniel, com. pess.). Aliado a isso, em decorrência do reduzido número de especialistas em palmeiras na Região Norte, a análise das amostras em herbários ainda é incipiente (RODRIGUES et al., 2006; FISCHER; GOMES, 2015).

## 1.2 Características morfológicas e as formas de vida das palmeiras

As palmeiras são facilmente reconhecidas em virtude de sua aparência característica, sendo consideradas as plantas mais emblemáticas dos trópicos (TOMLINSON, 2006). Entretanto, morfológicamente, é o grupo taxonômico mais diversificado entre todos do reino Plantae (de GRANVILLE 1992; LORENZI et al., 2010).

Seus membros são lenhificados e nunca herbáceos, podendo ter caules alongados, cilíndricos, lisos, ocasionalmente inchados na base ou no meio, com espinhos grandes e densos, frequentemente distribuídos em anéis nas cicatrizes das folhas, e cobertos totalmente ou em parte por folhas mortas ao seu redor. Essas na maioria das vezes tornam-se o habitat para muitos animais – invertebrados e vertebrados – sendo esta fauna particularmente abundante e diversificada quando a bainha é fibrosa ou espinhosa (UHL; DRANSFIELD et al., 1987; KAHN; de GRANVILLE, 1992; HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; JUDD, 2009; LORENZI et al., 2010; SOARES et al., 2020).

Dentre os 23 modelos arquitetônicos descritos por Hallé; Oldeman & Tomlinson (1978) para espécies arbóreas, as palmeiras são representadas por quatro: modelo de Holtum, modelo de Corner, modelo de Tomlinson e modelo de Schoute. O modelo de Holtum apresenta um eixo não ramificado hapaxântico (inflorescência do meristema apical); o modelo de Corner, exibe um eixo pleonântico (inflorescências de meristemas laterais), não ramificado; o modelo de Tomlinson, apresenta palmeiras hapaxânticas ou pleonânticas com ramificação basal. Por fim, o modelo de Schoute, exibe eixos pleonânticos ramificados por dicotomia igual. Algumas espécies podem combinar elementos de dois modelos arquitetônicos, sendo o caso das palmeiras amazônicas *Dictyocaryum ptarianum* (Steyerm.) H.E. Moore & Steyerm. e *Socratea salazarii* H.E. Moore, apresentam tronco único (modelo Corner) apesar de produzirem estolões a partir de sua base (modelo de Tomlinson).

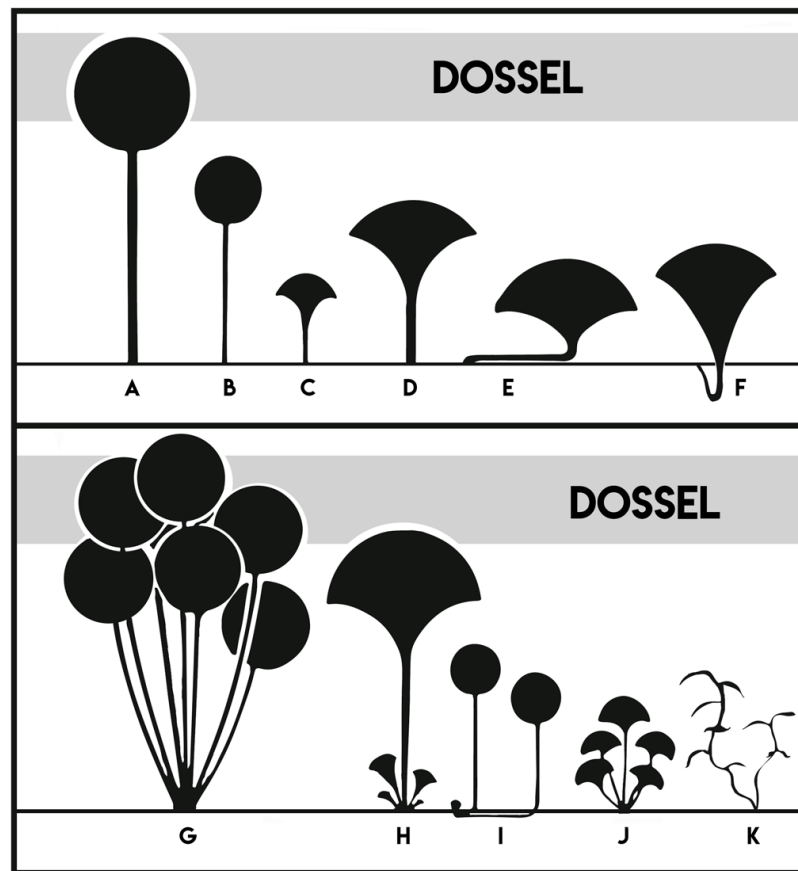
As demais espécies amazônicas desenvolvem o modelo de Corner ou Tomlinson, e todas são pleonânticas, exceto *Raphia taedigera* (Mart.) Mart. que é uma espécie hapaxântica. Esta última forma é frequente em outros continentes (DRANSFIELD, 1978).

As palmeiras amazônicas desenvolveram uma ampla variedade de formas de crescimento que podem ser determinados tanto em relação à forma de ramificação dos estipes quanto em relação ao padrão de crescimento – diâmetro e comprimento do entrenó (TOMLINSON, 1961; 1990; KAHN; de GRANVILLE, 1992; MUSCARELLA et al., 2020). A ramificação dos estipes é resultante do desenvolvimento de gemas axilares; ou seja, palmeiras cespitosas se desenvolvem à medida que cada gema localizada próxima à base do estipe produz uma nova gema axilar e, assim, sucessivamente (UHL; DRANSFIELD, 1987; HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995).

Muitos gêneros de palmeiras incluem tanto espécies com estipes solitários arborescentes com altura elevada quanto espécies com estipes ramificados geralmente formando touceiras. Podem apresentar apenas estipe subterrâneo e, devido à ausência de estipe aéreo visível, são denominadas palmeiras acaulescentes, ou, ainda, possuir estipe escandente, caracterizando as palmeiras trepadeiras ou lianescentes (de GRAVILLE, 1992; KAHN; de GRAVILLE, 1992; MIRANDA et al., 2001; MIRANDA; RABELO, 2008; LORENZI et al., 2010).

Na região Amazônica, as palmeiras exibem diferentes formas de vida que ocupam distintos estratos da floresta (de GRANVILLE, 1992). Kahn & de Granville (1992) classificaram os hábitos das palmeiras amazônicas de acordo com a associação das seguintes características: tamanho das folhas; presença de estipe aéreo (ereto, prostado ou escandente) ou ausência de estipe aéreo, presença apenas de estipe subterrâneo (acaulescente); potencial de ramificação basal (mono ou múltiplo) e altura (alto: acima de 12 m; médio: 6 a 12 m; e pequeno: menos de 6 m de altura), representadas na Figura 2.

Figura 2 – Formas de vida das palmeiras Amazônicas brasileiras.



Legenda: Estipes solitários (a-f): (a) – arborescente com estipe ereto e alto: podem ser estipes de grande diâmetro, DAP > 20 cm, e folhas de comprimento > 4 m ou de pequeno diâmetro, DAP < 20 cm, e folhas de comprimento < 4 m; (b) – estipe ereto e de tamanho médio, de 4 a 12 metros de altura: DAP de 15-20 cm e folhas grandes (comprimento da folha > 4 m e DAP > 12 cm) ou delgadas (comprimento da folha < 4 m e DAP < 12 cm); (c) – estipe ereto e de tamanho pequeno, de até 4 metros de altura: DAP de 1-3 cm de diâmetro e folhas com 1-2 m de comprimento; (d) – estipe de pequeno porte com folhas grandes; (e) – prostado: corre ao longo do chão, tornando-se ereto apenas no nível da coroa de folhas; (f) – subterrâneo – classificado incorretamente como acaulescente - palmeiras com estipes de crescimento geotrópico positivo que se encurvam, penetram profundamente no solo (até 1 metro) e emergem com a emissão de uma coroa de folhas grandes em um arranjo em forma de funil, atribuindo à palmeira um formato de saxofone. Estipes cespitosos (g-k): (g) – ramificados eretos e altos (arborescentes): podem ser estipes com DAP > 20 cm e folhas de comprimento > 4 m ou com DAP < 20 cm e folhas de comprimento < 4 m; (h) – subsolitários: apenas um estipe apresenta elevado desenvolvimento enquanto os demais ficam restritos a região basal; (i) – rizomatosos e estoloníferos: horizontais, subterrâneos e sem folhas, que ramificam na região dos nós formando estipes aéreos eretos que emitem as folhas; (j) – subacaulestes cespitosas com folhas pequenas: até 2 m de altura; (k) – escandentes cespitosas: geralmente se ramificam na base. DAP: diâmetro à altura do peito – diâmetro aferido a 1,30 m acima do solo.

Fonte: de GRANVILLE, 1992.

Posteriormente, Balslev et al. (2011) ao compilarem as características das formas de vida das espécies de palmeiras ocorrentes nas Américas, como: tamanho máximo das folhas, ausência ou presença e comprimento e diâmetro do estipe (p. ex., KANH; de GRANVILLE, 1992; HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; PINTAUD et al., 2008; LORENZI et al., 2010) classificaram as formas de vida das palmeiras nativas da América do Sul em oito tipologias a seguir.

1 - *Palmeiras altas de grande porte*: possuem estipes altos de 20 a 35 m de comprimento e 20 a 100 cm de diâmetro.

2 - *Palmeiras de folhas grandes de curto a médio porte*: possuem estipes de 1 a 20 m de altura, geralmente de 15 a 25 cm de diâmetro; quando são curtas, podem ser subacaulescentes, com caule não superior a 1 m de comprimento e totalmente cobertas por bainhas de folhas mortas. As folhas possuem 4 a 10 m de comprimento nas palmeiras adultas.

3 - *Palmeiras de médio porte*: possuem estipes de 8 a 15 m de comprimento e 12 a 15 cm de diâmetro e suas folhas de 2 a 4 m de comprimento.

4 - *Palmeiras robustas de pequeno a médio porte*: possuem estipes com diâmetro de 30 a 60 cm ou com o diâmetro do caule significativamente aumentado pela saia persistente de folhas mortas.

5 - *Palmeiras de pequeno porte*: possuem estipes de 0,1 a 8 m de comprimento e 0,4 a 12 cm de diâmetro.

6 - *Palmeiras pequenas acaulescentes*: possuem estipes aparentemente ausentes (subterrâneos) ou muito curtos para serem notados, e as folhas têm menos de 2 m de comprimento.

7 - *Palmeiras grandes acaulescentes*: possuem estipes subterrâneos que nunca se projetam acima do solo e folhas de 4 a 8 m de comprimento.

8 - *Palmeiras escandentes*: possuem estipes que crescem verticalmente com apoio.

### 1.3 Anatomia dos estipes de palmeiras

O estipe de uma palmeira é composto estruturalmente por três regiões distintas: epiderme, córtex e cilindro central (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011). A primeira e mais externa região, é a epiderme, geralmente apresenta uma camada de células. A segunda região, é o córtex, que é uma região relativamente estreita que pode ter até 10 camadas de células em estipes de menor diâmetro, mas pode atingir até vários centímetros em estipes de maior diâmetro. Esta região é composta por feixes fibrovasculares, atravessados por traços foliares. A terceira região, é o cilindro central que inclui feixes vasculares periféricos densamente aglomerados, cada um com uma calota fibrosa bem desenvolvida, feixes de transição e feixes vasculares centrais que estão distribuídos difusamente, com uma bainha fibrosa menos desenvolvida (WATERHOUSE; QUINN, 1978; TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011).

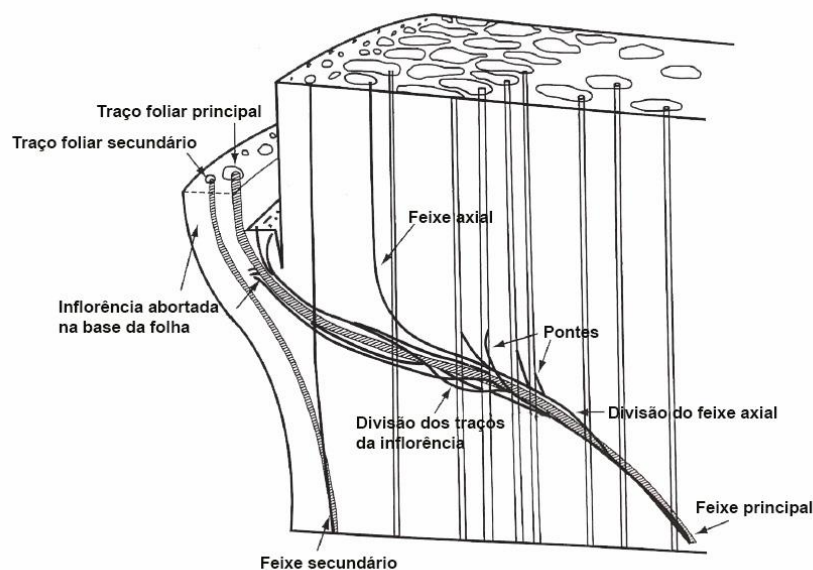
Quanto ao padrão de crescimento em diâmetro, as palmeiras com estipes eretos foram classificadas por Waterhouse & Quinn (1978) de acordo com os diferentes arranjos das regiões dos estipes, em seção transversal, como do Tipo A ou Tipo *Cocos* – quando os feixes fibrovasculares se dispõem menos variáveis e mais uniformemente espaçados por todo o estipe; e do Tipo B ou Tipo *Mauritia* – quando apresenta uma zona de transição com uma diminuição na densidade dos feixes fibrovasculares, bem como uma mudança na sua estrutura em direção ao cilindro central. Ambos os tipos são facilmente distinguidos em seção transversal. Já os estipes escandentes foram classificados por von Mohl (1823-1850) *apud* Thomas & De Franceschini (2013) com padrão de crescimento do Tipo *Calamus* – quando os feixes fibrovasculares apresentam densidade relativamente uniforme, a parte fibrosa pouco evidente, além de apresentarem os vasos mais largos entre as palmeiras.

Em relação ao crescimento secundário em estipes de palmeiras, pode se dar pelo meristema de espessamento primário (MEP), que é responsável pelo espessamento primário, no meristema apical, ou ainda, em alguns representantes da família, pode ocorrer distante do ápice, por meio do meristema de espessamento secundário (MES), através de divisões bidirecionais, onde novos feixes vasculares secundários são adicionados ao cilindro central e novas células de parênquima ao córtex e cilindro central (RUDALL, 1995; BOTÂNICO; ANGYALOSSY, 2013).

O sistema vascular do estipe de monocotiledôneas constitui-se de um número variável de simpódios interconectados através de feixes vasculares denominados pontes (BECK; SCHMID; ROTHWELL, 1982). Zimmermann & Tomlinson (1965) mostraram que quando um

único feixe vascular é seguido em um estipe de palmeira, é possível discernir um padrão relativamente simples, onde o feixe principal ou axial se curva do centro do estipe em direção à periferia, e antes de entrar na base da folha para vascularizá-la, se ramifica na direção ascendente, produzindo feixes axiais contínuos; durante seu curso, o feixe original também pode produzir vários ramos curtos, chamados de pontes que, com feixes vizinhos e outros ramos, se tornam traços de gemas axilares e inflorescências. Dessa forma, a disposição dos feixes no estipe estabelece uma continuidade vascular, tanto no sentido axial quanto na direção radial (Figura 3).

Figura 3 – Diagrama da relação de um único traço principal e a inserção nas folhas para os feixes vizinhos de *Rhapis excelsa* (Thunb.) Henry.



Legenda: As linhas indicam direção e continuidade do tecido vascular e não implicam em vasos contínuos. Feixes contendo metaxilema em preto, feixes contendo protoxilema hachurado, feixes vizinhos delineados. As linhas indicam direção e continuidade do tecido vascular e não implicam em vasos contínuos.

Fonte: ZIMMERMAN & TOMLINSON, 1965.

Como essa vascularização foi determinada por um extenso estudo de *Rhapis excelsa* (Thunb.) Henry, sua forma ficou conhecida como princípio de *Rhapis*. Esse princípio é de importância primordial na interpretação de padrões vasculares em outras palmeiras e monocotiledôneas em geral (UHL; DRANSFIELD, 1987).



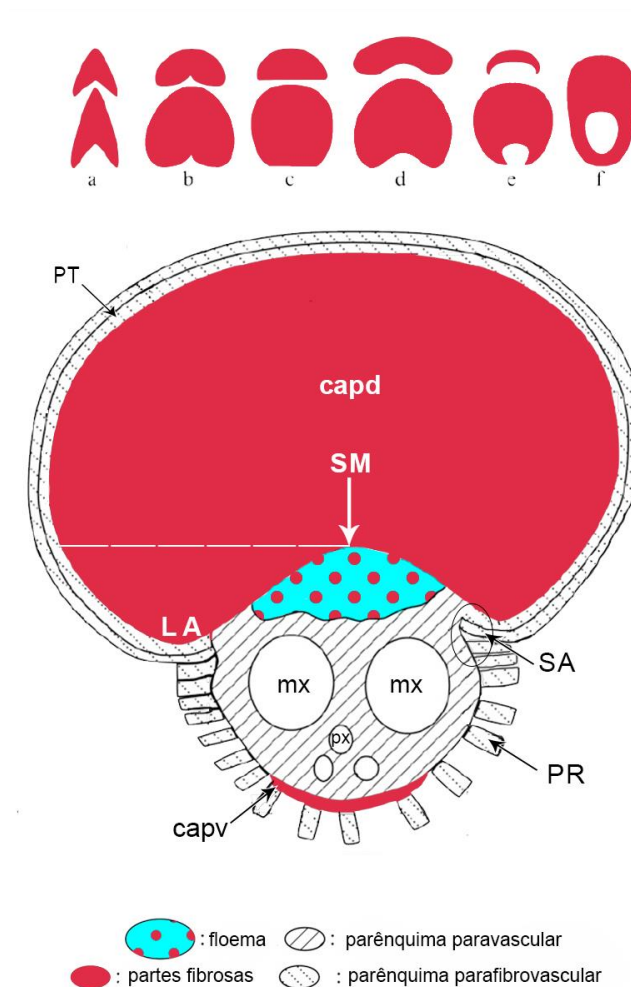
Os padrões dos feixes fibrovasculares em estipes de palmeiras vêm sendo estudados ao longo de décadas por Tomlinson (1961; 1990); Zimmermann & Tomlinson (1965; 1967; 1974); Tomlinson & Zimmermann (2003); Tomlinson & Huggett (2012) e, mais recentemente por Thomas & De Franceschini (2013) que descreveram os tipos de feixes fibrovasculares encontrados em estipes de palmeiras da subfamília Coryphoide.

Os feixes fibrovasculares dos estipes de palmeiras são histologicamente complexos e possuem a dupla função de transporte (via xilema e floema primários) e de suporte (via calota de fibras e parênquima esclerificado). Anatomicamente, estes diferem de outras monocotiledôneas por serem sempre colaterais por todo o estipe (FRENCH; TOMLINSON, 1986). Em seção transversal, o número de vasos e, muitas vezes, a forma distintiva das calotas de fibras podem corroborar a identificação de uma amostra de estipe de palmeira (TOMLINSON, 1961), além de serem caracteres especialmente úteis em estudos com materiais fósseis (THOMAS; de FRANCESCHINI, 2013).

No entanto, o conhecimento das características anatômicas, incluindo as dimensões de suas fibras é conhecido para poucas espécies nativas do Brasil, uma vez que do ponto de vista tecnológico, qualquer matéria-prima fibrosa é passível de ser utilizada pela indústria (BARRICHELO; BRITO, 1979), desde que se leve em consideração, dentre outras características a morfologia das mesmas (DAMIÃO FILHO, 1993). Além disso, essas características têm sido utilizadas com sucesso também em pesquisas com viés taxonômico, sistemático, filogenético e físico-mecânico (p. ex., TOMLINSON, 1990; JURA-MORAWIEC; TULIK, 2010; TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011; THOMAS; de FRANCESCHINI, 2013; ZHAI et al., 2013).

Na figura 4, observam-se feixes constituídos por uma parte vascular e outra parte fibrosa. A parte vascular contém elementos de protoxilema, que se torna bem desenvolvida no feixe fibrovascular que se liga ao traço da folha; um a cinco ou mais, dependendo da espécie, elementos de metaxilema largos; e floema geralmente em um recesso da parte fibrosa denominado seio mediano. O componente fibroso dos feixes é mais bem desenvolvido externamente ao floema, mas também pode se desenvolver externamente ao xilema ou formar um revestimento parcial ou completo dos feixes (THOMAS; DE FRANCESCHINI, 2013).

Figura 4 – Tipos e partes dos feixes fibrovasculares de palmeiras.



Legenda: (a) – sargitata; (b) – cordata; (c) – complanata; (d) – reniforme; (e) – lunária; (f) – vaginata. LA: lóbulo auricular, Mx: metaxilema, Px: protoxilema, SA: sinus auricular, SM: sinus médio, PR: parênquima parafibrovascular, PT: parênquima tabular. capv: calota ventral, capd: calota dorsal.

Fonte: THOMAS & DE FRANCESCHINI, 2013.

#### 1.4 Fitólitos em palmeiras

Em palmeiras, a presença de fitólitos inclusos em estegmatas é uma característica marcante ao longo das fibras vasculares e não vasculares de raízes, estipes, folhas e frutos. Esta estrutura é um dos poucos caracteres anatômicos que ganhou ampla aceitação na formulação de classificações de palmeiras como um todo (UHL; DRANSFIELD, 1987; TOMLINSON, 1961; 1990; SCHMITT; WEINER; LIESE, 1995; PRYCHID; RUDALL; GREGORY, 2003; BAKER et al., 2009). De modo que os tipos de estegmatas podem ser identificados pelo formato

dos fitólitos que, em geral, apresentam dois estados de caráter: esferoide equinato e cônico (MORCOTE-RÍOS et al., 2016; NEUMANN et al., 2019), os quais foram anteriormente classificados por Tomlinson (1961) como do tipo esférico e chapéu, respectivamente. Esses estados de caráter são altamente diagnósticos, especialmente em nível de subfamília, incluindo os fósseis, que, de modo geral, apresentam apenas um tipo de corpo silicoso, salvo poucas exceções (TOMLINSON, 1990). Assim, o formato esferoide equinato (= esférico) é comumente encontrado em representantes da subfamília Calamoideae, Ceroxyloideae, a maioria das Coryphoideae e muitas Arecoideae, enquanto, o formato cônico (= chapéu) é encontrado em Nypoideae, Coryphoideae (apenas Caryoteae) e poucas Arecoideae (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011). Entretanto, de acordo com esses autores, o formato cônico apresenta uma variação considerável entre as diferentes linhagens de palmeira, havendo a necessidade de estudos que reavaliem a variação nos fitólitos.

Com relação à função, os fitólitos têm sido relacionados a várias hipóteses de defesa ou proteção, dentre elas, cita-se: a atuação na dissuasão de herbívoros em palmitos comestíveis; suporte mecânico para células e estruturas de órgãos vegetais; barreiras físicas contra degradação enzimática, patógenos fúngicos e calor externo; resistência a estresse hídrico e neutralização de elementos tóxicos, como alumínio e metais pesados (UHL; DRANSFIELD, 1987; TOMLINSON, 1990; GUNTZER et al., 2012; LEPSCH, 2020).

Dessa forma, diferentes análises com fitólitos vêm sendo realizadas em diversas áreas da ciência dentro e fora do Brasil, para melhor compreensão de sua função e aplicabilidade, por exemplo, em estudos paleoambientais (RASBOLD et al., 2011; LORENTE et al., 2015; COE et al., 2017), paleobotânicos (BENVENUTO et al., 2015; MORCOTE-RÍOS et al., 2016), arqueológicos (FENWIEK et al., 2011; BOWDERY, 2015), morfológicos (LINS et al., 2002), de desenvolvimento (SCHMITT; WEINER; LIESE, 1995) e em aplicações mecânicas e de biocompósitos (compósitos em que pelo menos a matriz ou as fibras são produtos naturais) no setor da construção civil e movelaria (SALLEH et al., 2013; HANIPAH; MOHAMMEDA; BAHARUDDINA, 2016; OMAR et al., 2014; OMAR et al., 2016; MESQUITA et al., 2021), uma vez que a abundância de fitólitos é um dos principais obstáculos para a utilização da madeira de eudicotiledôneas e do tecido lignificado das palmeiras (WHELLER; BAAS; GASSON, 1989; TOMLINSON, 1990; SANTANA et al., 2013).

### 1.5 Aspectos químicos e seleção de palmeiras para uso na Amazônia brasileira

Estudos histoquímicos sobre o metabolismo primário e secundário foram realizados em órgãos reprodutivos (p. ex., ARAÚJO, 2005; OLIVEIRA; MENDONÇA; ARAÚJO, 2010; RODRIGUES; MENDONÇA; GENTIL, 2015) e órgãos vegetativos (p. ex., KIKUCHI et al., 2007; SILVA; POTIGUARA, 2009; CORRÊA; ARAÚJO; MENDONÇA, 2019) de poucas espécies de palmeiras Amazônicas.

Rufino et al. (2010) mencionam que a composição química de palmeiras nativas da Amazônia é conhecida especialmente em seus frutos e sementes, onde se destacam as substâncias fenólicas, os carotenoides e as antocianinas, de acordo com a espécie analisada. As substâncias fenólicas são de especial interesse à análise de fibras das palmeiras. Isso porque as fibras podem apresentar distintas colorações em função do diâmetro e/ou da idade das palmeiras e/ou do habitat em que ocorrem.

A cor é uma característica que pode indicar de forma imediata a finalidade e a aptidão para o uso comercial das fibras da piaçava, por exemplo (MORI et al., 2005; OLIVETE, 2007). Essas substâncias são produzidas pela maioria das plantas como parte integrante da sua estrutura e desempenham uma variedade de funções, tais como: suporte mecânico, defesa contra herbívoros e patógenos, agentes protetores contra condições edafo-climáticas desfavoráveis, nomeadamente, temperatura extrema, estresse nutricional e hídrico, radiação ultravioleta (UV) e oxidação de biomoléculas (TAIZ; ZEIGER, 2009). Devido à sua atividade antioxidante, nos últimos anos, os estudos com essas substâncias têm recebido grande interesse principalmente em relação ao papel protetor das células (SOUSA et al., 2016).

A participação na reprodução e no crescimento das plantas, bem como no desenvolvimento de pigmentos e compostos voláteis também é citada, estando estes últimos diretamente interligados às características organolépticas de cada planta (TAIZ; ZEIGER, 2009). Somado a sua importância na proteção das plantas a fatores abióticos e bióticos adversos, acredita-se que as substâncias fenólicas tenham sido fundamentais na conquista do ambiente terrestre pelas plantas. Esse é o caso da lignina, a qual proporcionou o desenvolvimento do sistema vascular, promovendo rigidez aos vasos condutores e aos tecidos associados com função de sustentação (VIZZOTTO et al., 2010).

Bath-Smith & Metcalfe (1957) haviam observado inicialmente que as ligninas são polímeros que endurecem o tecido celulósico e que frequentemente coexistem com taninos condensados, funcionando como desestimulantes alimentares. Gottlieb et al. (1996) destacaram

que novos caminhos levaram as plantas terrestres à produção desses polímeros rígidos, frente à resistência à gravidade e a abertura de vasos e canais.

O termo lignina é derivado do latim *lignum*, que significa “madeira”. A lignina está presente na parede celular, conferindo suporte estrutural, impermeabilidade e resistência ao ataque microbiano e ao estresse oxidativo (CHANDRA; YADAV; KUMAR, 2015). O destaque para este polifenol se deve ao fato do mesmo ser relevante às propriedades mecânicas dos materiais (CHANDRA; YADAV; KUMAR, 2015). Ademais, a composição da lignina também muda em resposta a estressores externos e naturais, ambientais ou artificiais, incluindo seca, baixa temperatura, irradiação ultravioleta, deficiência mineral, fermento mecânico e ataque de patógenos e pragas (MOURA et al., 2010). No entanto, faltam informações sobre a composição química das paredes celulares das palmeiras, especialmente da Amazônia, região onde esse grupo de plantas ocorre em abundância e diversidade.

## 1.6 O potencial bioeconômico dos estipes de palmeiras

A família das palmeiras abriga espécies com importância consolidada na bioeconomia global, especialmente no comércio alimentício (p. ex., *Elaeis guineenses* Jacq., *Cocos nucifera* L., *Areca catechu* L., *Bactris gasipaes* Kunth e *Euterpe oleracea* Mart.); de plantas ornamentais (p. ex., *Dypsis lutescens* (H. Wendl.) Beentje & J. Dransf., *Howea forsteriana* (F. Muell. & H. Wendl.) Becc. e *Roystonea regia* (Kunth) O.F. Cook); da construção civil (p. ex., *Cocos nucifera* L.) e da movelaria (p. ex., *Calamus* ssp.) (SUNDERLAND; DRANSFIELD, 2002; BAKER et al., 2011).

Sendo considerada a terceira família botânica mais importante para o homem depois de Fabaceae Lindl. e Poaceae Barnhart (MIRANDA; RABELO, 2008). Contudo, o potencial econômico para muitos representantes da família continua restrito em nível regional ou local (ZHAI et al., 2013; CORADIN; CAMILLO; PAREYN, 2018).

Na região Amazônica, diversas espécies de palmeiras apresentam múltiplos usos para atender as necessidades básicas das comunidades locais (VILHENA-POTIGUARA et al., 1987; ZAMBRANA et al., 2007; MIRANDA; RABELO, 2008; SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012; PANIAGUA-ZAMBRANA et al., 2014; SILVA; MIRANDA, 2019). Entretanto, a maioria dessas espécies ainda é pouco conhecida e/ou negligenciadas quanto ao potencial de exploração econômica (CLEMENT; LLERAS; van LEEUWEN, 2005; GONÇALVES et al., 2018; CORADIN; CAMILLO; VIEIRA, 2022).

Nesse contexto, a análise das características de partes vegetais de palmeiras, assim como das possíveis aplicações dos feixes fibrovasculares tem revelado a sua importância, e despertado o interesse de pesquisadores em diferentes segmentos da indústria como, por exemplo, em reforços de compósitos para construção civil (p. ex., SILVA; MARQUES; FORNARI JUNIOR, 2012; SILVA, 2019), ecopainéis para movelaria (p. ex., TRINDADE; MÁXIMO, 2017; MESQUITA et al., 2018; FARIA; MESQUITA; SANTANA, 2022), utensílios domésticos (p. ex., LEMOS; FRENDEBERG, 2019), estofamento de bancos para indústria automobilística (EL-MOUSLY; MIDANI; WAGIH, 2018), embalagens de alimentos (CASTILHOS, 2011), produção de peças de xaxim e substrato para jardinagem (CARRAZZA; SILVA; ÁVILA, 2012).

Frente a considerável riqueza do bioma amazônico em termos de recursos genéticos lenhosos e fibrosos, cuja valorização constitui uma perspectiva importante para o desenvolvimento sustentável da região, é de suma importância a identificação de espécies nativas de palmeiras com potencial tecnológico que ofereçam insumos para a indústria de bens de consumo por meio de suprimentos para construção, movelaria, utensílios, papel, celulose, energia, etc. Tais recursos alternativos e sustentáveis seriam não apenas um meio de incentivar o plantio e conservar a flora nativa e plantada, mas também um meio de gerar novas fontes de renda às comunidades locais da Amazônia brasileira (THOMA et al., 2016; SILVA; MIRANDA, 2019).

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Geral

Investigar os estipes de palmeiras nativas da Amazônia brasileira em uma abordagem integrada e aplicada à valorização, conservação e sustentabilidade desses materiais, bem como de seus bens e serviços prestados ao meio ambiente e à sociedade.

### 2.2 Específicos

- Documentar o estado do conhecimento referente aos usos dos estipes de palmeiras nativas da Amazônia brasileira, por meio de inventário bibliográfico e da análise correlacionada entre os tipos de estipes;
- Descrever e comparar a estrutura anatômica da região utilizável dos diferentes tipos de estipes das espécies de palmeiras mais citadas quanto ao uso na Amazônia brasileira: *Desmoncus polyacanthos* Mart., *Euterpe oleracea* Mart. e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl.;
- Avaliar se as fibras da região utilizável dos estipes apresentam características estruturais semelhantes nessas espécies;
- Identificar as substâncias do metabolismo primário e secundário presentes nos tecidos da região utilizável dos estipes dessas espécies por meio de testes histoquímicos;
- Determinar o tipo da lignina presente nas paredes dos tecidos lenhificados da região utilizável dos estipes dessas espécies por meio de testes histoquímicos;
- Descrever e correlacionar à estrutura das pontoações nas paredes das células das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares com o tipo de fitólitos formados nessas espécies; e
- Investigar o mecanismo de deposição dos fitólitos na parede das células das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares da região utilizável dos estipes dessas espécies.

### 3. TIPOS E USOS DOS ESTIPES DE PALMEIRAS NA AMAZÔNIA BRASILEIRA: UMA REVISÃO

Artigo publicado no periódico Acta Amazonica. v. 51, n. 4, p. 334-346, 2021. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-4392202004682>

As palmeiras têm sido consideradas uma importante fonte de matéria-prima lenhificada em substituição à madeira, contudo, os usos dos estipes de espécies nativas brasileiras são conhecidos apenas em nível local ou regional. Realizamos uma revisão da literatura sobre o conhecimento tradicional dos usos dos estipes de espécies de palmeiras nativas da Floresta Amazônica no Brasil, e relacionamos os tipos de uso com as características morfológicas dos caules dessas palmeiras. A revisão resultou em informações sobre 45 espécies. Indicando o uso de palmeiras com estipes solitários ou cespitosos, de tamanhos diferentes: alto (15 espécies), médio a curto (3), médio (5), pequeno (17), acaulescente (1) e escandente (4). Encontramos 80 indicações de uso dos estipes em sete categorias e 14 subcategorias. Uma análise de similaridade mostrou que, em geral, estipes com portes altos, médios a curtos, médios, pequenos ( $\geq 10$  cm de diâmetro) e escandentes, solitários ou cespitosos, são usados para construções, móveis, artesanatos, utensílios, ferramentas e instrumentos musicais. Apenas estipes de pequeno porte ( $< 10$  cm de diâmetro) são usados para fazer armas para caça e pesca, e os estipes escandentes para confecção de cordas. Os estipes de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl., *Euterpe oleracea* Mart. e *Desmoncus polyacanthos* Mart. são os mais utilizados para atender às necessidades de subsistência em comunidades ribeirinhas da Amazônia brasileira. Nossos resultados indicam o uso potencial dos estipes de diversas espécies nativas de palmeiras como fontes de materiais alternativos na indústria manufatureira e como fontes de renda sustentável para as comunidades amazônicas.

Palavras-chave: Arecaceae. Madeira alternativa. Novos materiais. Comunidades ribeirinhas. Desenvolvimento sustentável.

#### 3.1 Introdução

Existem cerca de 378 espécies de 71 gêneros de palmeiras (Arecaceae/Palmae) no Brasil, distribuídas em todos os biomas brasileiros. Contudo, a maior diversidade está na região amazônica, onde foram listadas 148 espécies nativas (SOARES et al., 2020). Várias espécies amazônicas são endêmicas e estão sob crescente ameaça devido ao desmatamento (ALVEZ-VALLES et al., 2018).

As palmeiras são a principal fonte de recursos naturais para as populações que vivem na região amazônica (SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012), satisfazendo necessidades de subsistência em diversas categorias de uso, como alimentação, construção, artesanato, fibras,



medicamentos, cosméticos, têxteis, biodiesel, entre outros (ZAMBRANA et al., 2007; BERNAL et al., 2011; MACÍA et al., 2011; PENNAS et al., 2019). A maioria das espécies é conhecida apenas regionalmente ou localmente e, portanto, seu uso e contribuição para o bem-estar humano e para a economia regional são desconhecidos do público em geral (CLEMENT; LLERAS; van LEEUWEN, 2005).

Este conhecimento popular é de fundamental importância à conservação e exploração sustentável de palmeiras úteis, apoiando programas de gestão de recursos naturais e implementação de desenvolvimento econômico nas comunidades locais (ZAMBRANA et al., 2007). Além disso, as monocotiledôneas lenhificadas, com destaque para as palmeiras, estão sendo cada vez mais consideradas como fonte de matéria-prima renovável para substituir a madeira de gimnospermas e angiospermas (TRINDADE; MÁXIMO, 2017; EL-MOUSLY et al., 2019), e como opções de diversificação de culturas para criar investimentos e oportunidades com a geração de novos produtos (CORADIN; CAMILLO; PAREYN, 2018).

Apesar de não formar lenho verdadeiro, os estipes estão entre as partes mais utilizadas das palmeiras para construção, artesanato e utensílios de uso diário, entre outros (VILHENA-POTIGUARA et al., 1987; MIRANDA et al., 2001; ROCHA; SILVA, 2005; OLIVEIRA et al., 2006; ARAÚJO et al., 2016). Nesse contexto, o objetivo deste trabalho foi inventariar os tipos de usos registrados para os estipes de espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira e verificar se existe um padrão de uso em relação aos tipos inventariados.

### 3.2 Material e Métodos

#### *Inventário das espécies de palmeiras com uso registrado do estipe*

Foram inventariadas as espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira com registro de uso do estipe a partir de publicações impressas e digitais. Foram consideradas todas as fitofisionomias que ocorrem na Floresta Amazônica: Floresta de Terra Firme, Floresta de Várzea, Floresta Ombrófila, Mata Ciliar ou de Galeria, Mata de Savana, Campina, Campinarana (Floresta de Areia Branca), Restinga (Vegetação de Planície Costeira Arenosa) e Afloramentos Ferríferos.

O inventário bibliográfico inclui artigos científicos, dissertações, teses e livros catalogados nas bibliotecas de nove instituições brasileiras: Museu Paraense Emílio Goeldi

(MPEG), Embrapa Amazônia Oriental (CPATU), Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), Universidade Federal do Pará (UFPA) e Universidade do Estado do Pará (UEPA); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); e Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), Museu Nacional (MN/UFRJ) e Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). A pesquisa digital foi realizada por meio das seguintes bases de dados: Catálogo de Teses e Dissertações da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior ([www.catalogodeteses.capes.gov.br](http://www.catalogodeteses.capes.gov.br)); *Google Scholar* ([www.scholar.google.com.br](http://www.scholar.google.com.br)); *JSTOR* ([www.jstor.org](http://www.jstor.org)); *Scielo* ([www.scielo.br](http://www.scielo.br)); *Scopus* ([www.scopus.com](http://www.scopus.com)); *WoS* ([www.webofknowledge.com](http://www.webofknowledge.com)) e Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária ([www.embrapa.br/seb](http://www.embrapa.br/seb)). Foram utilizados os seguintes descritores: etnobotânica de palmeiras, plantas fibrosas, estipes de palmeiras, produtos de palmeiras, usos de palmeiras. Foram consideradas apenas as citações do bioma Floresta Amazônica nos estados federais do Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima e Tocantins, além de parte dos estados do Maranhão e Mato Grosso.

Foram extraídas para cada espécie de palmeira pesquisada as seguintes informações: espécie, nome local, hábitos, tipo de estipe, categoria de uso, subcategoria de uso, formas de uso, distribuição na Amazônia brasileira, referências e distribuição no Brasil (Tabela 1). Os usos dos estipes levantados na literatura foram classificados em categorias e subcategorias de acordo com Macía et al. (2011). Esses autores fizeram uma revisão sobre o uso de palmeiras no norte da América do Sul e classificaram os usos etnobotânicos de partes específicas de plantas em dez categorias, dividida em subcategorias. Quando as informações etnobotânicas não eram classificáveis em nenhuma subcategoria, foi atribuída a subcategoria ‘outros’. A lista compilada de nomes científicos de espécies recuperadas neste levantamento foi verificada e atualizada, quando necessário, utilizando as listas da Flora do Brasil (2020) e *SpeciesLink* (2021). As categorias de uso do estipe registradas foram mapeadas por estado incluído no Bioma com base nas áreas de estudo quando fornecidas na literatura consultada.

Os tipos de estipes foram definidos de acordo com Balslev et al. (2011), que classificaram as espécies de palmeiras tropicais da América do Sul em oito formas de crescimento, com base em tamanhos máximos de atributos como tamanho da folha, ausência ou presença de estipe aéreo e comprimento e diâmetro do estipe aéreo. Dentro de cada forma de crescimento, as espécies são ainda classificadas como cespitosas ou solitárias (Tabela 2).

### *Análise estatística*

Para avaliar a associação entre características do estipe e seus usos, os dados quanto ao tipo de estipe, categorias de uso e subcategorias de uso (Tabela 1) foram organizadas em uma matriz binária de presença (1) e ausência (0). A matriz foi submetida à análise de cluster realizada com o pacote *Vegan 2.5-7*, no *software R* (R DEVELOPEMENT CORE TEAM, 2021). Para agrupar as espécies com maior similaridade em relação às características observadas, foi utilizada a análise de agrupamento UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*) (SNEATH; SOKAL, 1973) pelo coeficiente de *Jaccard*.

### **3.3 Resultados e Discussão**

#### *Espécies com uso registrado do estipe*

Recuperamos 43 referências bibliográficas com registros do uso de estipes de 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira (Tabela 1). O trabalho de Miranda et al. (2001) apresentou o maior número de espécies de palmeiras citadas (24), seguido por Lorenzi et al. (2010) (16), Miranda & Rabelo (2008) (16) e Shanley & Medina (2005) (7). Mais de 50% dos estudos mencionaram apenas uma ou duas espécies de palmeiras quanto ao uso do estipe.

O conhecimento sobre os usos dos estipes foi obtido em comunidades ribeirinhas, quilombolas, seringueiros, agricultores familiares, artesãos e extrativistas. Além de obter dados das comunidades indígenas da tribo Yanomami no estado do Amazonas (ANDERSON, 1977), os Yawanawá e Kaninawá no estado do Acre (CAMPOS; EHRINGHAUS, 2003), o Ti Araçá no estado de Roraima (RIBEIRO, 2010) e os Karipuna no estado do Amapá (FONTE et al., 2015). A maioria dos estudos foi realizada em comunidades ribeirinhas. No nível estadual, a maioria das citações foi do Pará (25), seguido por Amazonas (13), Acre (12), Roraima (6), Mato Grosso (5), Maranhão (3) e Rondônia e Amapá com uma citação cada (Tabela 1).

As 45 espécies de palmeiras pesquisadas pertencem às subfamílias Arecoideae e Calamoideae (Tabela 1). Arecoideae apresentou o maior número de representantes, com 41 espécies distribuídas em duas tribos, seis subtribos e 15 gêneros, quatro dos quais com estipes espinhosos (Tabela 1). Calamoideae foi representada por apenas quatro espécies pertencentes a uma tribo, duas subtribos e três gêneros (Tabela 1).

*Oenocarpus* Mart. e *Euterpe* Mart. foram os gêneros com maior número de espécies com citações de uso de estipe em relação ao número total de espécies conhecidas para o gênero na Amazônia brasileira (cinco de seis espécies e três de quatro espécies, respectivamente), seguido por *Desmoncus* Mart. (quatro de nove espécies), *Astrocaryum* G. Mey (seis de 21), *Bactris* Jacq. ex Escopo. (11 de 35), e *Attalea* Kunth (dois de 14) e *Syagrus* Mart. (duas das seis espécies; Tabela 2). Cabe destacar que *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. foi citada em uma área da Amazônia brasileira onde não há registro de ocorrência confirmado desta espécie (Tabela 1).

As 45 espécies citadas representam 28% das espécies de palmeiras reconhecidas para a região norte do Brasil e 30% das espécies reconhecidas para a Amazônia brasileira, 161 e 148 espécies respectivamente (SOARES et al., 2020). No noroeste da América do Sul, informações sobre o uso de estipes de palmeiras foram recuperadas para 59% das espécies (134) que ocorrem na região amazônica (MACÍA et al., 2011).

O registro de uso de *Iriartea deltoidea* Ruiz & Pav. é uma evidência de sua presença no estado do Pará (ALVES et al., 2014), o que amplia sua área de ocorrência no Brasil. Este achado é relevante, pois as palmeiras continuam sendo um grupo pouco amostrado e com pouca representação nos herbários amazônicos (ROCHA; SILVA, 2005; HENDERSON, 2011). As palmeiras são frequentemente difíceis de coletar devido à presença de espinhos, ao grande tamanho das estruturas vegetativas e reprodutivas, aos estipes altos e não ramificados, e aos indivíduos estéreis no momento da coleta (ANDERSON, 1977; MIRANDA et al., 2001; AMMANN, 2014; ROCHA, 2017). Todas estas circunstâncias fazem com que a maioria dos registros de palmeiras sejam apenas observações de campo (HENDERSON; GALEANO; BERNAL, 1995; MIRANDA; RABELO, 2008).

O conhecimento tradicional sobre os usos de partes de palmeiras da Amazônia brasileira, especialmente seus estipes lenhosos ou fibrosos, tem sido investigado em comunidades locais nos estados do Pará e Amazonas (ANDERSON, 1977; VILHENA-POTIGUARA, 1987; MIRANDA et al., 2001; ROCHA; SILVA, 2005; OLIVEIRA et al., 2006; SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012; GERMANO et al., 2014; SANTOS et al., 2016). Publicações para outras partes do Bioma ainda são raras (p. ex., FLORES; LIMA, 2013).

Embora os povos indígenas tenham amplo e diversificado conhecimento sobre o uso das palmeiras na Amazônia (BERNAL et al., 2011; MACÍA et al., 2011; WALLACE, 2014; SMITH, 2015), poucas publicações mencionaram os usos dos estipes por indígenas no território brasileiro (ANDERSON, 1977; CAMPOS; EHRINGHAUS, 2003; RIBEIRO, 2010; FONTE et al., 2015). A maioria dos estudos tem focado na subsistência, importância econômica e

sociocultural das espécies de palmeiras em comunidades ribeirinhas, que são mais facilmente acessadas (p. ex., JARDIM; CUNHA 1998; RODRIGUES et al., 2006; SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012; ALMEIDA; JARDIM, 2012; LIMA et al., 2013; GERMANO et al., 2014; ARAÚJO et al., 2016).

Os registros obtidos geralmente não apresentam informações detalhadas sobre as áreas de amostragem ou as características das palmeiras, como estágio de desenvolvimento ou altura e diâmetro dos estipes utilizados. Nesse sentido, a utilização da classificação de Balslev et al. (2011), embora preliminar, foi útil, pois se baseia em características muito básicas, permitindo a categorização na ausência de informações detalhadas.

Os resultados obtidos nesta revisão indicam a necessidade de inventários padronizados e mais informativos que possam compreender a amplitude das formas de crescimento, arquiteturas dos estipes e a plasticidade resultante do desenvolvimento em diferentes tipos de solo, hidrologia, temperatura, topografia, incidência de luz solar e níveis de perturbação (KAHN; de GRANVILLE, 1992; BALSLEV et al., 2011; SALM; ALBERNAZ, JARDIM, 2011; MUSCARELLA et al., 2020).

### *Tipos de estipes e usos*

As espécies de palmeiras citadas possuem hábitos solitário ou cespitoso, com seis tipos de forma de crescimento do estipe (Figura 5; Tabela 1). As espécies com maior número de usos possuem estipes cespitosos (29 espécies, 64%) e são principalmente palmeiras pequenas (*Bactris*) ou escandentes (*Desmoncus*) (Figura 6A; Tabela 1).

Entre as espécies que não ramificam, ou seja, com estipes solitários (16 espécies, 36%), o tipo de estipe alto foi o mais representativo (Figura 6A; Tabela 1). Os estipes foram utilizados principalmente para utensílios e ferramentas (41 citações), construção (22), cultural (8), usos ambientais (5), alimentação humana (2), combustível (1) e outros usos (1), totalizando 80 indicações de uso. Utensílios e ferramentas são fabricados com todos os seis tipos de estipes de todas as categorias de tamanho (Figura 6B; Tabela 1).

O estipe de porte alto foi o mais utilizado em todas as categorias de uso, exceto utensílios e ferramentas (Figura 6B). Os estipes de palmeiras altas, médias e pequenas foram utilizados para a confecção de instrumentos musicais, como flautas, tambores, reco-reco (instrumento de percussão raspador), lanças com chocalho, trombetas e violas. As espécies mais citadas incluem *Socratea exorrhiza* (Figuras 5C-D; 7A) (18 citações) e *Euterpe oleracea* (Figuras 5E; 7B-F)

(13 citações), ambas com estipe alto e *Desmoncus polyacanthos* (nove citações), com estipe escandente (Tabela 1). O único registro de uso comercial dos produtos do estipe foi para os estipes escandentes de *Desmoncus orthacanthos* (Figuras 5K; 7G-H) e *D. polyacanthos* (Figuras 5L; 7I-L), na forma de artesanato comercializado em mercados municipais, feiras, armazéns e lojas especializadas nos estados do Pará e Roraima (FLORES; LIMA, 2013; SANTOS; COELHO-FERREIRA; LIMA, 2016).

A análise de agrupamento formou quatro grupos distintos (Figura 8). O primeiro grupo contém apenas uma espécie solitária alta que é usada para construção. O segundo grupo compreendeu palmeiras altas, médias e acaulescentes com estipes solitários utilizados para construção, usos ambientais, utensílios e ferramentas, com exceção de uma espécie que é registrada apenas para utensílios e ferramentas (*Mauritia carana*).

O terceiro grupo foi formado por palmeiras cespitosas pequenas (10 espécies de *Bactris*) e escandentes (quatro espécies de *Desmoncus*), que foram utilizadas, respectivamente, para artesanato como pontas de flecha, utensílios e armadilhas de pesca, com exceção de quatro espécies que também foram utilizadas para construção: *Bactris brongniatii* (telhados e paredes), *Bactris maraja* (currais de pesca), *Iriartella setigera* (assoalhos e paredes) e *Wettinia augusta* (assoalhos e paredes).

O quarto grupo foi composto por palmeiras altas, médias-curtas e médias, cespitosas, utilizadas para construção, utensílios e ferramentas, com exceção de quatro espécies que foram citadas exclusivamente para construção (*Astrocaryum murumuru*, *Euterpe catinga*, *Raphia taedigera* e *Mauritia armata*). Uma espécie foi utilizada para lenha (*Euterpe oleracea*) e outra como adubo orgânico (*Bactris gasipaes*).

No primeiro grupo, duas espécies de palmeiras de estipe alto (*Astrocaryum aculeata* e *Mauritia flexuosa*) foram utilizadas para extração de amido e duas (*Mauritia flexuosa* e *Oenocarpus bacaba*) para alimentação de larvas (turus). Cinco espécies distribuídas nos três maiores grupos foram utilizadas para a fabricação de instrumentos musicais (*Astrocaryum jauari*, *Bactris gasipaes*, *Iriartea deltoidea*, *Iriatella setigera* e *Socratea exorrhiza*) (Figura 8; Tabela 1).

Os resultados indicam que as espécies com estipes solitários ou cespitosos são empregadas em todas as categorias de uso, embora tipos específicos de estipes estejam associados a formas específicas de uso. Em particular, estipes cespitosos e pequenos de *Geonoma deversa*, *Hyospathe elegans*, *Iriartea setigera*, *Oenocarpus minor*, além de dez espécies de *Bactris* foram usados por povos indígenas para fazer ferramentas de caça como

zarabatana, arcos, flechas, arpões e lanças por serem duros, porém flexíveis (MIRANDA et al., 2001; CAMPOS; EHRINGHAUS, 2003; MIRANDA; RABELO 2008; LORENZI et al., 2010).

Os estipes cespitosos e escandentes de *Desmoncus* são usados para fazer cestas, cordas e utensílios diversos, como *tipitis*, uma tecnologia indígena encontrada apenas na Amazônia brasileira, desenvolvida para remover o líquido tóxico da mandioca amarga (*Manihot esculenta* Crantz) (CARNEY; HIRAOKA, 1997; SMITH, 2015). As fibras de *Desmoncus polyacanthos* Mart. são consideradas mais flexíveis e resistentes que as de outras espécies utilizadas para fazer *tipitis*, como o pecíolo de *Ischnosiphon obliquus* (Rudge) Körn (Marantaceae) e as folhas de *Mauritia flexuosa* e *Oenocarpus bacaba* (MIRANDA et al., 2001; WALLACE, 2014; SMITH, 2015). Os estipes escandentes e fibrosos de *Desmoncus* são utilizados de forma semelhante ao rattan asiático (UHL; DRANSFILD, 1987), sendo este o único tipo de estipe comercializado no norte do Brasil, para confecção de utensílios domésticos e de decoração (FLORES; LIMA, 2013; SANTOS; COELHO-FERREIRA; LIMA, 2016). Entretanto, seu potencial para uso industrial permanece pouco explorado (MIRANDA et al., 2001).

De fato, o uso de muitas espécies de palmeiras não é registrado na literatura, como os estipes de porte alto da palmeira Patauá (*Oenocarpus* sp.), que são usados para fabricar utensílios que podem ser encontrados em lojas de artesanato e feiras (Figura 7M), o que destaca a necessidade de mais estudos que se concentrem na ampliação do conhecimento sobre as espécies úteis de palmeiras na região amazônica (MACÍIA et al., 2011).

Os estipes das palmeiras altas, médias-curtas e médias, solitárias ou cespitosas são os mais valiosos para construção e produção de utensílios, acessórios, ferramentas e artesanato, devido à resistência e trabalhabilidade de seu tecido lenhificado (ANDERSON, 1977; MIRANDA et al., 2001; MIRANDA; RABELO, 2008).

Estipes dos tipos subterrâneo, médio-curto e pequeno são menos valiosos e usados apenas como alternativa quando há escassez de espécies mais adequadas (por exemplo, *Attalea spectabilis*) (ANDERSON, 1977), ou quando certas espécies são abundantes localmente (p. ex., *Astrocaryum vulgare*, *Bactris brongniatii*, *B. maraja*, *Iriartella setigera* e *Oenocarpus minor*) (SOUZA et al., 2010; JARDIM; CUNHA, 1998).

Espécies abundantes localmente e resistentes também estão associadas a um maior número de citações de uso (GERMANO et al., 2014), tanto em ambientes de várzea quanto de terra firme, como *Astrocaryum aculeata*, *A. aculeatum*, *A. jauari*, *A. rodriguesii*, *A. tucumã*, *A. vulgare*; *Attalea speciosa*, *Bactris gasipaes*, *Desmoncus polyacanthos*, *D. giganteus*, *D. orthacanthos*, *D. mitis*, *Euterpe catinga*, *E. oleracea*, *E. precatoria*, *Iriartea deltoidea*, *Leopoldinia pulchra*, *Mauritia flexuosa*, *Mauritiella armata*, *Oenocarpus bacaba*, *O. bataua*,

*O. mapora*, *Raphea taedigera*, *Syagrus cocoides*, *S. inajai*, *Socratea exorrhiza* e *Wettinia augusta* (p. ex., ANDERSON, 1977; JARDIM; CUNHA, 1998; CARNEY; HIRAOKA, 1997; FERREIRA, 2005; LORENZI et al., 2010; ALMEIDA; JARDIM, 2012; ARAÚJO et al., 2016; WALLACE; FERREIRA, 2016).

A falta de registros de algumas espécies, como *Mauritia carana* Wallace, é atribuída à dificuldade de coleta dessas palmeiras, que foram substituídas como matéria-prima ao longo dos anos na construção e fabricação de utensílios por materiais industrializados (ROCHA; SILVA, 2005; GERMANO et al., 2014; SMITH, 2015).

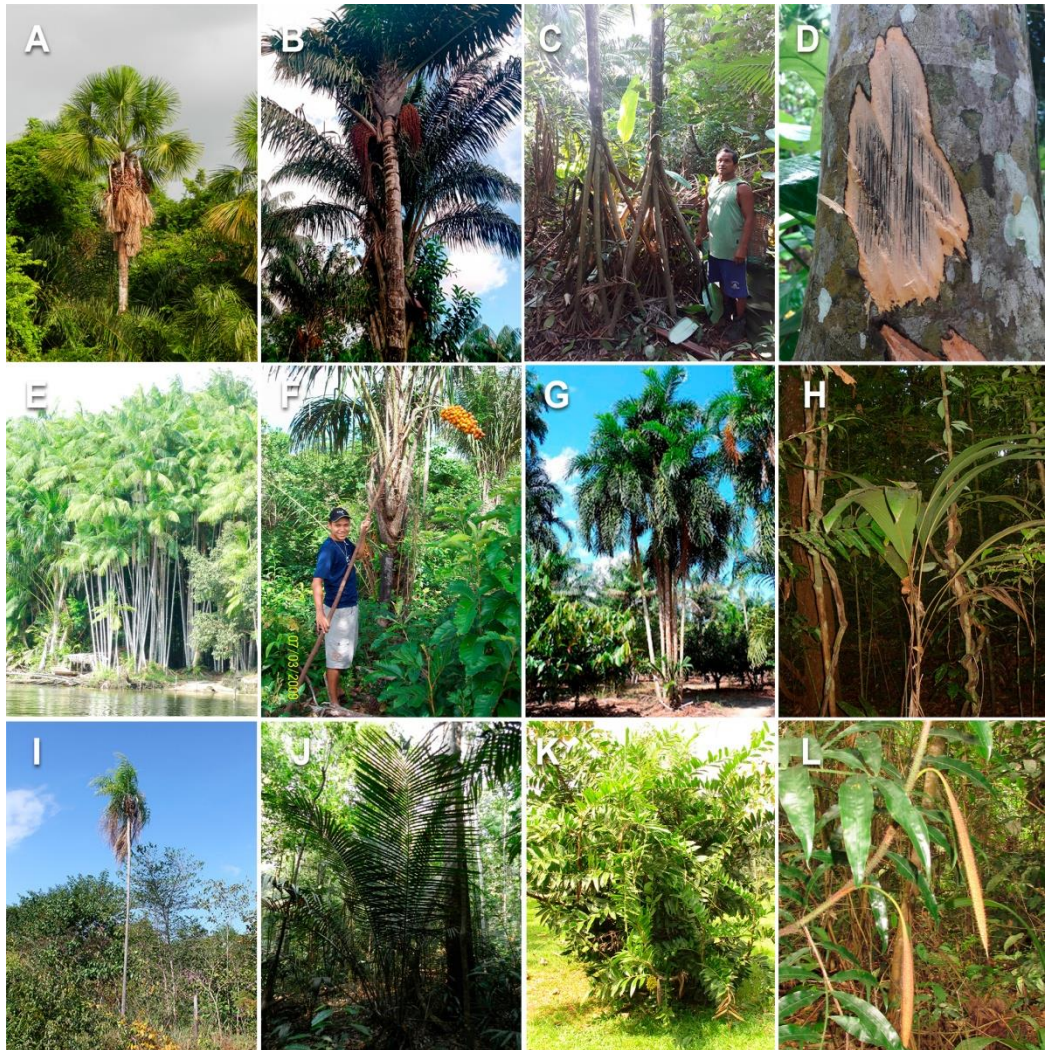
Apenas os estipes de *Astrocaryum jauari*, *Bactris gasipaes*, *Iriatella setigera*, *Iriarteia deltoidea* e *Socratea exorrhiza* foram citados para a fabricação de instrumentos musicais, especialmente pelos indígenas Kaxinawá no estado do Acre (CAMPOS; EHRINGHAUS, 2003). O tecido lenhificado dessas espécies provavelmente possui propriedades anatômicas, físicas e mecânicas para fornecer características ideais de ressonância. Essas espécies também foram registradas na maioria das outras categorias de uso, mostrando sua importância para atender às necessidades básicas de subsistência de comunidades tradicionais da Amazônia brasileira (SANTOS; COELHO-FERREIRA, 2012; GERNANO et al., 2014).

Na categoria de uso ambiental foram utilizados estipes para fazer adubo orgânico (Figura 7P), cercas para hortas e jardins (LORENZI et al., 2010; GERMANO et al., 2014). Na categoria de combustível, a “madeira” de *Euterpe oleracea* é usada para confecção de tijolos térmicos (MIRANDA et al., 2001). Na categoria de alimentação humana, são obtidos seiva e amido semelhantes ao sagu usado para mingau, dos estipes de *Acrocomia aculeata* e *Mauritia flexuosa*, respectivamente (MIRANDA et al., 2001; MIRANDA; RABELO, 2008).

Na categoria de outros usos, mencionou-se que os estipes lenhificados apodrecidos de *Mauritia flexuosa* e *Oenocarpus bataua* em contato com a água de várzeas ou rios, são consumidos por moluscos chamados turu, que, por sua vez, são utilizados como fonte de alimento para muitas comunidades ribeirinhas (MIRANDA et al., 2001; GOMES-SILVA, 2005).



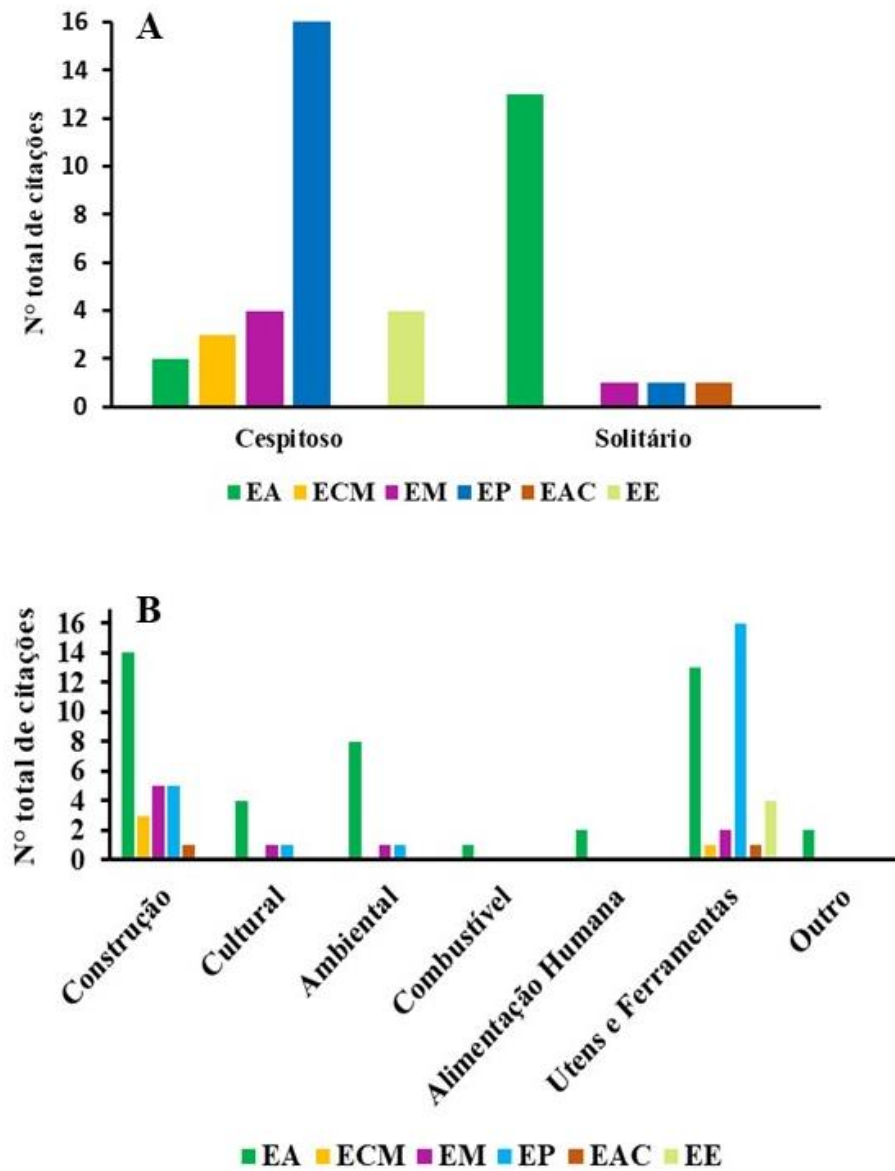
Figura 5 – Tipos de estipes de espécies nativas de palmeiras da Amazônia brasileira.



Legenda: Tipos de crescimento do estipe de acordo com Balslev et al. (2011). As imagens mostram: estipe alto (A-E), estipe curto-médio (F), estipe médio (G), estipe pequeno  $\geq 10$  cm em diâmetro (H), estipe pequeno  $< 10$  cm em diâmetro (I), subterrâneo (J), estipe escandente (K-L); solitário (A-D, I-J); cespitoso (E-G, K-L), com espinhos (F-H, K-L). Espécies: *Mauritia flexuosa* (A); *Oenocarpus distichus* (B); *Socratea exorrhiza* (C-D); *Euterpe oleracea* (E); *Astrocaryum vulgare* (F); *Bactris gasipaes* (G); *Bactris hirta* (H); *Syagrus cocoides* (I); *Attalea spectabilis* (J); *Desmoncus orthacanthos* (K); *D. polyacanthos* (L). Habitats: Floresta de Várzea (A, E, C-D); Floresta de Terra Firme (B, F, H, J, G, K-L) no estado do Pará (Brasil); Afloramento Rochoso (ferricrete) em Conceição do Araguaia, estado do Pará (Brasil) (I). Créditos: André Cardoso (A, E, H-J); Tatiani Kikuchi (B-D, K-L); Jorge Oliveira (F) e Julcéia Camillo (G).

Fonte: AUTOR.

Figura 6 – Frequência de distribuição dos tipos de estipe das 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira registradas neste estudo, segundo forma de crescimento (A) e categorias de usos (B).



Legenda: Formas de vida (segundo BALSLEV et al., 2011): EA = estipe alto; ECM = estipe curto-médio; EM= estipe médio; EP= estipe pequeno; EAC= acaulescente; EE = estipe escandente.

Fonte: AUTOR.



Figura 7 – Usos dos estipes de espécies nativas de palmeiras na Amazônia brasileira.



Legenda: (A) – Armadilhas para pesca: cacuri, no Rio Tocantins, estado do Pará, (G) – matapi. Construção: casa (B); paredes (C-D); assoalho (E); telhado - seta (F) na Ilha de Cotijuba, estado do Pará (Brasil). Utensílios domésticos: bolsa (H); cesta (I); abano (J); peneira (K), na Ilha do Marajó, estado do Pará (Brasil); prensa de tubo cilíndrico (tipiti) (L), em Santo Antonio de Itapucú, estado de Manaus (Brasil), tigela (M), em Belém, estado do Pará (Brasil). Móveis: mesas (N-O). Adubo orgânico para orquídeas (P) em Terra Santa, estado do Pará (Brasil). Forma de crescimento do estipe (de acordo com BALSLEV et al., 2011): estipe alto, cespitoso (A) ou solitário (B-F, M, P); estipe médio (N-O); estipe escandente (G-L). Espécies: *Socratea exorrhiza* (A); *Euterpe oleracea* (B-F); *Desmoncus orthacanthos* (G, H); *D. polyacanthos* (I-L); *Oenocarpus bataua* (M); *Bactris gasipaes* (N-O); *Astrocaryum aculeatum* (P). Créditos: Nigel Smith - © Animals Animals Earth Scenes (A) e © Springer International Publishing (L); Tatiani Kikuchi (B-H, M); Sueyla Bezerra (I-K); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (N); Henrique Borçato (O); João Batista (P).

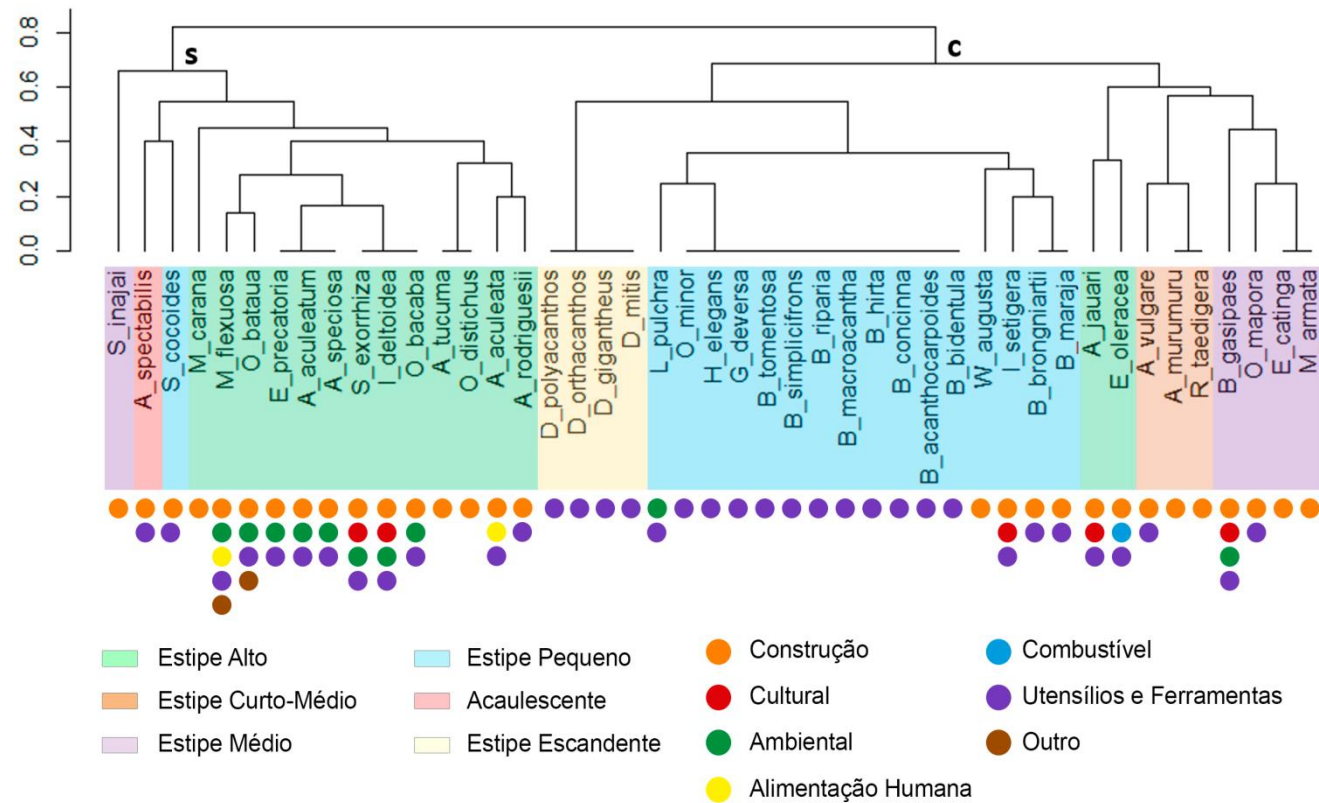
Fonte: AUTOR.

O uso de estipes de palmeiras como fonte de larvas (*Rhyncophorus palmarum*, Coleoptera), para consumo humano, é o mais citado sob o aspecto alimentar na Amazônia da Colômbia, Equador, Peru e Bolívia (MACÍA et al., 2011). Cabe destacar que um número maior de formas de uso para os estipes de muitas espécies de palmeiras poderia ter sido registrado na categoria de utensílios e ferramentas, caso houvesse melhor precisão na descrição dos dados, evitando termos genéricos, como, por exemplo, artesanato e artefatos.

Na Amazônia ocidental, os estipes de *Bactris gasipaes*, *Iriartea deltoidea*, *Oenocarpus bataua*, *Oenocarpus mapora* e *Socratea exorrhiza* foram os mais utilizados pelos povos tradicionais, principalmente os indígenas, em diversas categorias de uso, como construção, usos culturais, ambientais, combustível, alimentação humana, medicamentos e medicina veterinária, utensílios e ferramentas, além de outros usos (MACÍA et al., 2011). Bernal et al. (2011) descreveram os estipes de *Euterpe oleracea*, *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza* e *Desmoncus polyacanthos* como os mais importantes para construção e artesanato na América do Sul, entretanto, seus usos ainda são restritos ao consumo doméstico local ou regional. Os usos dos estipes dessas mesmas espécies também foram os mais citados para a Amazônia brasileira.

O conhecimento tradicional sobre os usos contribui para a conservação das espécies de palmeiras e para a criação de fontes alternativas sustentáveis de renda para as comunidades locais (THOMA et al., 2016), bem como fornece uma fonte de informação inestimável para a prospecção de novos materiais e aplicações biotecnológicas. Dentre os estudos atuais sobre aplicações industriais de produtos de palmeiras, os estipes de coqueiro (*Cocos nucifera* L.) têm sido utilizados na produção de biocompósitos para substituição parcial ou total de materiais de construção convencionais como aço, concreto e tijolos (GONZÁLEZ et al., 2020), além dos estipes de *Astrocaryum aculeatum* e *Bactris gasipaes* (Figura 7N-O), que apresentam potencial para o desenvolvimento de novos produtos para a indústria moveleira (MIRANDA; RABELO, 2008; TRINDADE; MÁXIMO, 2017). A formulação de políticas públicas é necessária para sistematizar o conhecimento sobre o uso das espécies de palmeiras da Amazônia brasileira e promover a valorização e o uso racional dos produtos gerados a partir de seus estipes lenhificados ou fibrosos, garantindo em todos os casos a conservação e sustentabilidade do extrativismo.

Figura 8 – Dendrograma resultante de uma análise de agrupamento das características e usos do estipe de 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira. C= cespitoso; S= solitário.



Fonte: AUTOR.

Tabela 1 – Lista de espécies, localidades, hábitos, tipos de estipe e usos inventariados para as palmeiras nativas da Amazônia brasileira.

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	Macaúba	S	EA	Constr	Casas	Casas	PA, MA	24, 25, 26, 29	PA, BA, CE, MA, PI, DF, GO, MG, RJ, SP
				AliHum	Outro	Calha d'água, ripas			
				UtenFer	Complemento alimentar	Amido			
<i>Astrocaryum aculeatum</i> G.Mey.	Tucumã	S	EA	Constr	Pontes	Ponte	AC, PA	8, 15, 22, 25, 26	AC, AM, PA, RO, RR, MT
				Amb	Casas	Casas, curral			
				UtenFer	Cercas	Cercas			
<i>Astrocaryum jauari</i> Mart.	Jauari	C	EA	Constr	Casas	Casas (assoalho)	AM, RR	3, 25, 26	AC, AM, AP, PA, RO, MA
				Cultur	Recreação	Instrumentos musicais			
				UtenFer	Doméstico	Móveis (cadeiras, mesas)			
<i>Astrocaryum murumuru</i> Mart.	Murumuru	C	ECM	Constr	Casas	Casas	PA	8, 26	AC, AM, AP, PA, RO
				UtenFer	Outro	Artesanatos			
<i>Astrocaryum rodriguesii</i> Trail	Murumuru de terra firme	S	EA	Constr	Casas	Casas	PA	25	AM, AP, PA
<i>Astrocaryum tucuma</i> Mart.	Tucumã do Amazonas	S	EA	Constr	Casas	Casas	AM	10	Ns
<i>Astrocaryum vulgare</i> Mart.	Tucumã do Pará	C	ECM	Constr	Pontes	Pontes	PA, MA	1, 23, 24, 25, 26, 38	AP, PA, TO, MA, GO
				UtenFer	Casas	Casas (paredes), currais			
				UtenFer	Doméstico	Móveis (mesas)			
<i>Attalea speciosa</i> Mart. ex Spreng.	Babaçu	S	EA	Constr	Casas	Casas (assoalhos, mesas), currais	MA, MT	6, 7	AC, AM, PA, RO, TO, BA, CE, MA, PI, GO, MS, MT, MG
				Amb	Fertilizante	Fertilizante orgânico			
				UtenFer	Doméstico	Móvel (prateleiras)			

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Attalea spectabilis</i> Mart.	Curuá	S	AC	Constr UtenFer	Casas Caça e pesca	Casas Ponta de flecha	AM	4	AM, AP, PA
<i>Bactris acanthocarpoides</i> Barb.Rodr.	Marajá	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Ponta de flecha	Ne	26	AM, PA
<i>Bactris bidentula</i> Spruce	Marajá do iguapó	C	EP	UtenFer	Caça e pesca Outro	Ponta de flecha Artesanatos	Ne	26	AM, PA, MT
<i>Bactris brongniartii</i> Mart.	Marajá	C	EP	Constr UtenFer	Casas Outro Caça e pesca	Casas (telhados, paredes) Pilares, caibros Flechas	MA	26, 38	AC, AM, PA, RO, RR, MA, MT
<i>Bactris concinna</i> Mart.	Marajá	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Flechas	Ne	26	AC, AM
<i>Bactris gasipaes</i> Kunth	Pupunha	C	EM	Constr Cultur Amb UtenFer	Casas Outro Recreação Fertilizante Doméstico Caça e pesca Outro	Assoalho, parede Pilares Instrumentos musicais Fertilizante orgânico Móveis (cadeiras, mesas, painéis modulares) Arcos, flechas, armadilha de pesca Artesanato (artefatos)	AM, PA	4, 12, 25, 39	AC, AM, PA, RO, MT
<i>Bactris hirta</i> Mart.	Marajá	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Flechas	PA	25, 26	AM
<i>Bactris macroacantha</i> Mart.	Marajá	C	EP	UtenFer	Outro	Artesanatos	AM	26	AC, AM, PA, RO

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Bactris maraja</i> Mart.	Marajá	C	EP	UtenFer	Constr Casas Caça e pesca Outro	Currais de pesca Armas, arcos, flechas, lanças Artesanato, removedor de cartucho	AC, AM, RR, PA	3, 8, 26, 28	AC, AM, AP, PA, RO, RR AC, AM, AP, PA, RO, RR
<i>Bactris riparia</i> Mart.	Pupunharana	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Arcos, cabeça de flecha	Ne	26	AC, AM
<i>Bactris simplicifrons</i> Mart.	Marajá	C	EP	UtenFer	Outro	Artesanato	Ne	26	AC, AM, AP, PA, RO, RR, MA
<i>Bactris tomentosa</i> Mart.	Marajazinho	C	EP	UtenFer	Outro	Artesanato	PA	31	AC, AM, AP, PA, MA
<i>Desmoncus giganteus</i> A.J.Hend.	Jacitara grande	C	EE	UtenFer	Outro	Artesanato	Ne	24	AC
<i>Desmoncus mitis</i> Mart.	Jacitara	C	EE	UtenFer	Doméstico Embalagens Outro	Cestos Embrulho e feixo de tabaco Artesanatos, linha de costura	AC	8, 24	AC, AM, RO, MT
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Jacitara	C	EE	UtenFer	Doméstico Caça e pesca Outro	Cestos, bolsas, leques, peneiras, sousplats, tipitis**, Móveis (encostos de cadeira, assentos de cadeira, sofás) Matapis*** Artesanato, artigos de vime	PA	24, 27, 28, 35, 41	AC, AM, RR, RO, PA, AP, MA, AL, BA, PB, PE, ES, RJ



Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	Jacitara	C	EE	UtenFer	Doméstico	Cestos, bolsas, tipitis**, Móveis (encostos de cadeira, assentos de cadeira)	AC, AM, RO, RR, PA, MT	2, 7, 17, 24, 25, 26, 28, 31, 36	AC, AM, AP, PA, RR, AL, BA, CE, MA, PB, PE, RN, GO, ES, MG, RJ
<i>Euterpe catinga</i> Wallace	Açaí catinga	C	EM	Constr	Casas	Casas	Ne	24, 26	Ns
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	Açaí	C	EA	Constr	Pontes Casas	Pontes Casas (assoalhos, paredes)	AP, PA	1, 5, 13, 18, 19, 21, 25, 26, 28, 29, 31, 32, 41, 42	AP, PA, TO, MA
<i>Euterpe precatoria</i> Mart.	Juçara	S	EA	Comb UtenFer Constr	Lenha Doméstico Casas	Lenha Jiraus* Casas (assoalhos, paredes), cabanas, galpões de armazenamento	AC, AM, RR, PA, MT	3, 4, 7, 8, 16, 24, 25, 43	AC, AM, PA, RO
<i>Geonoma deversa</i> (Poit.) Kunth	Ubim	C	EP	UtenFer	Caça e pesca Outro	Flechas Remover de cartucho de espingarda	RR	3	AC, AM, AP, PA, RO, RR, MT
<i>Hyospathe elegans</i> Mart.	Ubim-rana	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Arcos	Ne	24	AC, AM

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Iriartea deltoidea</i> Ruiz & Pav.	Paxiubão	S	EA	Constr	Casas	Casas (assoalhos, paredes)	AC, PA	2, 8, 15, 24, 42	AC, AM, RO, MT
					Transporte	Fundo de canoa			
					Outro	Vigas, postes			
				Cultur	Recreação	Instrumentos musicais			
				Amb	Cercas	Cercas			
				UtenFer	Doméstico	Utensílios			
	Caça e pesca	Arcos, lanças							
<i>Iriartella setigera</i> (Mart.) H.Wendl.	Paxiubinha	C	EP	Constr	Casas	Casas (assoalhos, paredes)	AM, PA	2, 24, 26, 36, 42	AM, PA, RO
				Cultur	Recreação	Instrumentos musicais (flautas, trompetes)			
				UtenFer	Doméstico	Utensílios			
	Caça e pesca	Armas de pesca, arabatanas							
<i>Leopoldinia pulchra</i> Mart.	Piaçava	C	EP	Amb	Cercas	Cercas	AM	24, 25, 26, 42	AM, PA
				UtenFer	Fertilizante	Fertilizante orgânico			
				UtenFer	Doméstico	Cestos			
<i>Mauritia carana</i> Wallace	Caraná	S	EA	UtenFer	Outro	Artesanato (artefatos)	AM	24, 26	AM, RR

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	Miriti	S	EA	Constr	Pontes	Pontes, docas flutuantes, postes, palafitas	AC, AM, PA, RR, MT	8, 14, 15, 19, 21, 25, 30, 33, 34, 40	AC, AM, PA, RO, TO, BA, CE, MA, PI, DF, GO, MS, MT, MG, SP
					Casas	Casas (paredes, telhados), curral			
					Outro	Calha d'água			
				Amb	Cercas	Cercas			
					Fertilizante	Fertilizante orgânico			
				AliHum	Complemento alimentar	Amido, seiva			
				UtenFer	Doméstico	Móvel			
	Outro	Talas para coletar látex de borracha							
	Outro	Diversos	Larva (turus)						
<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret	Caraná	C	EM	Constr	Pontes	Pontes	PA	1, 19	AC, AM, PA, RO, RR, TO, BA, CE, MA, PE, PI, GO, MT, MG
					Casas	Assoalho			
					Outro	Pilar			
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Bacaba	S	EA	Constr	Pontes	Pontes	AC, AM, PA, RR	3, 4, 5, 11, 25, 26	AC, AM, AP, PA, RO
					Casas	Casas (assoalhos, telhados)			
					Outro	Vigas, postes, ripas			
				Cultur	Tecidos e acessórios	Bengala			
				Amb	Cercas	Cercas			
				UtenFer	Caça e pesca	Arcos, flechas, arpões, lanças			
	Outro	Artesanato, cabo de ferramenta, cabo de sombrinha							

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	Patauá	S	EA	Constr	Pontes Casas Cercas	Pontes Casas Ripas de cercas, pilares de cercas, cercas de jardim	AC, AM, PA	4, 20, 25, 26, 43	AC, AM, PA, RO
				UtenFer Outro	Caça e pesca Diversos	Arcos, flechas Larva (tapurus)			
<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	Bacaba de leque	S	EA	Constr	Casas	Casas	PA	25, 26	PA, RO, TO, MA, GO, MT
<i>Oenocarpus mapora</i> H.Karst.	Bacabinha	C	EM	Constr	Casas Outro	Casas (assoalhos, paredes), portão Grades	AC	8, 24, 26, 43	AC, AM
				UtenFer	Caça e pesca	Arcos, flechas, zarabatana, lança			
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	Bacabinha	C	EP	UtenFer	Caça e pesca	Arcos, ponta de flecha	PA	25	AM, PA, RO
<i>Raphia taedigera</i> (Mart.) Mart.	Jupati	C	ECM	Constr	Casas	Casas	PA	9, 25	PA
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.	Paxiúba	S	EA	Constr	Casas Transporte Outro	Casas (assoalhos, paredes, telhados, grades de janelas) Assoalho de canoa Calha d'água, grades			
				Amb	Cercas Tecidos e acessórios	Cercas Bengala	AC, AM, AP, PA, RR, MT	2, 3, 4, 5, 7, 8, 15, 18, 19, 21, 25, 26, 27, 28, 31, 36, 37, 42	AC, AM, AP, PA, RR, MA
				Cultur	Recreação	Instrumentos musicais [flautas, tambores, lança com chocalho, reco-recos (instrumentos percussão), violas]			

Tabela 1 – Continuação...

Espécies	Nome Local	Hábito	Tipo	Categoria de uso	Subcategoria de uso	Formas de uso	Distribuição na Amazônia brasileira	Referências	Distribuição no Brasil
<i>Syagrus inajai</i> (Spruce) Becc.	Inajá	S	EM	UtenFer	Doméstico	Móveis (jiraus*, prateleiras, bastão)	PA	1	AM, AP, PA, RR, MA
					Caça e pesca	Arcos, ponta de flecha, lança, brocas, zarabatana, armadilha de pesca (cacuri)			
					Outro	Artesanato			
<i>Syagrus cocoides</i> Mart.	Piririma	S	EP	Constr	Casas	Casas	PA	24, 25, 26	AM, PA, TO, MA, PI, GO, MT
				UtenFer	Caça e pesca	Arcos			
<i>Wettinia augusta</i> Poepp. & Endl.	Paxiubinha de macaco	C	EP	Constr	Casas	Casas (assoalhos, paredes)	AC	24	AC

Legenda: Nome local de acordo com a fonte da citação. Tipo de estipe: EA = estipe alto; ECM = estipe curto-médio; EM = estipe médio; EP = estipe pequeno; AC = acaulescente; EE = estipe escandente. Hábito: S = solitário; C = cespitoso. Categorias de uso (segundo MACÍA et al., 2011): Constr = construção; Cultur = cultural, Amb = Ambiental, Comb = Combustível, AliHum = Alimentação humana, UtenFer = Utensílios e ferramentas, Outros = outros usos. Subcategoria de uso. Formas de uso citadas como na fonte original. Estado: Estado da Amazônia brasileira em que o uso foi relatado. siglas estaduais: AC = Acre, AL = Alagoas, AM = Amazonas, AP = Amapá, BA = Bahia, CE = Ceará, DF = Distrito Federal, ES = Espírito Santo, GO = Goiás, MG = Minas Gerais, MS = Mato Grosso do Sul, MT = Mato Grosso, PA = Pará, PE = Pernambuco, PI = Piauí, RJ = Rio de Janeiro, RO = Rondônia, RR = Roraima, RN = Rio Grande do Norte, SP = São Paulo, TO = Tocantins). Ne = Não especificado. Acrônimos em negrito são ocorrências não confirmadas. 1- Almeida & Jardim (2012); 2- Alves et al. (2014); 3- Ammann (2014); 4- Anderson (1977); 5- Araújo & Lopes (2012); 6- Araújo et al. (2016); 7- Arruda (2013); 8- Campos & Ehringhaus (2003); 9- Carney & Hiraoka (1997); 10- Costa et al. (2005); 11- Cymerys (2005); 12- Cymerys & Clement (2005); 13- Cymerys & Shanley (2005); 14- Cymerys et al. (2005); 15- Farias et al. (2016); 16- Ferreira (2005); 17- Flores & Lima (2013); 18) Fonte et al. (2015); 19- Germano et al. (2014); 20- Gomes-Silva (2005); 21- Jardim & Cunha (1998); 22- Jardim & Stewar (1994); 23- Lima et al. (2013); 24- Lorenzi et al. (2010); 25- Miranda & Rabelo (2008); 26- Miranda et al. (2001); 27- Oliveira et al. (1991); 28- Oliveira et al. (2006); 29- Pinheiro et al. (2005); 30- Ribeiro (2010); 31- Rocha; Silva (2005); 32- Rodrigues et al. (2006); 33- Sander et al. (2018); 34- Santos & Coelho-Ferreira (2012); 35- Santos et al. (2016); 36- Smith (2015); 37- Smith & Plagnol (2016), 38- Souza (2010); 39- Trindade & Máximo (2017); 40- Valente et al. (2001); 41- Vilhena-Potiguara et al. (1987); 42- Wallace (2014); 43- Wallace & Ferreira (2016).

\* estrutura de madeira usada para guardar utensílios domésticos

\*\* dispositivo tipo tubo usado para extrair o componente líquido da mandioca fermentada

\*\*\* armadilha de camarão em forma de cone

Tabela 2 – Formas de vida de espécies de palmeiras nativas da América do Sul, segundo a classificação de Baslev et al. (2011).

<b>Tamanho</b>	<b>Folha (m)</b>	<b>Altura (m)</b>	<b>Diâmetro (cm)</b>	<b>Hábito</b>
Alto	Ne	20-35	20-100	C, S
Curto-médio	4-10	1-20	15-25	C, S
Médio	2-4	8-15	12-15	C, S
Pequeno/Médio	Ne	Ne	30-60	C, S
Pequeno	Ne	0,1-8	0.4-12	C, S
Acaulescente (grande)	4-8	Ne	Ne	S
Acaulescente (pequeno)	< 2	Ne	Ne	S
Escandente	Ne	Ne	Ne	C

Legenda: C= cespitoso; S= solitário; Ne= Não especificado.

#### 4. ESTRUTURA ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DOS ESTIPES DE PALMEIRAS COM DIFERENTES HÁBITOS E MAIOR REGISTRO DE USO NA AMAZÔNIA, BRASIL

À ser enviado ao periódico *IAWA Journal*

A Floresta Amazônica abriga espécies de palmeiras cujos estipes são fontes de matérias-primas alternativas para construções de casas, fabricação de móveis, objetos decorativos e cestarias. Contudo, o conhecimento da estrutura anatômica dessas espécies é incipiente diante das perspectivas de aplicação na indústria, bem como de geração de renda para comunidades locais. Este trabalho teve por objetivo comparar a estrutura das regiões utilizáveis dos estipes das três espécies de palmeiras mais citadas quanto ao uso na Amazônia brasileira (*Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*), visando ampliar o conhecimento estrutural dessas novas fontes de recursos naturais sustentáveis. Os estipes apresentam padrão de crescimento dos feixes fibrovasculares do tipo *Mauritia* em *E. oleracea* e *S. exorrhiza*, e do tipo *Calamus* em *D. polyacanthos*. A calota esclerenquimática é formada por fibras e esclereides com padrão de distribuição variável nas três espécies. O parênquima fundamental, em seção transversal, exibe células de paredes espessas e lignificadas, com formato oval em *D. polyacanthos* e esferoidal ou alongadas em *E. oleracea* e *S. exorrhiza*. As três espécies apresentam idioblastos com substâncias fenólicas (taninos) e grãos de amido. Fitólitos ocorrem no formato cônico em *S. exorrhiza* e esferoide equinato em *D. polyacanthos* e *E. oleracea*. As paredes das células das calotas esclerenquimáticas são compostas estruturalmente por lignina sirigílica em *D. polyacanthos* e lignina guaiacílica em *E. oleracea* e *S. exorrhiza*. As diferenças significativas encontradas para os seguintes caracteres anatômicos: altura e largura da calota esclerenquimática; diâmetro total das fibras/esclereides, espessura da parede das fibras/esclereides, número de lamelas da parede das fibras/esclereides e diâmetro dos vasos do metaxilema, refletem os diferentes tipos de hábitos dessas espécies. Os caracteres anatômicos e histoquímicos observados nas regiões utilizáveis dos estipes das três espécies de palmeiras estudadas, fornecem subsídios para a identificação dos *taxa* e padrões estruturais que relacionam os hábitos às suas formas de uso, assim como para o início de futuros estudos tecnológicos.

Palavras-chave: Arecaceae. Feixes fibrovasculares. Plantas fibrosas. Anatotaxonomia. Bioeconomia. Desenvolvimento sustentável.

##### 4.1 Introdução

Arecaceae Schultz Schu. (Palmae) tem como centro de diversidade a região Neotropical e a Amazônia como domínio fitogeográfico mais diversificado (42%) de palmeiras no Brasil (VELASCO et al., 2021).

As palmeiras são uma família de plantas monocotiledôneas, lenhificadas e nunca herbáceas, representada na região Amazônica por 150 espécies, que exibem diferentes formas de vida em distintas formações vegetais, as quais, em sua maioria, é fonte de recursos naturais de importância socioeconômica e cultural relacionada com a vida e costumes dos povos e comunidades locais (HENDERSON et al., 1995; SOARES et al., 2020). Seus órgãos vegetativos e reprodutivos são utilizados para diversos fins, como alimentação, medicina, construção e artesanato; ou como produtoras de fibras, combustível e ornamental (PANIAGUA-ZAMBRANA et al., 2014; CAMILLO, 2022).

Os estipes destacam-se entre os órgãos vegetais mais utilizados das palmeiras, com a mesma finalidade da madeira, embora não sejam madeiráveis, isto é, desprovidos de crescimento secundário a partir do câmbio vascular.

Inventários etnobotânicos com povos e comunidades tradicionais na Amazônia brasileira, especialmente ribeirinhos, demonstram que 45 espécies de palmeiras possuem algum tipo de uso dos estipes (KIKUCHI; CALLADO, 2021). Dentre as espécies de palmeiras com maior registro de uso na região destacam-se o açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) e a paxiúba (*Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl.), por apresentarem estipes arborescentes com resistência (biológica e mecânica) análoga às madeiras de gimnospermas e angiospermas para construções de casas, confecção de utensílios domésticos, instrumentos musicais, artesanatos e outros. Além da palmeira jacitara (*Desmoncus polyacanthos* Mart.), que apresenta estipe escandente, com flexibilidade para confecção de cestarias e objetos trançados.

Apesar do potencial socioeconômico dos estipes dessas espécies de palmeiras, verificou-se que, a maior parte das investigações concernentes à anatomia deste órgão na região Amazônica está focada especialmente nas raízes, folhas, frutos e sementes (VILHENA; LINS; LUNA, 1984; MENDONÇA et al., 2008; SILVA; POTIGUARA, 2008), havendo poucos estudos científicos que abordem o conhecimento básico sobre as características morfológicas dos estipes de espécies nativas. Este fato tem sido atribuído a uma série de fatores na literatura, tais como: a dificuldade de coleta, a baixa amostragem de material botânico e a dificuldade técnica de preparar seções histológicas delgadas por meio de técnicas convencionais (MAGELLAN; TOMLINSON; HUGGETT, 2015).

Dessa forma, a anatomia comparada dos estipes de palmeiras pode ser uma ferramenta promissora para investigar a variabilidade morfológica, possibilitando melhor entendimento estrutural e distinção entre os diferentes tipos de hábitos das palmeiras, bem como dos seus usos (THOMAS, 2011; ZHAI et al., 2013).



Soma-se a este aspecto, a necessidade de uma investigação com viés histoquímico dos tecidos que constituem os tipos de caules, pois as diferentes espécies e suas partes possuem propriedades distintas e, conseqüentemente, são atribuídos a esses diferentes usos. Cabe destacar que o conhecimento químico da lignina é importante na determinação da qualidade das fibras. Já que, atualmente, a caracterização básica das propriedades dos feixes fibrovasculares é um dos requisitos para utilização comercial das palmeiras (ZHAI et al., 2013).

Vista a rápida produção dos estipes em relação aos troncos madeiráveis das gimnospermas e angiospermas, e diante da necessidade de avançar no conhecimento sobre espécies de palmeiras nativas com potencial bioeconômico e sustentável para o desenvolvimento da Amazônia brasileira, este estudo teve por objetivo realizar uma abordagem anatômica e histoquímica comparativa das regiões utilizáveis dos estipes das principais espécies de palmeiras com maior uso na Amazônia brasileira, visando ampliar o conhecimento estrutural dessas novas fontes de recursos naturais sustentáveis.

## 4.2 Material e Métodos

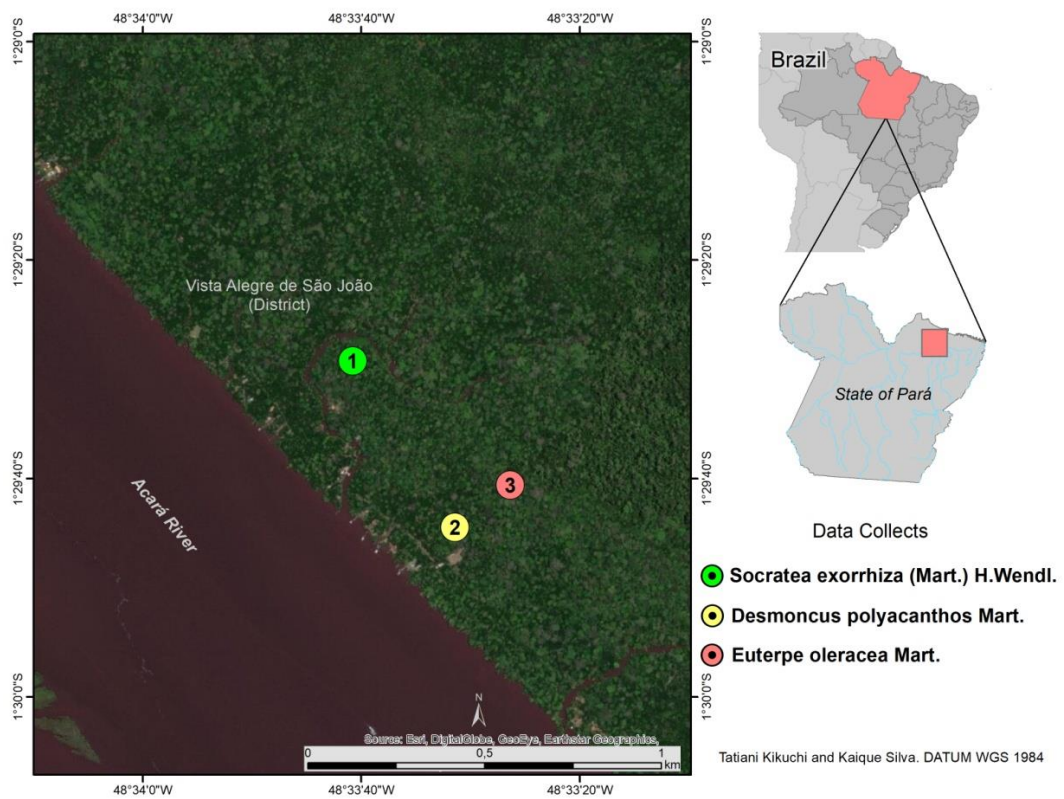
### *Material botânico e área de estudo*

Os indivíduos das três espécies estudadas (Tabela 3), foram coletados em uma área de várzea alta com açaizal nativo renovado por manejo anual ao longo de 50 anos, localizada na Ilha das Onças, município de Barcarena, estado do Pará, nas seguintes coordenadas geográficas: *D. polyacanthos* (1° 29.780'S e 48°33.460'W; Figura 9), *E. oleracea* (1° 29.547'S e 48°33.600'W; Figura 9) e *S. exorrhiza* (1° 29.485'S e 48°33.676'W; Figura 9).

As amostras foram obtidas a 1,30 m acima do solo (DAP: diâmetro à altura do peito) e seguiu a classificação de Balslev et al. (2011) para a determinação dos tipos de estipes das espécies estudadas: escandente cespitoso (EC) em *Desmoncus polyacanthos*; alto cespitoso (AC) em *Euterpe oleracea* e alto solitário (AS) em *Socratea exorrhiza* (Figura 10A-C; Tabela 3). *Vouchers* das três espécies foram depositados no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro – HRJ (Tabela 3).

O clima da região é do tipo Af<sub>i</sub> segundo a classificação de Köppen (ALVARES et al., 2014). A média mensal de temperatura foi de 32,8 °C, precipitação pluviométrica de 7,2 mm e radiação global de 1.138,86 kJ/m<sup>2</sup> (INMET, 2018). O solo presente na ilha é do tipo Glei Pouco Húmido composto por alta quantidade de argila (VIEIRA et al., 1971).

Figura 9 – Localização dos pontos de amostragem dos espécimes de palmeiras estudados.



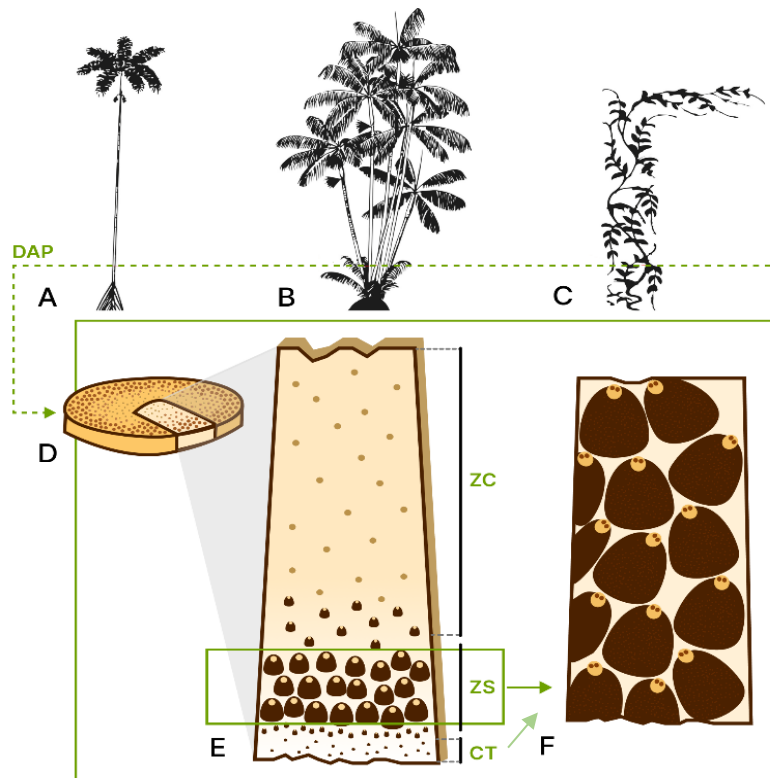
Legenda: Ilha das Onças, região insular do município de Belém, Pará, Brasil. (Foto: Google Earth).

Tabela 3 – Espécies analisadas, com seus tipos de hábitos e de usos, altura, diâmetro à altura do peito (DAP) e número de registro no Herbário da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (HRJ).

Espécie	Hábito	Usos	Altura (m)	DAP (cm)	Registro
<i>Desmoncus polyacanthos</i> Mart.	EC	Cestaria	11-21	3	HRJ 13443
<i>Euterpe oleracea</i> Mart.	AC	Construção	16-24	32-46	HRJ 13422
<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H.Wendl.	AS	Construção	10-23	35-56	HRJ 13421

Legenda: AC= alto cespitoso; AS= alto solitário; EC= escandente cespitoso.

Figura 10 – Tipos de estipe das palmeiras estudadas e indicação da altura da amostragem (Tracejado).



Legenda: (A) – estipe alto solitário; (B) – estipe alto cespitoso; (C) – estipe escandente cespitoso; (D) – indicação da seção transversal do estipe; (E-F) – identificação das regiões estruturais utilizáveis. (DAP) – Diâmetro à altura do peito. CT= Córtex, ZS= Zona subcortical, ZC= Zona central.

Fonte: AUTOR.

### Microscopia de luz (ML)

As amostras foram retiradas do córtex (região estrutural utilizável) de *Desmoncus polyacanthos* e da zona subcortical (região estrutural utilizável) de *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*, fixadas em FAA (JOHANSEN, 1940) por 24h, sob vácuo, e depois conservadas em álcool a 70%. Para o processamento histológico, as amostras foram submetidas ao amolecimento em solução de etilenodiamina 4% e mantidas em estufa a 60 °C por 4 dias. Após este período, as amostras foram lavadas três vezes a cada 2h com água destilada. Posteriormente, foram infiltradas em série crescente de solução de polietilenoglicol 1500 (PEG), por 10 dias sob vácuo. Os blocos de PEG foram seccionados transversal e longitudinalmente com 14-18 µm de espessura, em micrótomo de deslize (Leica SM 2010 R,

Alemanha), com auxílio de uma mistura de cola de PVC e acetato de butila, 1:1, além de fita adesiva (BARBOSA et al., 2010). As seções afixadas, foram coradas com azul de astra e safranina (BURGER; RICHTER, 1991). Lâminas permanentes foram confeccionadas, seguindo-se o protocolo de desidratação e pós-desidratação de Barbosa et al. (2010), com montagem de lâminas permanentes em resina sintética Entellan®. Ademais, amostras foram cortadas em pequenas tiras e imersas em solução de Franklin (KRAUS; ARDUIM, 1956), com alterações no modo de uso (FEDALTO, 1982). Posteriormente, esse material foi macerado, corado com safranina hidroalcoólica 50% (SASS, 1951) e montado em lâminas semipermanentes com glicerina 50% (STRASBURGER, 1924).

Testes histoquímicos foram realizados em amostras frescas e fixadas em FAA para a caracterização *in situ* das principais classes de compostos químicos dos idioblastos e da composição das paredes dos tecidos das regiões estruturais utilizáveis dos estipes das três espécies em estudo: reagente de Lugol (JOHANSEN, 1940) para amido; cloreto férrico 10% (JOHANSEN, 1940) para substâncias fenólicas; vanilina clorídrica (MACE; HOWELL, 1974) para tanino; teste de Wiesner (ADLER, 1948) para lignina; e teste de Mäule (MÄULE, 1901; LIN; SARKANEN, 1996) para as ligninas guaiacólica e siringólica.

As fotomicrografias foram obtidas em vários aumentos com auxílio do sistema de processamento de imagem digital constituído por Microscópio Olympus (Modelo BX41), câmera Tucsen® (Modelo ISH500) e *software Image Pro-Plus 4.0*.

#### *Microscopia eletrônica de varredura (MEV)*

Amostras seccionadas à mão livre e maceradas foram desidratadas ao ar livre, montadas em suportes metálicos e metalizadas em ouro com 20 nm de espessura por 120 segundos, em corrente de 25mA (SOUZA, 1998). A análise das amostras foi realizada em microscópio eletrônico de varredura Zeiss EVO (modelo MA10, Alemanha) para caracterizar a micromorfologia das células das regiões utilizáveis dos estipes das três espécies em estudo.

#### *Microscopia de luz polarizada (MLP)*

Seções histológicas de amostras *in natura* foram submetidas à luz polarizada, a fim de evidenciar constituintes de natureza birrefringente nas paredes do tecido esclerenquimático,

usando o Microscópio Olympus (Modelo BX41), equipado com polarizador para luz transmitida 45 mm (Olympus Modelo U-POT). Uma câmera com câmera Tucsen® (Modelo ISH500) acoplada ao mesmo microscópio foi utilizada para digitalização das imagens usando o *software Tcapture* (Versão 4.3.0.605, Tucsen Photonics©).

#### *Análise dos parâmetros anatômicos*

Os parâmetros anatômicos quali-quantitativos avaliados nas regiões estruturais utilizáveis dos estipes (Tabelas 4 a 6), foram baseados em descritores para a família Arecaceae conforme Weiner & Liese (1988), Tomlinson; Horn & Fisher (2011) e Thomas & De Francheschi (2013), e adaptados das listas de características microscópicas para identificação de madeiras de angiospermas segundo Wheeler; Gasson & Baas (1989) e Coradin & Muniz (1992), listados na Tabela 4 e 5. O número de mensurações adotadas para os parâmetros quantitativos seguiu as recomendações de Wheeler; Gasson & Baas (1989). Os números de barras das placas de perfuração escalariforme obedeceram aos intervalos observados nos elementos de vaso das espécies estudadas.

As descrições anatômicas estão de acordo com Weiner; Liese (1988); Tomlinson; Horn; Fisher (2011); Thomas; De Francheschi (2013) e Neumann et al. (2019).

#### *Análise estatística*

Para verificação da normalidade e da homocedasticidade das características anatômicas quantitativas (Tabela 5) foram utilizados os testes de Shapiro-Wilk e de Levene, respectivamente (ZAR, 2010). A partir de então, testes não paramétricos foram realizados para verificação da significância das diferenças entre os caracteres anatômicos das espécies estudadas através de comparações múltiplas com o Teste de *Kruskal-Wallis* com o valor de *p* ajustado por *Bonferroni* (KRUSKAL; WALLIS, 1952), seguido de teste pós-hoc de *Dunn*. Todas as análises foram realizadas com o programa estatístico R, version 4.2.1 (R DEVELOPEMENT CORE TEAM, 2022).

### 4.3 Resultados

Foram analisados os caracteres anatômicos dos estipes de três espécies com maior uso registrado na Amazônia brasileira e com distintos hábitos a seguir.

#### *Desmoncus polyacanthos* Mart.

O estipe de *Desmoncus polyacanthos* apresenta padrão de crescimento do tipo *Calamus* (Figura 11A; Tabela 4). O córtex é a região lenhificada do estipe (Figura 11A-B) e é composta por feixes fibrovasculares dispersos em zonas estreitas de células parenquimáticas lignificadas (Figura 11B, H). Em seção transversal, os feixes fibrovasculares são colaterais (Figura 11C), com dois tipos de calotas esclerenquimáticas: lunária e sargitata (Figura 11B), ambas constituídas por fibras e esclereides com tamanhos variados (Tabela 4). Na região mais periférica, essas calotas apresentam na parte externa uma faixa marrom-acastanhada, que contrasta com a coloração vermelha observada nas calotas dos demais feixes vasculares (Figura 11C). As fibras e esclereides que compõem as calotas dos feixes vasculares são septadas, com paredes pouco espessas (Figura 11D) e lignificadas, protoplasma denso indicando atividade metabólica, lúmen estreitos ou largos, com terminações afiladas ou bifurcadas. Nas esclereides localizadas na periferia da calota esclerenquimática ocorrem estegmatas com fitólitos esferoide equinato, dispostos em longas fileiras na face externa das paredes celulares, sobre as pontuações (Figura 11 E-F). Esses estegmatas se encontram recobertos por uma capa membranosa enrugada (Figura 11G). *In natura*, as calotas esclerenquimáticas, a olho nu, apresentam coloração preta quando maduras (Figura 11A) e birrefringência branca sob luz polarizada (Figura 14F). O xilema primário é constituído por elementos de vasos do metaxilema e protoxilema. O metaxilema se encontra representado geralmente por 1 vaso de grande calibre (Figura 14B-C), observado a olho nu, mas podem ocorrer feixes vasculares com até 6 vasos de tamanhos distintos (Tabela 4). Os elementos de vaso apresentam placas de perfuração com inclinação oblíqua e placas de perfuração que podem ser simples ou escalariformes, sendo estas últimas mais frequentes, apresentando de 2 a 19 barras (Figura 15G-I). Eventualmente, ocorrem placas de perfuração reticuladas ou mistas. Os elementos de vasos, geralmente, estão associados a cerca de 5 camadas de parênquima paravascular lignificado. Os elementos de protoxilema são raros, contudo, podem ocorrer até 6 vasos em alguns feixes vasculares, sempre com espessamento parietal secundário helicoidal. O floema primário é constituído por um único

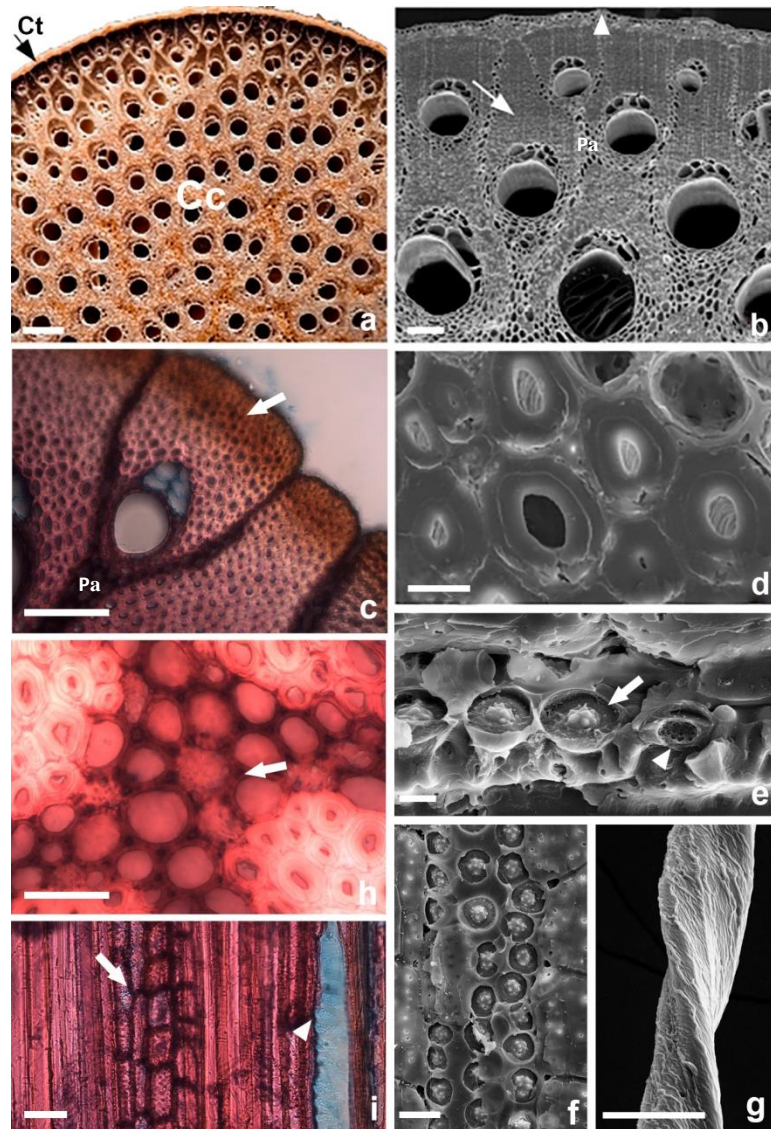
conjunto de células, com cerca de 4 a 12 elementos de tubo crivado (Figura 11C) e evidentes células companheiras. Os elementos de tubo crivado possuem placas crivadas com inclinação oblíqua e áreas crivadas laterais (Figura 11L, 15F). O parênquima fundamental, em seção transversal, é constituído por células com formato arredondado a oval, paredes espessas, lignificadas, com pontoações e espaços intercelulares (Figura 11H). Em seção longitudinal, as células parenquimáticas variam de retangulares a quadradas, com pontoações evidentes (Figura 11L). As células parenquimáticas, a olho nu, apresentam coloração bege em indivíduos adultos, não oferecendo resistência ao corte transversal.

*Euterpe oleracea* Mart.

O estipe de *Euterpe oleracea* apresenta padrão de crescimento do tipo *Mauritia* (Figura 12A; Tabela 4). A zona subcortical é a região lenhificada do estipe (Figura 12A-B), composta por feixes fibrovasculares colaterais dispersos em uma matriz de células parenquimáticas lignificadas. Em seção transversal, a calota esclerenquimática evidencia o formato lunária (Figura 12B), composta por fibras e esclereides, com tamanhos distintos (Tabela 4). As esclereides podem ser fibriformes ou fusiformes. Ambas são septadas, de paredes espessas, lameladas e lignificadas, protoplasma denso indicando atividade metabólica, lúmen geralmente largos, com terminações em diversos formatos: afiladas, arredondadas, aguda, cimitarra, bifurcadas, retas, rômica, mistas, dentre outros. As fibras estão organizadas adjacientemente ao floema (Figura 14A, C), enquanto as esclereides ocorrem na periferia da calota esclerenquimática. *In natura*, esses tipos celulares, a olho nu, apresentam coloração marrom ou preta quando maduros (Figura 12A-B), exibindo birrefringência policromática sob luz polarizada (Figura 14 A-C, E, G, J). Em seção transversal, observa-se a comunicação entre as células através de pontoações simples que interligam as células ao longo da calota esclerenquimática (Figura 12F). Nas esclereides da periferia da calota esclerenquimática ocorrem estegmatas com fitólitos do tipo esferoide equinato, dispostos em curtas e/ou longas fileiras longitudinais na face externa das paredes celulares, sobre as pontoações (Figuras 12H). Esses estegmatas se encontram recobertos por uma capa membranosa. O xilema primário é constituído por elementos de vaso do metaxilema e protoxilema (Figuras 12C). O metaxilema é representado predominantemente por 1 vaso, mas podem ocorrer ocasionalmente até 3 vasos, com distintos tamanhos (Tabela 4). As placas de perfuração dos elementos de vaso possuem inclinação oblíqua e placas de perfuração escalariformes de 5 a 40 barras (Figura 15C-F).



Figura 11 – Estrutura anatômica da região cortical do estipe de *Desmoncus polyacanthos*.



Legenda: (A, B, C, D) – seção transversal; (E, F, G, H) – longitudinal. (A) – padrão de crescimento dos feixes fibrovasculares do tipo *Calamus*. (B) – calota esclerenquimática dos feixes vasculares com formato lunária (ponta de seta) e vaginata (seta); (C) – feixe vascular, evidenciando uma faixa marrom-acastanhada nas calotas esclerenquimáticas periféricas (seta); (D) – lamelação (seta) da parede dos tipos celulares da calota esclerenquimática; (E-F) – Estegmatas com fitólitos esférico equinato (seta), note pontoação (cabeça de seta), dispostos em fileiras longas na superfície externa da parede das esclereides fibriformes (F); (G) – esclereide fibriforme recoberta por uma capa membranosa; (H) – células parenquimáticas com formato arredondado a oval, paredes espessas, lignificadas com espaços intercelulares (seta); (I) – metafloema evidenciando áreas crivadas na parede lateral (cabeça de seta) e células parenquimáticas retangulares a quadradas (seta). Ct= córtex, Cc= cilindro central, Pa= parênquima. Microscopia óptica (A, C, H, I), Microscopia eletrônica de varredura (B, D, E, F, G). Barras: 3 mm (A); 100  $\mu$ m (B, I); 30  $\mu$ m (C, H); 10  $\mu$ m (D, F-G); 2  $\mu$ m (E).

Fonte: AUTOR.

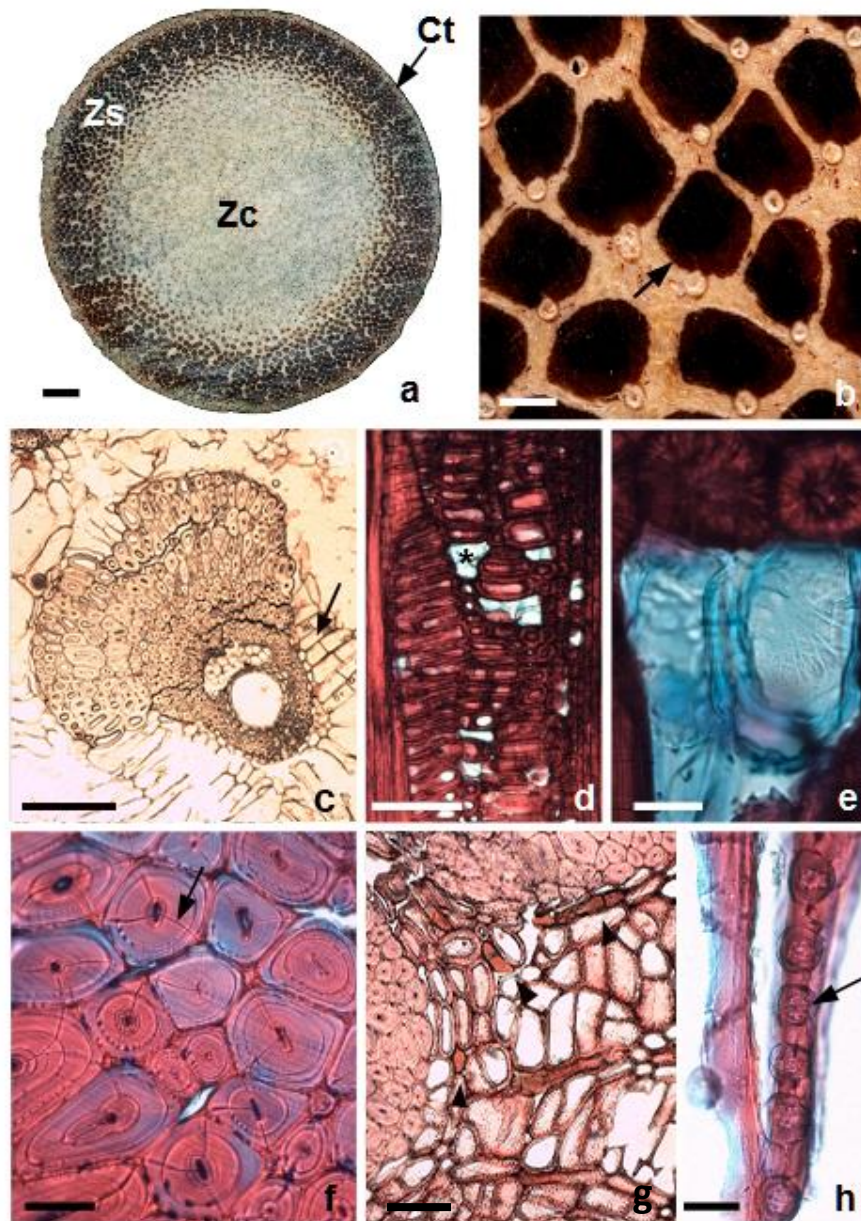


Eventualmente ocorrem placas de perfuração reticuladas. Os elementos de vaso estão circundados por 4 a 6 camadas de parênquima paravascular lignificado. Os elementos de protoxilema raramente são observados, entretanto, quando presentes, podem ocorrer até 5 elementos nos feixes vasculares, sempre com espessamento parietal secundário helicoidal denso e laxo (Figura 16A-B). O floema primário, em seção transversal, apresenta um conjunto único, de 9 a 13 elementos de tubo crivado, com placas crivadas de inclinação oblíqua. O parênquima fundamental, em seção transversal, é constituído por células lignificadas, esferoidais a alongadas (Figura 12C, G), com pontoações simples e conspícuas, paredes espessas e coloração bege e brilho moderado, a olho nu. Em seção longitudinal, as células de parênquima possuem forma esferoidal (Figura 12D), com rede de celulose evidente (Figura 12E), oferecendo moderada resistência ao corte transversal.

*Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl.

O estipe de *Socratea exorrhiza* apresenta padrão de crescimento do tipo *Mauritia* (Figura 13A, Tabela 4). A zona subcortical é a região lenhificada do estipe (Figura 13A-B) e é composta por feixes fibrovasculares dispersos em uma matriz de células parenquimáticas lignificadas. Em seção transversal, os feixes fibrovasculares são colaterais, com calota esclerenquimática no formato reniforme (Figura 13B-C), constituída por fibras e esclereides de medidas distintas (Tabela 4). As fibras são longas, septadas, possuem protoplasma denso indicando atividade metabólica, lúmen estreito e com terminações de formato variados: afiladas, arredondadas, retas, bifurcadas e mistas. As fibras são adjacentes ao floema, enquanto as esclereides distribuem-se na periferia da calota esclerenquimática. As esclereides podem ser fibriformes ou fusiformes. Em geral, as esclereides fibriformes são alongadas enquanto as fusiformes são mais curtas, ambas septadas, com protoplasma denso indicando atividade metabólica, com paredes polilameladas, lignificadas e lúmens largos. *In natura*, esses tipos celulares, a olho nu, apresentam coloração preta a azulado e brilho intenso quando maduras (Figura 13A-C), com birrefringência policromática sob luz polarizada (Figura 14D, H-I). Em seção transversal, observa-se a comunicação entre as células através de pontoações simples que interligam as células ao longo da calota esclerenquimática. Nas esclereides localizadas na periferia da calota esclerenquimática ocorrem estegmatas com fitólitos do tipo cônico, dispostos em curtas e/ou longas fileiras longitudinais na face externa das paredes celulares, sobre as pontoações (Figura 13E). Esses estegmatas se encontram recobertos por uma capa membranosa

Figura 12 – Estrutura anatômica da zona subcortical do estipe de *Euterpe oleracea*.



Legenda: (A, B, C, F, G) seção transversal; (D, E, H) longitudinal. (A) – padrão de crescimento dos feixes fibrovasculares do tipo *Mauritia*; (B-C) – calota esclerenquimática dos feixes fibrovasculares com formato lunária (seta), em (C) evidenciando as células do parênquima fundamental com formato esferoidal a alongada (seta); (D) – células heterodimensionais do parênquima lignificado, note rede de celulose (asterisco); (E) – detalhe da rede de celulose; (F) – células da calota esclerenquimática, evidenciando pontoações simples na parede (seta); (G) – células parenquimáticas lignificadas, exibindo conteúdo (cabeças de setas); (H) – estegmatas com fitólitos esferoide equinato dispostos em fileira associados à face externa da parede das esclereides fibriformes (seta). Ct= córtex, Zs=zona subcortical, Zc= zona central. Microscopia óptica (A-H). Barras: 2 cm (A); 0,5 mm (B); 300  $\mu$ m (C), 30  $\mu$ m (D, G); 10  $\mu$ m (E, F-H).

Fonte: AUTOR.

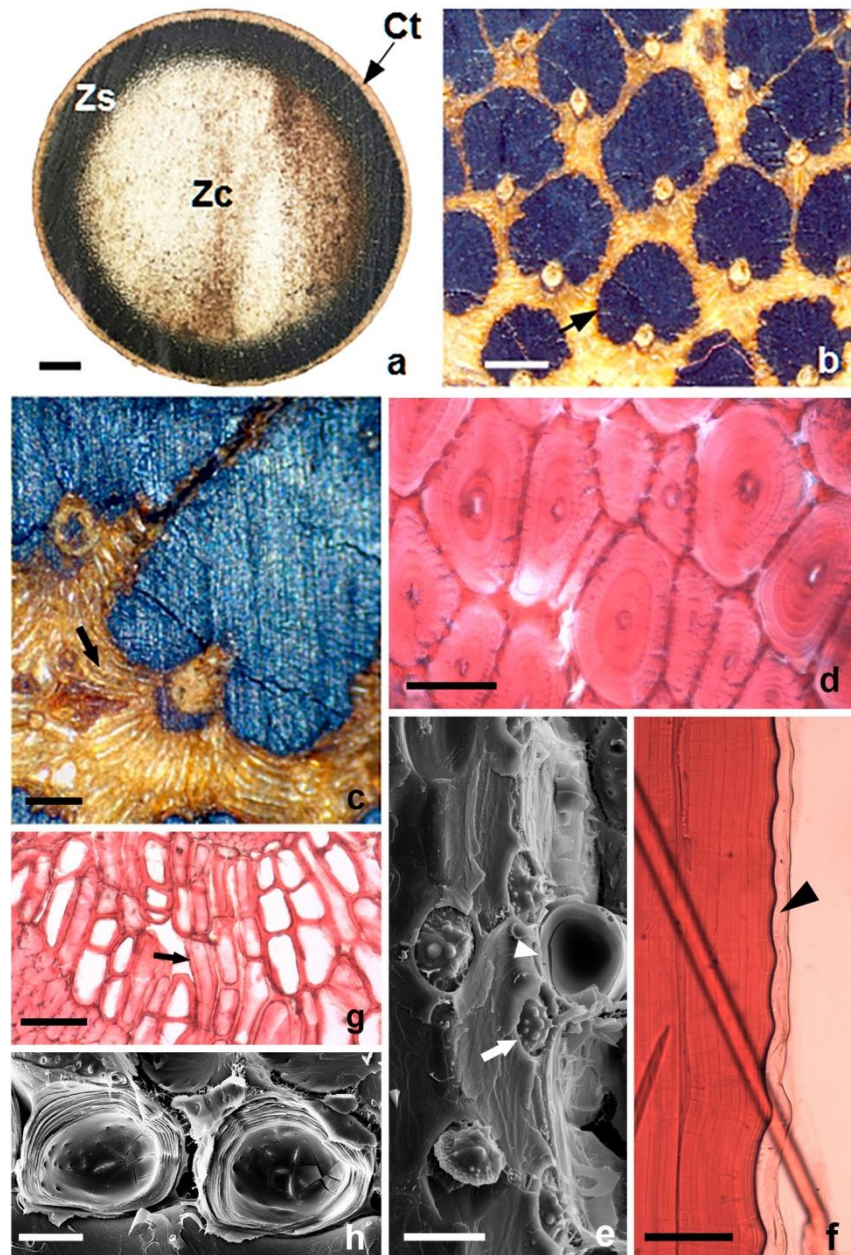
intumescida (Figura 13F). O xilema primário é constituído por elementos de vaso do metaxilema e protoxilema. O metaxilema possui geralmente apenas 1 vaso (Figura 13B-C), raramente circundados por 2 a 4 elementos de vasos menores, com medidas variáveis (Tabela 4). As placas de perfuração são do tipo escalariforme e apresentam 100 ou mais barras (Figura 15C). Os elementos de vaso estão circundados por 2 camadas de parênquima paravascular lignificadas. Os elementos de protoxilema raramente são observados, contudo, quando presentes, podem ocorrer em até 2 a 3 elementos nos feixes vasculares sempre com espessamento parietal secundário helicoidal. O floema primário, em seção transversal, apresenta uma única série, com 9 a 11 elementos de tubo crivado. O parênquima fundamental, em seção transversal, é formado por células lignificadas, esferoidais a alongadas (Figura 13C, G), com pontoações conspícuas, paredes espessas e coloração amarelo ouro e brilho acentuado a olho nu (Figura 13B-C, G). Em seção longitudinal, as células de parênquima possuem formato esferoidal com paredes polilameladas (Figura 13H) oferecendo alta resistência ao corte transversal (Figura 13A-C).

#### *Análise comparada da estrutura dos feixes fibrovasculares das espécies estudadas*

A estrutura dos feixes fibrovasculares variou entre as espécies estudadas em relação à/ao: altura e largura da calota esclerenquimática; diâmetro total, espessura da parede e número de lamelas da parede das fibras/esclereides e diâmetro dos vasos do metaxilema (Figura 16 A-B, D-E, G, I; Tabela 5). Os feixes fibrovasculares também apresentaram diferenças estruturais em relação ao tipo de hábito das espécies, variando quanto ao porte (arbóreo ou escandente) e à quantidade de estipes (solitário ou cespitoso). O comprimento das fibras/esclereides e a espessura da parede dos vasos do metaxilema apresentaram diferenças entre as espécies de porte arbóreo (*Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*) e escandente (*Desmoncus polyacanthos*) (Figura 16 C, J; Tabela 5). Em contrapartida, o diâmetro do lúmen das fibras/esclereides e o comprimento dos vasos do metaxilema apresentaram diferenças entre as espécies com estipe cespitoso (*D. polyacanthos* e *E. oleracea*) e solitário (*S. exorrhiza*) (Figura 16 F, H; Tabela 5).



Figura 13 – Estrutura anatômica da zona subcortical do estipe de *Socratea exorrhiza*.



Legenda: (A-D, G) – seções transversais; (E, F, H) – longitudinais. (A) – padrão de crescimento dos feixes fibrovasculares do tipo *Mauritia*; (B) – calota esclerenquimática dos feixes vasculares com formato reniforme (seta); (C) – células parenquimáticas esferoidais e alongadas, note células alongadas (seta); (D) células da calota esclerenquimática; (E) – estegmatas (cabeça de seta) com fitólitos cônico (seta), associados às paredes de uma esclereide fibriforme; (F) – esclereide fibriforme, evidenciando distensão da capa membranosa na superfície da parede (cabeça de seta); (G-H) – células lignificadas do parênquima fundamental (G), note parede polilamelada (H). Ct= córtex, Zs= zona subcortical, Zc= zona central. Microscopia óptica (A-D, F, G), Microscopia eletrônica de varredura (E, H). Barras: 2 cm (A); 0,5 mm (B); 300 µm (C, F); 30 µm (D); 100 µm (G); 10 µm (E, H).

Fonte: AUTOR.

Tabela 4 – Parâmetros quali-quantitativos das regiões utilizáveis dos estipes das três espécies de palmeiras mais citadas quanto ao uso na Amazônia brasileira.

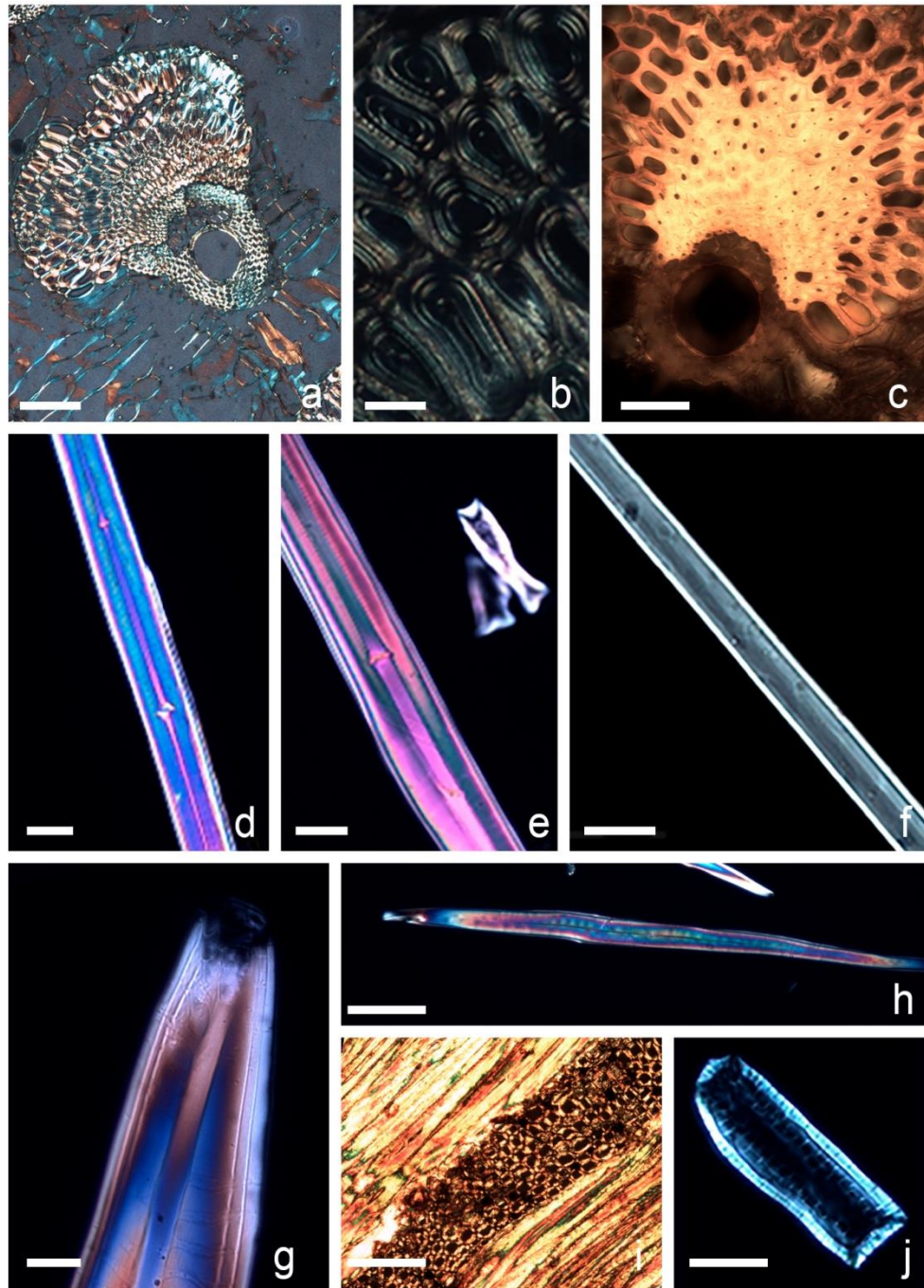
<b>Tipos celulares/Espécies</b>	<b><i>D. polyacanthos*</i></b>	<b><i>E. oleracea**</i></b>	<b><i>S. exorrhiza***</i></b>
<b>Forma de uso</b>	<b>Cestaria</b>	<b>Construção</b>	<b>Construção</b>
Padrão de crescimento do estipe	Tipo <i>Calamus</i>	Tipo <i>Mauritia</i>	Tipo <i>Mauritia</i>
Formato da calota fibrosa	lunária/sargitata	lunária	reniforme
Altura da calota fibrosa (µm)	1076,67 – (2446,60) – 4670,34 ± 720,80	8198,79 – (14783,09) – 23855,26 ± 2963	1181,43 – (12592,11) – 20291,75 ± 2670,01
Largura da calota fibrosa (µm)	1608,54 – (2594,60) – 3827,92 ± 454,32	2476,57 – (14424,44) – 22827 ± 2357,72	7522,32 – (12178,10) – 19459,36 ± 2129,67
Comprimento das fibras/esclereides (µm)	1490,61 – (3230,26) – 4851,43 ± 738,43	1070,86 – (2771,99) – 5051,87 ± 712,33	1415,41 – (2983,74) – 5348,77 ± 982,29
Diâmetro das fibras/esclereides (µm)	13,13 – (25,82) – 49,53 ± 6,09	32,72 – (103,08) – 196,93 ± 37,91	20,63 – (66,96) – 149,56 ± 26,28
Espessura da parede das fibras/esclereides (µm)	1,83 – (6,70) – 12,20 ± 2,75	16,24 – (45,23) – 95,29 ± 15,57	9,86 – (29,60) – 54,07 ± 10,12
Diâmetro do lúmen das fibras/esclereides (µm)	0,84 – (12,23) – 35,99 ± 7,44	1,30 – (15,67) – 95,71 ± 15,67	0,42 – (8,85) – 90,42 ± 14,34
Nº de lamelas das fibras/esclereides (µm)	1 – (1,77) – 4 ± 0,94	3 – (7,06) – 17 ± 3,74	5 – (10,98) – 23 ± 4,12
Distribuição das fibras/esclereides na calota esclerenquimática	indiferenciado	diferenciado	diferenciado
Comprimento dos elementos de vaso do metaxilema (µm)	2318,09 – (4156,83) – 7722,61 ± 1036,96	1840,99 – (4044,12) – 7241,65 ± 1277,34	1740,39 – (5125,19) – 15158,56 ± 2463,32
Diâmetro tangencial dos elementos de vaso do metaxilema (µm)	38,07 – (163,68) – 269,68 ± 65,66	75,89 – (143,48) – 232,70 ± 28,99	110,19 – (183,46) – 256,93 ± 35,02
Espessura da parede dos elementos de vaso do metaxilema (µm)	1,90 – (4,53) – 6,39 ± 1,03	4,29 – (7,14) – 11,05 ± 1,52	4,26 – (7,11) – 10,22 ± 1,17
Placa de perfuração simples	+	-	-

Tabela 4 – Continuação...

<b>Tipos celulares/Espécies</b>	<b><i>D. polyacanthos</i>*</b>	<b><i>E. oleracea</i>**</b>	<b><i>S. exorrhiza</i>***</b>
<b>Forma de uso</b>	<b>Cestaria</b>	<b>Construção</b>	<b>Construção</b>
Placa de perfuração escalariforme com 2-19 barras	+	+	-
Placa de perfuração escalariforme com 5-40 barras	+	+	-
Placa de perfuração escalariforme com $\geq$ 100 barras	-	-	+
N° de elementos de vaso do metaxilema por feixe vascular	1(6)	1(5)	1(2-4)
Presença de protoxilema no feixe vascular	+	+	+
Tipo de espessamento da parede secundária do protoxilema	helicoidal	helicoidal	helicoidal
Fibras/esclereides na calota vascular policromáticas sob luz polarizada	-	+	+
Capa de coloração marrom-acastanhada na calota esclerenquimática	+	-	-
Fibras/esclereides na calota esclerenquimática	+	+	+
Diversidade das extremidades das fibras/esclereides	-	+	+
Presença de septo nas fibras/esclereides na calota esclerenquimática	+	+	+
Cor das fibras/esclereides ( <i>in natura</i> )	preto	marrom/preto	preto/azulado
Presença de esclereides fusiformes na calota esclerenquimática	-	+	+
Formato das células do parênquima fundamental	oval	esferoidal/alongado	esferoidal/alongado
Cor do parênquima fundamental ( <i>in natura</i> )	bege	bege	amarelo ouro
Tipo de fitólito	esferoide equinato	esferoide equinato	cônico

Legenda: (+) presente; (-) ausente; (\*) escandente cespitoso; (\*\*) arbóreo cespitoso; (\*\*\*) arbóreo solitário. Dados quantitativos apresentados na ordem: valor mínimo (média) valor máximo  $\pm$  desvio padrão.

Figura 14 – Birrefringência das paredes celulares das regiões utilizáveis dos estipes.

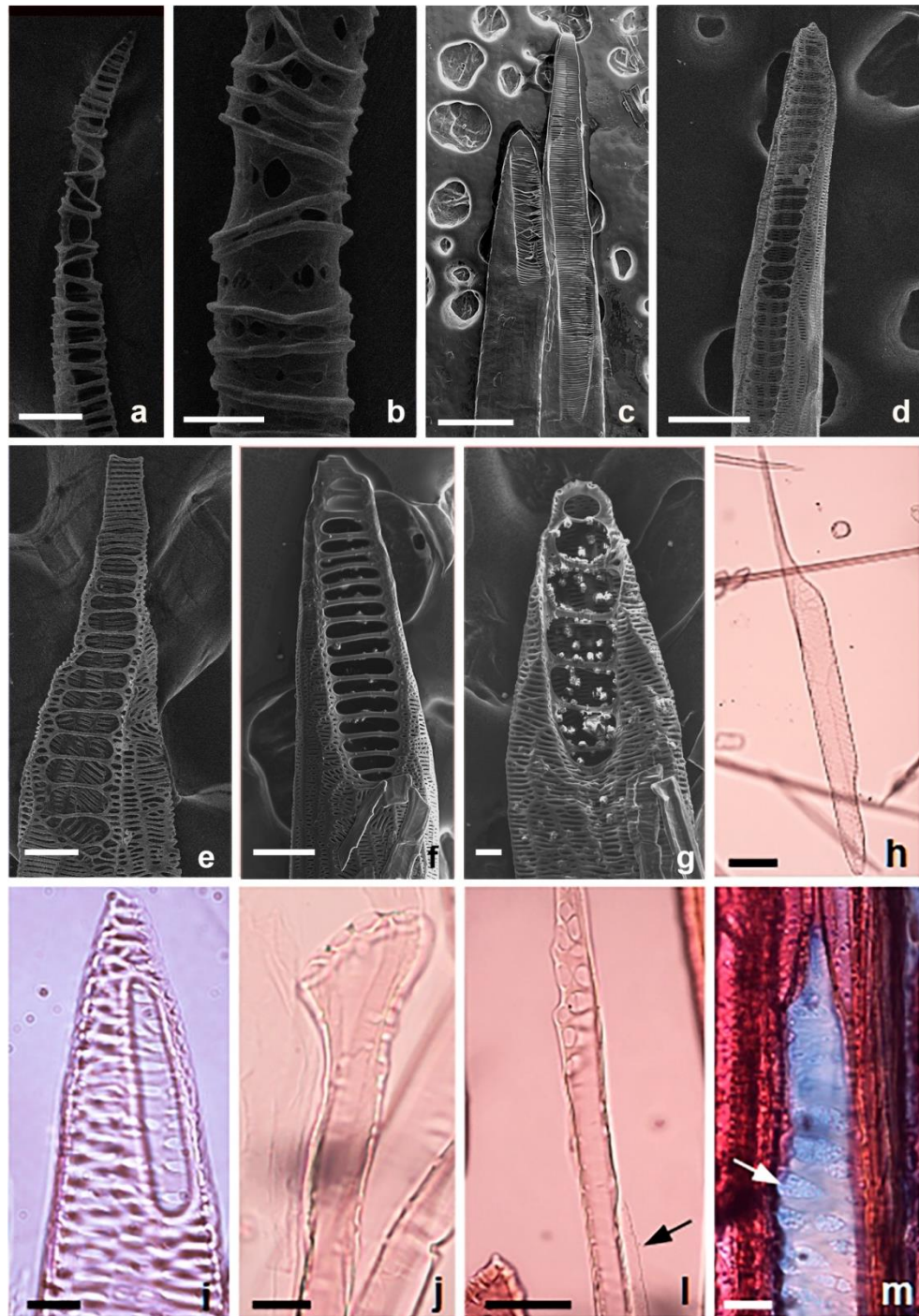


Legenda: Microscopia de luz polarizada de *Euterpe oleracea* Mart. (A-C, E, G, J); *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (D, H-I) e *Desmoncus polyacanthos* Mart. (F). (A-C) – seções transversais. (A) – feixe fibrovascular; (B) – lamelação das esclereides periféricas da calota esclerenquimática; (C) – feixe de fibras iniciais adjacentes ao floema; (D-F) – fibras; (G-I) – esclereides fibriformes (G, H) e fusiformes (I); (I-J) – células parenquimáticas lignificadas. Microscopia óptica (A-J). Barras: 300  $\mu\text{m}$  (A, H, I); 50  $\mu\text{m}$  (B, D-F, G); 20  $\mu\text{m}$  (C, J).

Fonte: AUTOR.



Figura 15 – Tipos de espessamento parietal e de placas de perfuração dos elementos de vaso dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.

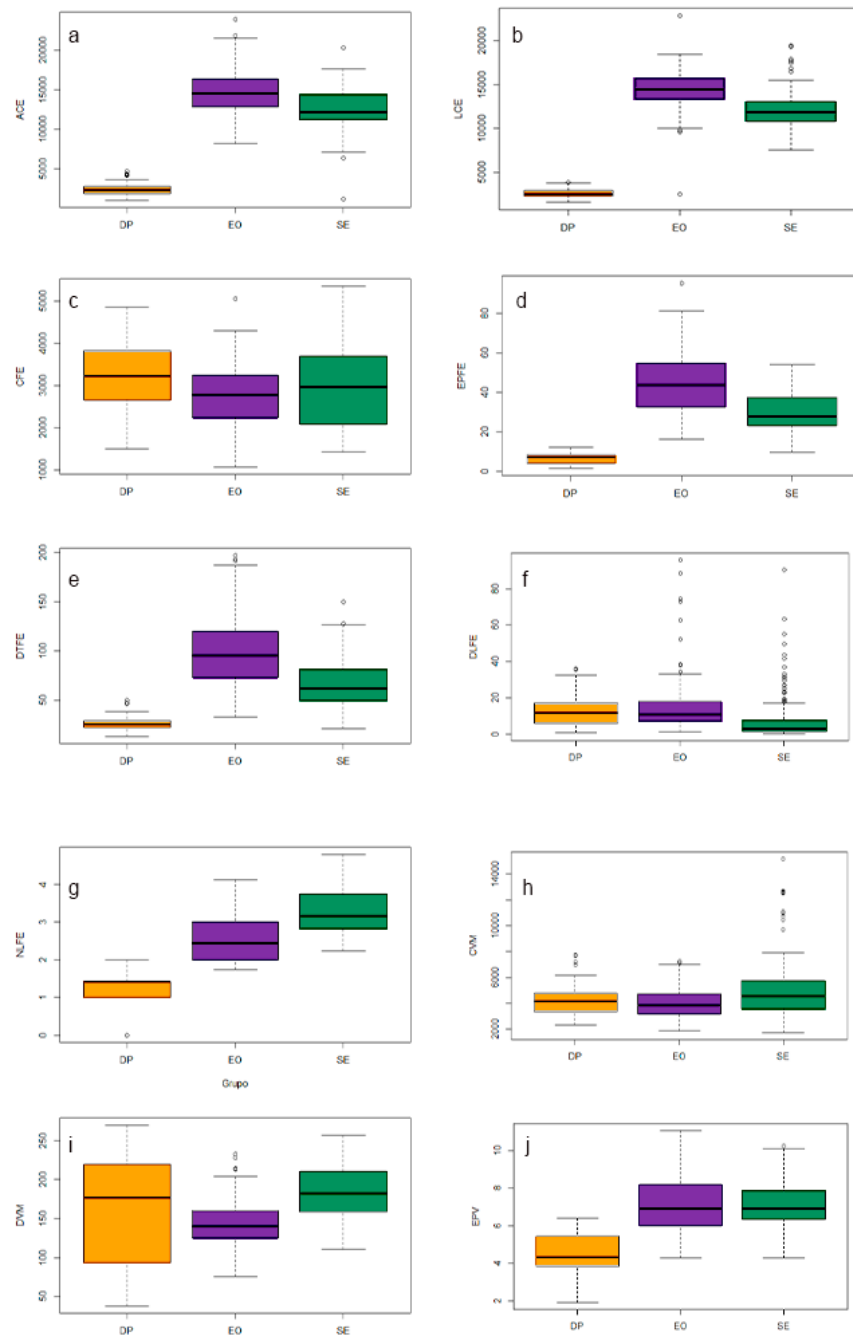


Legenda: Xilema primário de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (A, B, C); *Euterpe oleracea* Mart. (D, E-F) e *Desmoncus polyacanthos* Mart. (G-M). (A-B) – protoxilema com espessamento parietal secundário helicoidal denso (A) e laxo (B); (C-I) – metaxilema, com inclinação oblíqua, placas múltiplas do tipo escalariforme; (I) – metaxilema com placa simples. Floema primário. (J-M) – placa crivada com inclinação oblíqua (J), note célula companheira (seta) (L) e áreas crivadas na lateral do elemento de tubo crivado (M), em seção longitudinal (seta). Microscopia eletrônica de varredura (A-G), Microscopia óptica (H-M). Barras: 50  $\mu\text{m}$  (A, B); 100  $\mu\text{m}$  (F, H); 200  $\mu\text{m}$  (C, D); 20  $\mu\text{m}$  (G, I, J, L, M).

Fonte: AUTOR.



Figura 16 – *Boxplots* dos parâmetros anatômicos dos feixes fibrovasculares comparados entre as espécies estudadas.



Legenda: (A) altura da calota esclerenquimática – ACE; (B) largura da calota esclerenquimática – LCE; (C) comprimento das fibras/esclereides – CFE; (D) diâmetro total das fibras/esclereides – DTFE; (E) diâmetro do lúmen das fibras/esclereides – DLFE; (F) espessura da parede das fibras/esclereides – EPFE; (G) número de lamelas da parede das fibras/esclereides – NLPFE; (H) comprimento dos vasos do metaxilema – CVM; (I) diâmetro dos vasos do metaxilema – DVM; (J) espessura das paredes dos vasos do metaxilema – EPM. DP= *Desmoncus polyacanthos* Mart.; EO= *Euterpe oleracea* Mart.; SE= *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. laranja= escandente cespitoso; roxo= arbóreo cespitoso; verde= arbóreo solitário.

Fonte: AUTOR.

Tabela 5 – Resultado do teste não-paramétrico de *Kruskal-Wallis*, incluindo diferenças significativas entre pares com *p* ajustado por *Bonferroni*.

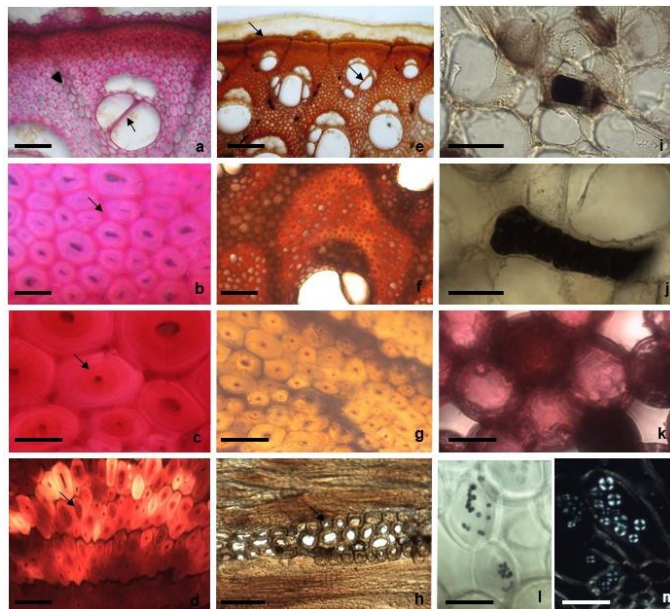
Parâmetros	Comparação entre hábitos	valor de <i>p</i>
Altura da calota esclerenquimática	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.001$
Largura da calota esclerenquimática	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Comprimento das fibras/esclereides	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p < 0.05$
	EO x SE	ns
Diâmetro total das fibras/esclereides	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Diâmetro do lúmen das fibras/esclereides	DP x EO	ns
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Espessura da parede das fibras/esclereides	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Número de lamelas da parede das fibras/esclereides	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Comprimento do elemento dos vasos do metaxilema	DP x EO	ns
	DP x SE	$p < 0.05$
	EO x SE	$p \leq 0.001$
Diâmetro dos vasos do metaxilema	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p < 0.05$
	EO x SE	$p \leq 0.0001$
Espessura da parede dos vasos do metaxilema	DP x EO	$p \leq 0.0001$
	DP x SE	$p \leq 0.0001$
	EO x SE	ns

Legenda: ns= não significativo; DP= *Desmoncus polyacanthos* Mart.; EO= *Eutepa oleracea* Mart.; SE= *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.

### Testes histoquímicos

Nas três espécies estudadas, os testes gerais indicaram a presença de substâncias fenólicas e nos testes específicos, a ocorrência de tanino e lignina (guaiacífica e siringífica), bem como grãos de amido (Figura 17; Tabela 6). As paredes das células parenquimáticas dos elementos de vasos e das células que compõem a calota esclerenquimática revelaram presença de diferentes ligninas nas espécies estudadas (Figura 17A-H), sendo siringífica em *Desmoncus polyacanthos* (Figura 17E-F) e guaiacífica em *Euterpe oleracea* (Figura 17G) e *Socratea exorrhiza* (Figura 17H). No parênquima fundamental foram observados idioblastos com acúmulo de substâncias fenólicas (Figura 17I-J), especialmente tanino (Figura 17K). Grãos de amido foram evidenciados no tecido parenquimático de *D. polyacanthos* (Figura 17L) e próximos aos feixes vasculares de *E. oleracea* e *S. exorrhiza* (Figura 17M).

Figura 17 – Reações positivas dos testes histoquímicos realizados na caracterização dos tecidos das regiões utilizáveis dos estipes das espécies estudadas.



Legenda: (A-B, E-F, K-L) – *Desmoncus polyacanthos* Mart.; (D, H, J) – *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl.; (B, C, G, I, M) – *Euterpe oleracea* Mart. (A-D) – teste de Wiesner, evidenciando maior intensidade na lamela média (A-B), note paredes das células parenquimáticas e dos elementos de vasos (setas) (A), e na camada mais interna das paredes das fibras/esclereides - seta - (C, D); (E-H) – teste de Mäule evidenciando lignina siringífica (E, F) e guaiacífica (G, H) nas paredes das fibras/esclereides das calotas esclerenquimáticas dos elementos de vasos e das células parenquimáticas (setas); (I, J) – idioblastos com compostos fenólicos de aspecto denso (I) e granuloso (J); (K) tanino; (L-M) grãos de amido no parênquima fundamental (L) e o redor do feixe vascular, note birrefringência dos grãos de amido sob luz polarizada (M). Microscopia óptica (A-M). Barras: 20 µm (A-C, G); 50 µm (D, F, H, K-L); 100 µm (E, J); 250 µm (I). Fonte: AUTOR.

Tabela 6 – Resultados dos testes histoquímicos realizados na caracterização dos tecidos das regiões utilizáveis dos estipes das espécies estudadas.

Espécie			<i>D. polyacanthos</i> *				<i>E. oleracea</i> **				<i>S. exorrhiza</i> ***			
Usos			Cestarias				Construção				Construção			
Testes/ Tecidos	Substâncias evidenciadas	Cor (Reação positiva)	I	Pe	Pp	Pv	I	Pe	Pp	Pv	I	Pe	Pp	Pv
Cloreto férico	fenólicos totais	preto	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
Vanilina clorídrica	tanino	vermelho	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
Lugol	amido	azul marinho a preto	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
Wiesner	lignina	vermelho cereja	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mäule	tipo de lignina	vermelho= sirigílica; marrom= guaiacílica	Sr	Sr	Sr	Sr	Gc	Gc	Gc	Gc	Gc	Gc	Gc	Gc

Legenda: (+) positivo; (-) negativo; I= idioblasto; Gc= guaiacila; Pe= parede das células da calota esclerenquimática (fibras e esclereides da calota do feixe vascular); Pp= Parede das células parenquimáticas; Pv= parede do elemento de vaso do metaxilema; Sg= siringila. \*escandente cespitoso; \*\*alto cespitoso; \*\*\*alto solitário.

#### 4.4 Discussão

As regiões estruturais utilizáveis dos estipes das três espécies estudadas (*Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*), apresentam características anatômicas e histoquímicas distintivas que estão estreitamente relacionadas com seus hábitos e suas formas de uso.

O padrão de crescimento observado nos estipes é do tipo *Mauritia* nas palmeiras arbóreas (*E. oleracea* e *S. exorrhiza*) e do tipo *Calamus* na palmeira escandente (*D. polyacanthos*), corroborando as descrições realizadas para a maioria das palmeiras com estipes eretos da subfamília Arecoideae, algumas Calamoideae e Ceroxyloideae (TOMLINSON, 1990; THOMAS; DE FRANCESHINI, 2013) e das espécies de palmeiras com hábito escandente da

subfamília Calamoideae (WEINER; LEISE, 1988; TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011; von MOHL (1823-1850) *apud* THOMAS; DE FRANCESHINI (2013).

A estrutura dos feixes fibrovasculares, em geral, é semelhante entre as espécies estudadas. Entretanto, observamos caracteres anatômicos distintivos relacionados à forma da calota esclerenquimática e aos tipos de células. As calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares foram classificadas como dos tipos lunária e sargitata em *Desmoncus polyacanthos*, lunária em *Euterpe oleracea* e reniforme em *Socratea exorrhiza*.

Eames & McDaniels (1925) ao analisarem a diversidade de formas entre as calotas esclerenquimáticas, quando associadas aos tecidos vasculares, a consideraram um importante auxílio na identificação de palmeiras. No entanto, Cheadle & Uhl (1948) questionaram a participação dessas calotas como parte componente do feixe vascular, mencionando que os elementos vasculares podem variar sensivelmente nos órgãos vegetais das Liliopsidas, quanto à forma e o tipo de feixe, e, portanto, a participação do tecido esclerenquimático não poderia ser considerada como um caráter de identificação. Contudo, Weiner & Liese (1993), separaram 13 gêneros da subfamília Calamoideae (Arecaceae) com base na disposição das calotas esclerenquimáticas.

Esse mesmo atributo foi considerado de valor diagnóstico por Simão & Scatena (2001) para distinguir as espécies de *Heliconia* L. (Heliconiaceae) ocorrentes no estado de São Paulo em dois subgêneros (*Heliconia* e *Stenochlamys*). Da mesma forma, Thomas & de Franceschini (2013) ratificaram a importância das calotas esclerenquimáticas como sendo um dos caracteres anatômicos que não variam entre os diferentes espécimes de uma espécie ou entre espécies diferentes de um único gênero.

Nossas observações também validam a importância das características das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares das regiões estruturais utilizáveis dos estipes na identificação taxonômica das três espécies de palmeiras estudadas.

As fibras das calotas esclerenquimáticas são citadas geralmente na literatura sobre palmeiras como células alongadas de paredes lisas, lignificadas que ocorrem especificamente ao redor dos elementos vasculares. Nesse estudo, além das fibras também foi observado a presença de esclereides compondo as calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares do córtex (*D. polyacanthos*) e da zona subcortical (*E. oleracea* e *S. exorrhiza*) dos estipes das espécies estudadas. Essas esclereides apresentam-se sob as formas fibriforme e fusiforme, com grande variação morfológica, especialmente nas suas terminações.

Algumas terminações das fibras e esclereides observadas neste estudo, também foram mencionadas para as fibras dos feixes vasculares das folhas de *Astrocaryum murumuru* var.

*murumuru* Mart. (Arecaceae), as quais apresentaram terminações afiladas, bifurcadas iguais ou desiguais e flecha (ROCHA; POTIGUARA, 2007). Sobre isso, Tomlinson; Horn & Fisher (2011) mencionaram que as palmeiras arbóreas, de grande porte, possuem uma grande diversidade de estratégias estruturais que melhoram suas propriedades físico-mecânicas para maximizar o sucesso dos estipes com crescimento ereto.

Chernova et al. (2018) ao estudarem o crescimento intrusivo das fibras primárias do floema do caule do cânhamo (*Cannabis sativa* L., Cannabaceae) observaram que esse processo é iniciado a partir de células meristemáticas, que no começo apresentam terminações com formato de “joelho”, isto é, fibras com terminações planas que depois são transformadas em terminações afiladas para que possam penetrar e estabelecer contato com as células circundantes. Ademais, esses autores disseram que o crescimento intrusivo determina o tamanho final de cada fibra individual, leva à formação dos feixes de fibras e de sua estrutura, promove o contato entre as fibras para que o feixe não se rompa no caule, e aumenta a superfície para posterior deposição e espessamento da parede celular.

Dessa forma, a diversidade morfológica das terminações das esclereides encontrada especialmente nas espécies de hábito arbóreo de *E. oleracea* e *S. exorrhiza*, corrobora a atuação do crescimento primário intrusivo dessas células, sendo este processo possivelmente responsável pelas características estruturais observadas nas calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares dos estipes das espécies estudadas, além de um possível reforço mecânico por oferecer maior coesão e/ou resistência devido ao encaixe das terminações por entre as células.

A distribuição diferencial das fibras e esclereides nas calotas esclerenquimáticas também deve ser considerada na análise dos feixes fibrovasculares das espécies arbóreas em estudo. Essa diferenciação topográfica não ocorre nas calotas esclerenquimáticas da espécie de hábito escandente, *D. polyacanthos*. Cabe destacar que a despeito da localização das células esclerenquimáticas, tanto fibras quanto esclereides apresentam paredes espessas e lignificadas, com lúmens aparentes e protoplasma denso indicando atividade metabólica, contudo, as esclereides apresentam as paredes fortemente lameladas.

De acordo com Liese & Weiner (1996), a lamelação das paredes das fibras de bambus e palmeiras, respectivamente, são resultantes de variações no depósito da lignina em cada camada da parede celular, haja vista que as fibras permanecem vivas por um longo período, e continuam desenvolvendo novas lamelas com o desenvolvimento.

Desse modo, infere-se que a flexibilidade e a resistência mencionada pelas comunidades e povos da Amazônia na literatura (ANDERSON, 1977; KIKUCHI; CALLADO, 2021) para as espécies arbóreas investigadas no presente estudo, seja em parte atribuída a diferenciação da

estrutura anatômica observada nas calotas esclerenquimática dos feixes vasculares, constituídas por fibras e esclereides.

Esta diferenciação progressiva de células promove a rigidez necessária para o crescimento dos estipes eretos, especialmente de palmeiras com hábito arbóreo, onde as fibras próximas ao floema – as fibras iniciais – tornam-se lignificadas antes das fibras periféricas da calota esclerenquimáticas – as fibras marginais – (THOMAS; DE FRANCESHINI, 2013), com a deposição contínua de lignina em lamelas, aumentando assim a resistência mecânica dos tecidos primários nas palmeiras arborescentes (RICH, 1987). Sendo este possivelmente o fator responsável pela capacidade das palmeiras suportarem melhor as tempestades de ventos (TOMLINSON, 2006).

Em contraste, a zona cortical (região estrutural utilizável) da espécie escandente investigada nesse estudo, apresentou organização da calota esclerenquimática indiferenciada, com células menos lameladas, além de elementos de vasos largos que promovem maior porosidade, leveza e flexibilidade ao caule (PARTHASARATHY; KLOTZ, 1976; TOMLINSON; HORN; FISHER, 2001). Vale destacar que *D. polyacanthos* apresenta outras estruturas adaptativas que auxiliam também a escalada, chamadas de “cirrus” (em forma de gancho), oriundas de modificações da raque (HENDERSON, 2011).

Tomlinson (1990) mencionou que o conhecimento morfológico dos estipes das palmeiras escandentes tem ganhado relevância econômica, tendo em vista que os rattans (espécies de palmeiras trepadeiras) estão sendo cada vez mais levados para o cultivo devido ao empobrecimento e destruição das florestas Asiáticas.

O padrão de birrefringência das fibras/esclereides que constituem as calotas esclerenquimáticas apresenta diferença na cor de interferência entre as espécies de hábito arbóreo (cespitoso e solitário) e escandente. Essas diferenças indicam propriedades e formação de uma rede cristalina particular em nível molecular (NARDY, 2007; FRANDBSEN, 2016; PATERSON et al., 2017). Guimarães (2014) ao comparar as características morfológicas das fibras sob luz polarizada observou o mesmo padrão morfológico e policromático entre as fibras do linho (*Linum usitatissimum* L., Linaceae) com as fibras das seis espécies de Malvaceae com empregabilidade têxtil estudadas (*Sida rhombifolia* L.; *Sida carpinifolia* L.f.; *Sida cordifolia* L.; *Sidastrum paniculatum* (L.) Fryxell; *Malvastrum coromandelianum* (L.) Gruck; *Wissadula subpeltada* (Kuntze) R.E.Fries), sugeriu que as mesmas possam ser destinadas ao mesmos usos das fibras do linho. Neste estudo, somente é possível inferir que as fibras das espécies arbóreas (*E. oleracea* e *S. exorrhiza*) apresentam diferenças de cristalinidade em relação as fibras/esclereides de *D. polyacanthos*, em função das características morfológicas já

mencionadas para as mesmas, que coadunam com as formas de uso dos respectivos tipos de hábitos das espécies.

O parênquima fundamental das regiões estruturais utilizáveis das espécies arbóreas e da espécie escandente apresentou características distintas (Tabela 4). Thomas & De Franceshini (2013) relacionaram essas características ao padrão de crescimento dos estipes, isto é, todos os espécimes de Arecoideae que possuem o desenvolvimento tipo B (tipo *Mauritia*) apresentam crescimento primário com diferenciação centrífuga da parte fibrosa dos feixes vasculares, com exceção de alguns representantes da tribo Cocoseae, como *Desmoncus*, *Cocos* e *Elaeis*, onde essas características estão ausentes (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011). Desse modo, todos os espécimes de Arecoideae que possuem a organização do tipo *Mauritia*, apresentam desenvolvimento sincrônico, onde as células e tecidos que compõem o estipe amadurecem ao mesmo tempo, com exceção dos elementos traqueais e das fibras que compõem o feixe vascular (RICH, 1987; WATERHOUSE; QUINN, 1978).

No presente estudo, sugere-se que essas características estruturais possam ter estreita relação com as formas de uso, por exemplo, para construções de casas, currais, depósitos, cercas e armadilhas, da zona subcortical dos estipes arbóreos, tanto cespitosos quanto solitários de *E. oleracea* e *S. exorrhiza*, respectivamente, já que ambos apresentam organização do tipo *Mauritia*.

Segundo Tomlinson (1961), algumas espécies de palmeiras arborescentes possuem troncos com tecidos mais homogêneos que não racham e, que devido a sua tenacidade e flexibilidade tornam algumas espécies valiosas como materiais de construção. Esse autor reporta ainda que as estacas e pranchas provenientes dos caules de espécies de palmeiras com tecidos heterogêneos, ou seja, que possuem feixes fibrovasculares duros espalhados em um tecido macio são menos desejáveis para esse tipo de uso. De acordo com Parthasarathy & Klotz (1976), a “madeira” dos estipes de palmeiras depende em grande parte da distribuição dos feixes fibrovasculares, quantidade de esclerênquima e do tecido fundamental lignificado, com pouco ou nenhum espaço intercelular, a fim de promover a homogeneidade e secagem uniforme da “madeira”, em detrimento aos estipes que apresentam células de paredes finas e grandes espaços intercelulares.

Já a espécie escandente, *Desmoncus polyacanthos*, analisada neste estudo, apresentou a organização estrutural do estipe semelhante ao descrito para as 27 espécies de palmeiras com hábito escandente da subfamília Calamoideae, ocorrentes na Malásia peninsular e Indonésia, as quais são regularmente utilizadas no Sudeste Asiático para o comércio de rattan (WEINER; LEISE, 1988). Essa semelhança é mais estreita com as espécies do gênero *Korthalsia* Blume,



que apresentaram os feixes fibrovasculares mais externos da região cortical formados por esclereides, que constituem uma "capa amarela" apenas nas células periféricas das calotas dos feixes vasculares do córtex. Esta característica é análoga ao observado em *D. polyacanthos*, neste estudo.

Dentre os atributos anatômicos quantitativos analisados para as três espécies em estudo, o número maior de diferenças entre os hábitos foi observado para a altura e largura da calota esclerenquimática; diâmetro total, espessura da parede e número de lamelas da parede das fibras/esclereides e diâmetro dos vasos do metaxilema (Tabela 5). Somado a isso, o número de barras das placas de perfuração apresentou-se distinto nas três espécies estudadas. Em geral, a espécie escandente (*D. polyacanthos*) apresentou na arquitetura hidráulica estratégias distintas em relação às espécies arbóreas (*E. oleracea* e *S. exorrhiza*), na eficiência do transporte de água.

Pace et al. (2011) consideraram o dimorfismo encontrado nos elementos dos vasos dos estipes das três espécies de *Syagrus* (*S. romanzoffiana*, *S. flexuosa* e *S. petraea*) analisadas, teriam evoluído não só devido a pressões filogenéticas e ecológicas, mas também devido a especificidades inerentes aos diferentes hábitos de crescimento e suas funções nas plantas. Nesse sentido, Fisher et al. (2002) analisando 11 espécies pertencentes a quatro gêneros de rattans (*Calamus*, *Daemonorops*, *Korthalsia*, *Plectocomia*) oriundas do seu habitat natural constataram que vasos largos e longos diminuem a resistência e aumentam a eficiência do transporte de água, além disso, os vasos metaxilemáticos largos podem ter uma função importante no armazenamento de água.

Com respeito ao tipo de placa de perfuração e ao número de barras de placas do tipo escalariforme, Tomlinson; Horn & Fisher (2011) citaram que anteriormente pensava-se que os elementos de vaso com placa de perfuração simples (considerada derivada), presentes nas raízes de muitas palmeiras, eram mais eficientes na condução de água do que as placas de perfuração compostas do tipo escalariforme (considerada mais primitiva), porque esta implicava em maior resistência ao fluxo de água, no entanto, hoje se entende que, a segurança, ou seja, a capacidade dos elementos do xilema resistirem a cavitação provocada pela pressão negativa da água, é de igual importância para eficiência geral dos elementos traqueais. Devendo-se existir um ajuste entre segurança e eficiência condutiva (PETIT, 2014). Baseado nesses fatos, sugere-se que as diferenças anatômicas encontradas entre as espécies investigadas sejam inerentes aos tipos de hábitos de crescimento e as funções que esses desempenham no habitat.

Nas três espécies investigadas foram observadas células de paredes lignificadas com abundantes grãos de amido entremeadas por idioblastos com substâncias fenólicas, especificamente taninos (Tabela 6). Tomlinson & Huggett (2012) mencionaram que as células

do parênquima fundamental mostram uma diversidade de características metabólicas que são mantidas por muito tempo. Essas características segundo os autores, incluem divisão celular, aumento celular, deposição da parede celular e lignificação, juntamente com o sequestro do amido de armazenamento. O armazenado do amido em palmeiras ocorre antes do início da fase reprodutiva, podendo ser mobilizado em um processo indefinidamente contínuo (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011).

Com relação à presença de tanino, Tomlinson; Horn & Fisher (2011) referiram que, em caules onde ocorre crescimento primário sustentado, as células que contém tanino são formadas precocemente, mantendo o seu tamanho original, indicando provavelmente não sofrerem alterações metabólicas ou de tamanho com a idade. Ademais, a função desempenhada por estes idioblastos taníferos está relacionada à proteção (TOMLINSON, 1990).

A deposição de lignina foi evidenciada nas paredes das células dos tecidos parenquimático, xilemático e esclerenquimático da zona cortical e subcortical dos estípes, respectivamente, como sendo do tipo siringílica em *Desmoncus polyacanthos* e guaiacílica em *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*. Abreu; Nascimento & Maria (1999) mencionaram que a rede de ligações intracarbono-carbono e carbono-oxigênio (ligação éter) pode conferir mais ou menos flexibilidade ao sistema da parede celular. Nesse sentido, Oliveira et al. (2013) inferiram que o maior teor de lignina siringílica nas calotas fibrosas dos feixes vasculares do caule de *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae) coaduna com a hipótese de que, ligninas siringílicas correspondem a sistemas moleculares mais flexíveis.

A presença dessa lignina na calota esclerenquimática dos feixes vasculares da região cortical do estípe escandente de *D. polyacanthos*, reitera essa propriedade, visto que a espécie é usada para a confecção de cestarias e objetos trançados, cujo material fibroso é submetido a grandes torções, possivelmente devido à flexibilidade intrínseca (ROCHA; SILVA, 2005; OLIVEIRA; POTIGUARA; LOBATO, 2006; FLORES; LIMA, 2013; KIKUCHI; CALLADO, 2021). Diferente disso, foi detectado nos tipos celulares das calotas esclerenquimática dos feixes vasculares da zona subcortical dos estípes de *E. oleracea* e *S. exorrhiza*, a presença de lignina guaiacílica. Ambas as espécies de palmeiras arbóreas são amplamente utilizadas em construção de assoalhos, paredes, molduras de janelas e confecção de postes, armadilhas para captura de peixes (curral), confecção de artefatos como: arcos, lanças, pontas de flechas, zarabatanas, brocas, bengalas bastões e cabos de paneiros (AMMANN, 2014; FARIAS et al., 2016; SMITH; PLAGNOL, 2016; KIKUCHI; CALLADO, 2021).

As células com lignina guaiacílica apresentam uma maior resistência às forças de sustentação e baixa flexibilidade (ABREU et al., 2003), sendo característico de madeiras macias

(SALIBA et al., 2001). Para Saliba et al. (2001), a determinação dos monolignóis presentes na estrutura da macromolécula é fundamental para inferir na qualidade e uso das fibras e de seus derivados em diferentes aplicações tecnológicas, além de definir as propriedades físicas e mecânicas de plantas lenhificadas (ABREU; NASCIMENTO & MARIA, 1999; De PAULA, 2003; MORAIS et al., 2005).

#### 4.5 Conclusão

A análise comparada das regiões estruturais utilizáveis dos estipes de *Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*, revelou características anatômicas e histoquímicas que contibuíram para a identificação dos táxons. E foram determinantes para a diferenciação dos tipos de hábito de crescimento e, conseqüentemente permitem uma melhor compreensão sobre os tipos de usos aos quais estão associados. Além disso, fornecem uma base de dados relevante para a promoção de investigações futuras com outras espécies de palmeiras nativas, bem como sobre a aplicação das fibras/esclereides das mesmas.

## 5. FITÓLITOS EM PALMEIRAS E SUA INTRÍNSECA RELAÇÃO COM AS PONTOAÇÕES INTERCELULARES

À ser enviado ao periódico *Protoplasma - An International Journal of Animal, Fungal and Plant Cell Biology*

Fitólitos são partículas de sílica amorfa hidratada, associadas às paredes do tecido esclerenquimático que possuem importância taxonômica, evolutiva, paleoambiental e econômica. No entanto, a estrutura e o mecanismo de silicificação dos morfotipos observados em *Arecaceae* ainda não são completamente compreendidos. O objetivo deste estudo foi caracterizar a estrutura, os sítios de localização e o mecanismo de deposição dos fitólitos no tecido fibrovascular dos estipes de três palmeiras amazônicas: *Desmoncus polyacanthos*, *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza*. As calotas esclerenquimáticas das espécies investigadas são constituídas por fibras e esclereides. Os estegmatas ocorrem na superfície das paredes das esclereides e são formados pela conexão das projeções dos plasmodesmas circunscritos na abertura das pontoações. Os fitólitos do tipo esferoide equinato ocorrem em *E. oleracea* e *D. polyacanthos* e são depositados através de inúmeras vesículas esféricas que migram por canais simples e dendríticos até a superfície das pontoações. Em *Socratea exorrhiza*, os fitólitos são do tipo cônico e formados por vesículas que migram por canais simples e precipitam em cavidades na abertura externa das pontoações. O mecanismo de deposição dos fitólitos e da capa membranosa que recobrem a superfície das esclereides ocorre por via simplástica, o qual foi descrito pela primeira vez para *Arecaceae*. Esses resultados revelam que a estrutura da pontoação está diretamente relacionada ao tipo de fitólito dos estegmatas, ampliando o conhecimento sobre os mecanismos de biomineralização dessas estruturas associadas à resistência estrutural e proteção física e química dos estipes.

Palavras-chave: Palmae. Corpos silicosos. Sílica biogênica. Estegmata. Resistência de plantas. Elemento benéfico.

### 5.1 Introdução

Grupos de plantas como *Selaginella*, *Equisetum*, Pteridaceae, gimnospermas, eudicotiledôneas e monocotiledôneas têm a capacidade de absorver ácido monossilícico ( $\text{Si}(\text{OH})_4$ ) do solo pelas raízes. Após a absorção, o silício é transportado pelo xilema e precipitado sob a forma de sílica amorfa hidratada ( $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) nas paredes, cavidades e espaços intercelulares dos tecidos de distintos grupos de plantas (PRYCHID; RUDALL; GREGORY, 2003; EKSAMBEKAR, 2009; LOPES; FEIO, 2020; AN; XIE, 2022).

A precipitação de sílica amorfa hidratada nas células vegetais recebem nomes variados na literatura: corpos silicosos, sílica biogênica, silicofitólitos, opala biogênica, opala vegetal, biolitos de sílica, fitólitos, fitólitos de opala, biomineralizações, silicobiólitos ou silício

(PARRY et al., 1984; LINS et al., 2002; PIPERNO, 2006; COSTA et al., 2010; MENEGALE et al., 2015). Neste trabalho, o termo fitólito foi adotado com base no Código Internacional para Nomenclatura de Fitólitos 2.0 (NEUMANN et al., 2019).

As palmeiras (Arecaceae) se destacam como plantas acumuladoras de silício (PIPERNO, 2006; PRYCHID; RUDALL; GREGORY, 2003). Nesta família, os fitólitos são descritos tanto na superfície de órgãos vegetais, em células epidérmicas, como internamente, arrajados ao longo das paredes de fibras vasculares e não vasculares de raízes, estipes, folhas, inflorescências e frutos, chamados de estegmatas (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011; BOKOR et al., 2019; MESQUITA et al., 2021).

O termo estegmata é utilizado para designar o *locus* de silicificação e, conseqüente de formação dos fitólitos, cujo significado é célula de cobertura na literatura alemã, em referência à presença de uma membrana que reveste o fitólito e recobre os feixes fibrosos. Dessa forma, os estegmatas foram descritos como células especializadas, dispostas em fileiras longitudinais nas adjacências das fibras de várias monocotiledôneas, principalmente orquídeas e palmeiras (MØLLER; RASSMUSSEN, 1984; TOMLINSON, 1990). Embora seja um caráter anatômico de valor taxonômico, sistemático e filogenético (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011), pouca atenção foi dada para esta estrutura até hoje.

Em palmeiras, os tipos de estegmatas foram classificados inicialmente de acordo com a forma dos fitólitos em dois estados de caráter: esférico e chapéu (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011). Em acordo com a classificação atual, esses fitólitos correspondem aos morfotipos: esferoide equinato – esfera sólida com projeções cônicas distribuídas por toda a superfície –, e cônico – esfera sólida com projeções agudas na parte superior ou inferior (NEUMANN et al., 2019).

Os morfotipos fitolíticos são um dos poucos caracteres anatômicos utilizados na classificação de palmeiras, assim como a associação de estegmas com nervuras transversais, a periderme radicular, o padrão de espessamento da parede celular da endoderme, a organização dos feixes vasculares do pecíolo, o floema de feixes vasculares peciulares e as células que formam pontes na nervura longitudinal da lâmina foliar (BAKER et al., 2009). Entretanto, os mecanismos que operam a deposição de sílica em estegmatas ainda representam uma questão aberta ao entendimento (FAUTEUX et al., 2005; BOKOR et al., 2019).

Nesse contexto, os membros de Arecaceae constituem excelentes modelos para fornecer novos e valiosos dados para a elucidação de questões relacionadas à formação e à estrutura dos fitólitos, bem como de seu mecanismo de biomineralização (LINS et al., 2002). Os estipes lenhificados de várias espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira são fontes de

matérias-primas renováveis para inúmeras aplicações na indústria, bem como de renda às comunidades locais. Entre as espécies com maior registros de uso e potencial para o desenvolvimento sustentável e bioeconômico da região Amazônica, destacam-se *Euterpe oleracea* Mart. e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl., cujos estipes arborescentes são mencionados com resistência (biológica e mecânica) análoga às madeiras de gimnospermas e angiospermas para construções de casas, confecção de utensílios domésticos, instrumentos musicais, artesanatos, entre outros. Além de *Desmoncus polyacanthos* Mart. que apresenta estipe escandente, com grande flexibilidade para confecção de cestarias e objetos trançados (KIKUCHI; CALLADO, 2021).

Diante ao exposto, este trabalho teve por objetivo investigar a estrutura, os sítios de localização e o mecanismo de deposição dos fitólitos na parede das células esclerenquimáticas de *D. polyacanthos*, *E. oleracea* e *S. exorrhiza*, como subsídio ao conhecimento biológico das espécies de palmeiras de maior uso dos estipes e importância bioeconômica na Amazônia brasileira.

## 5.2 Material e Métodos

### *Amostragem e sítio de estudo*

O material botânico estudado compreende as células esclerenquimáticas que formam calotas associadas aos feixes vasculares. As amostras foram obtidas a 1,30 cm acima do solo, na zona subcortical dos estipes de *Euterpe oleracea*, *Socratea exorrhiza*, e cortical de *Desmoncus polyacanthos*. Os estipes eretos de *E. oleracea* e *S. exorrhiza* apresentaram até 24 metros de altura e 56 cm de diâmetro e os estipes lianescentes de *D. polyacanthos* atingem até 21 metros de altura e 3 cm de diâmetro.

A amostragem foi realizada em área de várzea alta, localizada na Ilha das Onças, município de Barcarena (1° 29.547'S e 48° 33.600'W), cidade de Belém, estado do Pará, Brasil, em agosto de 2018. O clima da região é do tipo Af<sub>i</sub> de acordo com a classificação de Köppen, caracterizado por chuvas abundantes durante o ano todo, com período mais chuvoso entre janeiro e abril e, menos chuvoso de agosto a novembro (ALVARES et al., 2014). A condição climática média mensal inclui uma temperatura de 32,8 °C, precipitação pluviométrica de 7,2 mm, umidade relativa do ar de 79 % e radiação global de 1.138,86 kJ/m<sup>2</sup> (INMET, 2018). O

solo predominante é classificado como do tipo Glei Pouco Húmico, composto por alta quantidade de argila (VIEIRA et al., 1971).

#### *Microscopia de luz (ML)*

O material botânico foi fixado em FAA (JOHANSEN, 1940) por 24h, sob condição de vácuo em um dissecador. Em seguida, as amostras foram submetidas ao amolecimento com solução de etilenodiamina 4% (CARLQUIST, 1982), em estufa a 55 °C por até 4 dias, com posterior inclusão em solução crescente de polietilenoglicol 1500 (PEG) por até 10 dias. Após polimerização em PEG 100% a - 4 °C, as amostras foram armazenadas em sílica gel até seccionamento em micrótomo de deslize Leica (SM 2000 R, Alemanha), com espessura de 14-18 µm, nos planos transversal e longitudinal. As seções histológicas foram submetidas à dupla coloração com azul de astra e safranina hidroalcoólica (BURGER; RICHTER, 1991), lavadas em água destilada, desidratadas ao ar livre e clarificadas em xilol P.A. (JOHANSEN, 1940). As lâminas permanentes foram montadas utilizando resina sintética Entellan® (Merk) como meio de montagem.

Fragmentos do material botânico foram macerados e dissociados pelo método de Franklin, com alterações no modo de uso (KRAUS; ARDUIN, 1965) e corados com safranina hidroalcoólica (JOHANSEN, 1940) e montado entre lâminas e lamínulas utilizando glicerina aquosa (PURVIS et al., 1964). As fotomicrografias foram obtidas por meio do sistema de processamento de imagem digital constituído por Microscópio Olympus (BX41, Japão), câmera *Tucsen*® (Modelo ISH500, China) e *software Image Pro-Plus 4.0*.

#### *Microscopia eletrônica de varredura (MEV) com microanálise de raio-X*

O material botânico das três espécies estudadas, também fixado em FAA, foi desidratado em temperatura ambiente e fixado em suportes de aço. Parte das amostras foi metalizada com camada de ouro de aproximadamente 20 nm de espessura, por 120 segundos em corrente de 40mA, utilizando aparelho Baltec (SCD 050, Alemanha). As imagens foram obtidas no microscópio eletrônico de varredura Zeiss Evo (MA10, Alemanha), sob aceleração de voltagem de 25 kV. Parte das amostras foi utilizada para identificação e caracterização química de Si em detector de raio-X *Thermo Scientific (UltraDry)*, acoplado ao microscópio

eletrônico de varredura Jeol (JSM–6510LV, Japão). As escalas micrométricas foram obtidas ao mesmo tempo da captura das imagens.

#### *Microscopia eletrônica de transmissão (MET)*

Parte do material botânico também foi fixado em solução de Karnovsky (KARNOVSKY, 1965 modificada por Da CUNHA et al., 2000) e pós-fixadas em 1% de tetróxido de ósmio e tampão cacodilato de sódio 0,05M (pH 7,2) por 2h. O material foi desidratado em uma série crescente de acetona, e infiltrado e embebido com resina epóxi (Epon®). Os blocos obtidos foram seccionados com aproximadamente 80 nm de espessura em ultramicrótomo (Reichert Ultracuts Leica Instruments) com lâmina diamantada (Diatome®). Os cortes ultrafinos foram coletados em grades de cobre de 300 mesh e contrastados com acetato de uranila alcoólico 1,0%, seguido por citrato de chumbo aquoso a 5% (REYNOLDS, 1963).

As imagens foram obtidas em microscópio eletrônico de transmissão Hitachi (HT8700, Japão), a uma voltagem de 100 Kv. As escalas micrométricas foram obtidas ao mesmo tempo da captura das imagens.

#### *Hábito das espécies estudadas e terminologias utilizadas para descrição anatômica*

Os hábitos foram determinados segundo a classificação de Balslev et al. (2011) como arborescentes, com porte alto cespitoso em *Euterpe oleracea* e porte alto solitário em *Socratea exorrhiza*, respectivamente, enquanto que *Desmoncus polyacanthos* apresenta hábito escandente cespitoso. A classificação dos fitólitos seguiu o Código Internacional de Nomenclatura para Fitólitos 2.0 (NEUMANN et al., 2019).

As descrições anatômicas foram realizadas de acordo com as terminologias utilizadas nos trabalhos de Arzee (1953); Benvenuto et al. (2015); Rao & Chin (1966); Rao & Bhupal (1972); Rao & Manna (1975); Zhai et al. (2013); Thomas & De Francheschi (2013) e Tomlinson (1959).



### 5.3 Resultados

#### *Células da calota esclerenquimática dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes*

A calota esclerenquimática dos feixes vasculares da zona subcortical dos estipes das três espécies estudadas é constituída por dois tipos celulares: fibras e esclereides (Figura 18A-V). Em geral, as fibras/esclereides apresentam comprimento médio de 3230,26  $\mu\text{m}$  e diâmetro tangencial médio de 25,82  $\mu\text{m}$  em *Desmoncus polyacanthos*; comprimento médio de 2771,99  $\mu\text{m}$  e diâmetro tangencial médio de 103,08  $\mu\text{m}$  em *Euterpe oleracea* e comprimento médio de 2983,74  $\mu\text{m}$  e diâmetro tangencial médio de 66,96  $\mu\text{m}$  em *Socratea exorrhiza* (Tabela 4).

As fibras são longas, septadas, lúmens geralmente estreitos, com paredes secundárias lameladas, pontoações inconspícuas, protoplasma denso indicando atividade, e terminações afiladas nas três espécies estudadas (Figura 18A, E). Estas células formam agrupamentos, principalmente próximo ao sinus médio da calota esclerenquimática, situado sobre o floema em *Euterpe oleracea* e *Socratea exorrhiza* (Figura 18A-C). Em *Desmoncus polyacanthos*, as fibras ocorrem dispersas aleatoriamente na calota esclerenquimática (Figura 18D).

As esclereides estão distribuídas, especialmente, ao longo da parte periférica das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares das espécies estudadas (Figura 18A-C). Essas células possuem margens lisas (Figura 18E-G, L, M, O), denteadas e/ou sinuosas (Figura 18H, K-N, Q-V) e dendríticas (Figura 18I), protoplasmas densos indicando atividade, pontoações conspícuas nas paredes, e tamanhos variados sob duas formas distintas: fibriformes (Figura 18F-I) e fusiformes (Figura 18J-V). As esclereides fibriformes assemelham-se às fibras em comprimento, contudo, exibem paredes mais espessas, com numerosas pontoações, que são simples em *Socratea exorrhiza* e ramificadas e/ou dendríticas em *Euterpe oleracea* e *D. polyacanthos*, lúmen com largura uniforme ou irregular, sendo que nos extremos exibem diversas formas de terminações, tais como: rômbricas (Figura 19A), agudas (Figura 19B), retas (Figura 19C), bifurcadas (Figura 19D) e mistas (Figura 19E-F). As esclereides fusiformes são células mais curtas, com lúmens geralmente largos na região mediana e estreitos nos extremos, possuem paredes espessas e lameladas (Figura 18J-V). Essas formas de esclereides apresentam uma capa membranosa conspícua que recobre a superfície da parede das fibras e esclereides, porém de forma mais evidente sobre as pontoações das esclereides (Figuras 19G-P; 20A-D, F-G).

As pontoações das esclereides nas três espécies em estudo se distribuem em fileiras longitudinais contínuas ou descontínuas (Figura 19A-C, G-O). As paredes são atravessadas por

longos canais de trajeto simples, ramificados e/ou dendríticos que podem estar no mesmo nível, ou se projetar conspicuamente acima da superfície das paredes de *E. oleracea* e *D. polyacanthos*. Esse tipo de pontuação está conectado à estegmatas de paredes delgadas, no qual se situa o fitólito do tipo esferoide equinato (Figuras 18I; 19L; 20D-E). Em *Socratea exorrhiza*, a abertura externa das pontuações ocorre abaixo do nível da superfície da parede das esclereides, formando uma cavidade ou depressão. Na abertura desse tipo de pontuação ocorrem estegmatas com paredes delgadas e formato discoide, onde se forma o fitólito do tipo cônico (Figuras 19K; 20A-C, G-H, J). Os canais das pontuações são atravessados por vesículas com aspecto homogêneo, oriundas do protoplasma das esclereides, demonstrando uma continuidade simplástica das vesículas até a abertura externa das pontuações (Figura 19N-P).

Em *Socratea exorrhiza* e *Desmoncus polyacanthos*, os estegmatas geralmente apresentam um único fitólito e em *Euterpe oleracea*, um grande fitólito e até outros dois menores são observados (Figura 20F). Os dois morfotipos fitolíticos observados possuem coloração opaca ao microscópio óptico, enquanto em *D. polyacanthos* ocorrem espículas de coloração acastanhada (Figuras 18I; 19L). Ambos os morfotipos de fitólitos observados nesse estudo estão imersos em conteúdo denso (Figura 19H-L) e envolvidos por uma capa membranosa que reveste a pontuação e a superfície das esclereides (Figura 19O-P). As microanálises por EDS *in situ* revelaram picos de absorvância com alta concentração de dióxido de silício (SiO<sub>2</sub>) nos fitólitos das esclereides de *E. oleracea*, *S. exorrhiza* e *D. polyacanthos* (Figura 20K-M).

#### *Ultraestrutura das esclereides da calota esclerenquímica dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes*

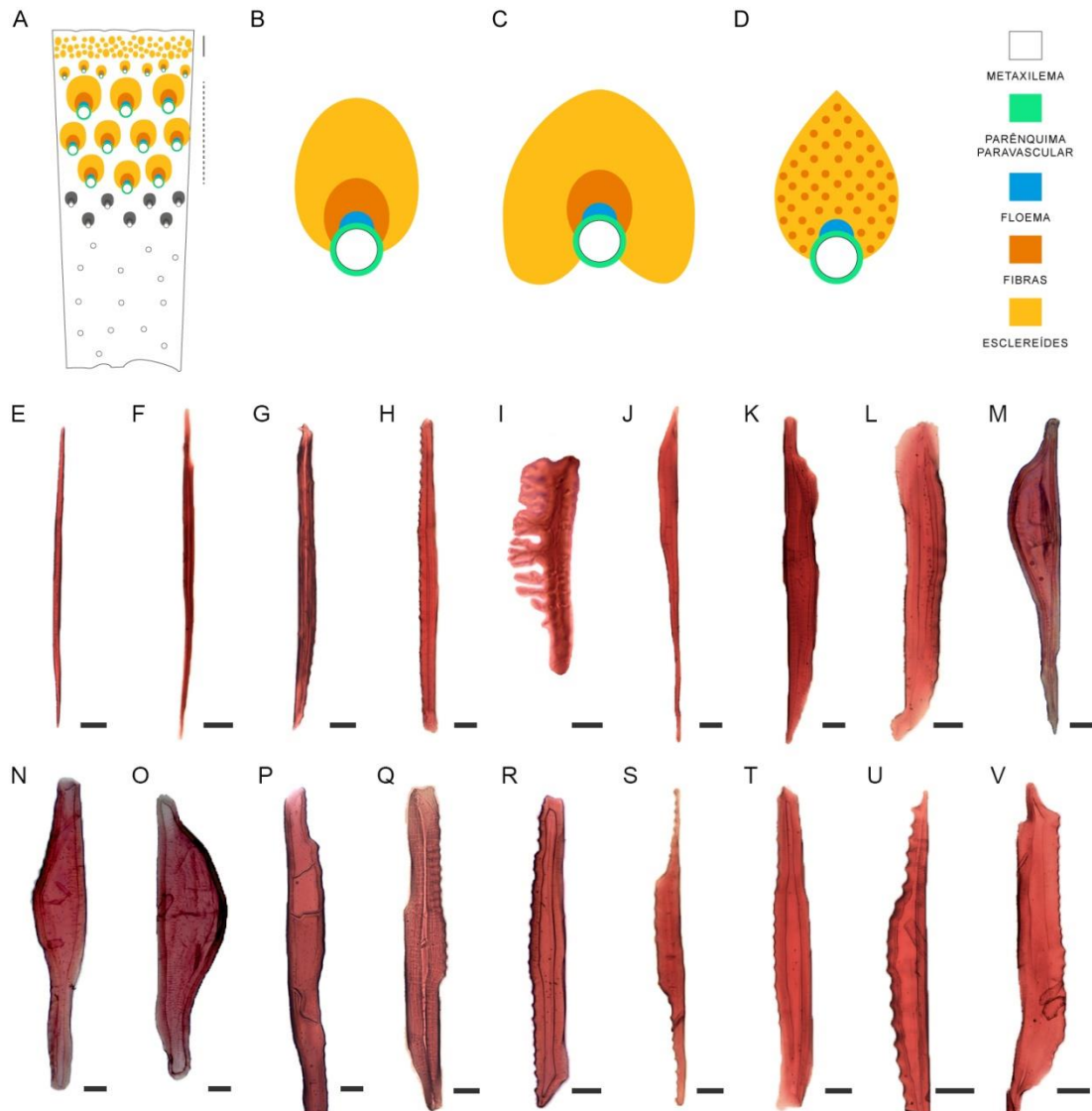
As esclereides, em seção longitudinal, exibem pontuações de contorno arredondado a ovais (Figura 21A). Estas pontuações são atravessadas por numerosos plasmodesmas (Figura 21B-E) nas três espécies estudadas, terminando nas aberturas das pontuações que ocorre ao mesmo nível da face externa da parede celular das esclereides de *Euterpe oleracea* (Figura 21B-C) e de *Desmoncus polyacanthos* (Figura 21G-H), e abaixo do nível da face externa da parede das esclereides de *Socratea exorrhiza*, formando cavidades de contorno abaulado (Figura 21D-E). Os plasmodesmas que atravessam essas pontuações liberam vesículas para a face externa da parede das esclereides (Figura 21D-E). A superfície externa das esclereides é revestida por uma membrana bicamada portadora de conteúdo eletrondenso no seu interior (Figura 21D-F).

Nas bordas das pontoações essa membrana apresenta-se delgada, onde são observados resquícos de citoplasma com membranas de retículo endoplasmático (Figura 21H). Na abertura externa dos canais das pontoações observa-se abundante conteúdo antes da formação dos fitólitos (Figura 21G). A precipitação da sílica só ocorre fora das esclereides, nos espaços entre a abertura externa das pontoações e a membrana que as envolve. Esse conjunto formado por sílica precipitada – fitólitos –, e a membrana externa à parede das esclereides constitui o estegmata.

Em estágio inicial de desenvolvimento, nos locais de formação dos estegmatas, são projetadas vesículas de lúmen estreito com aparência semelhante à de um bastão (Figura 22A). À medida que essas vesículas aumentam de tamanho, assumem o contorno arredondado e a cavidade central se torna mais ampla, com conexões evidentes na parede (Figura 22B). Em seção transversal, observa-se que os estegmatas em contato com as células parenquimáticas apresentam formato triangular e acúmulo de conteúdo eletrorotranslúcido e eletrorotenso (Figura 22C), que são recobertos por uma membrana, oriunda da abertura das pontoações das esclereides (Figura 22D-F).

As células das esclereides, em seção transversal, apresentam paredes espessas e lameladas, com as camadas parietais mais internas apresentando contorno regular em *D. polyacanthos*, e sinuoso ou ondulado em *E. oleracea* e *S. exorrhiza* (Figura 23A). A conexão entre as esclereides ocorre por pontoações simples nas três espécies em estudo, por meio de plasmodesmas que podem ser não ramificados em *D. polyacanthos* e *E. oleracea* (Figura 23B-D) e ramificados em *S. exorrhiza* (Figura 23C). Os desmotúbulos apresentam evidente cavidade mediana na região da lamela média de *S. exorrhiza* (Figura 23C) e aparência aberta em *E. oleracea* (Figura 23D). A superfície interna do desmotúbulo aparece como um ponto central (bastão central) nas espécies estudadas (Figura 21E). Os estegmatas são formados pela projeção de membranas, oriundas dos plasmodesmas (Figura 23B). Nas adjacências das pontoações, observa-se conteúdo denso (Figura 23E-H), próximo de vesículas esferoides com bordas lisas e/ou irregulares de tamanhos variados e agrupadas (Figura 23F-G). Este processo evidencia a precipitação de sílica externamente ao protoplasma da esclereide (Figura 23H).

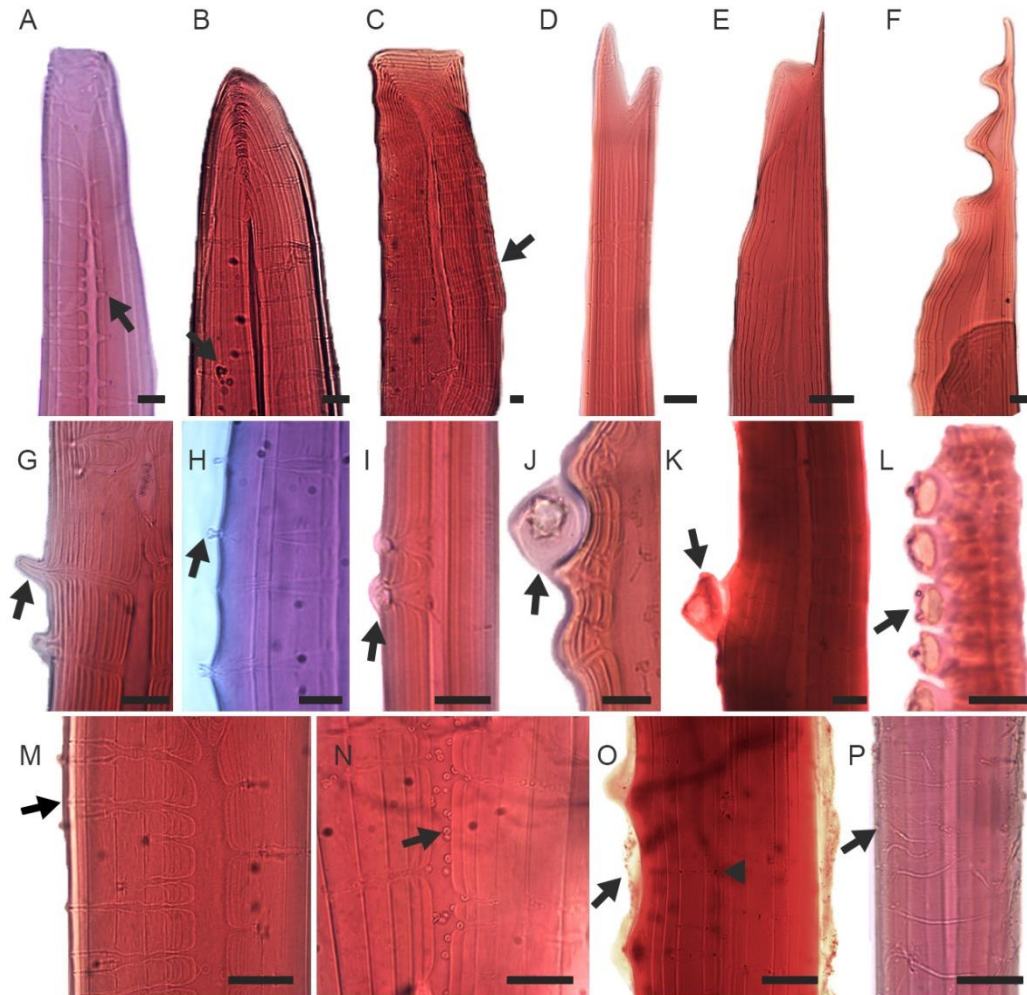
Figura 18 – Tipos celulares da calota esclerenquimática dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.



Legenda: Representação esquemática dos feixes fibrovasculares no córtex (linha) e na zona subcortical - tracejado (A). Organização dos tipos celulares (B-D) na calota esclerenquimática de *Euterpe oleracea* Mart. (B, K, M-Q, T); *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl (C, G-H, M-L, R-S, V) e *Desmoncus polyacanthos* Mart. (D, E, F, I). Macerado do tecido esclerenquimático (E-V). Tipos morfológicos: (E) – fibras, (F-I) – esclereídes fibriformes, (J-V) – fusiformes, com septo aparente (J, P, Q, S), margem lisas (J, M, O), dendríticas (I), denteadas e/ou sinuosas (K-N, Q-V). Barras: E-V= 100 µm.

Fonte: AUTOR.

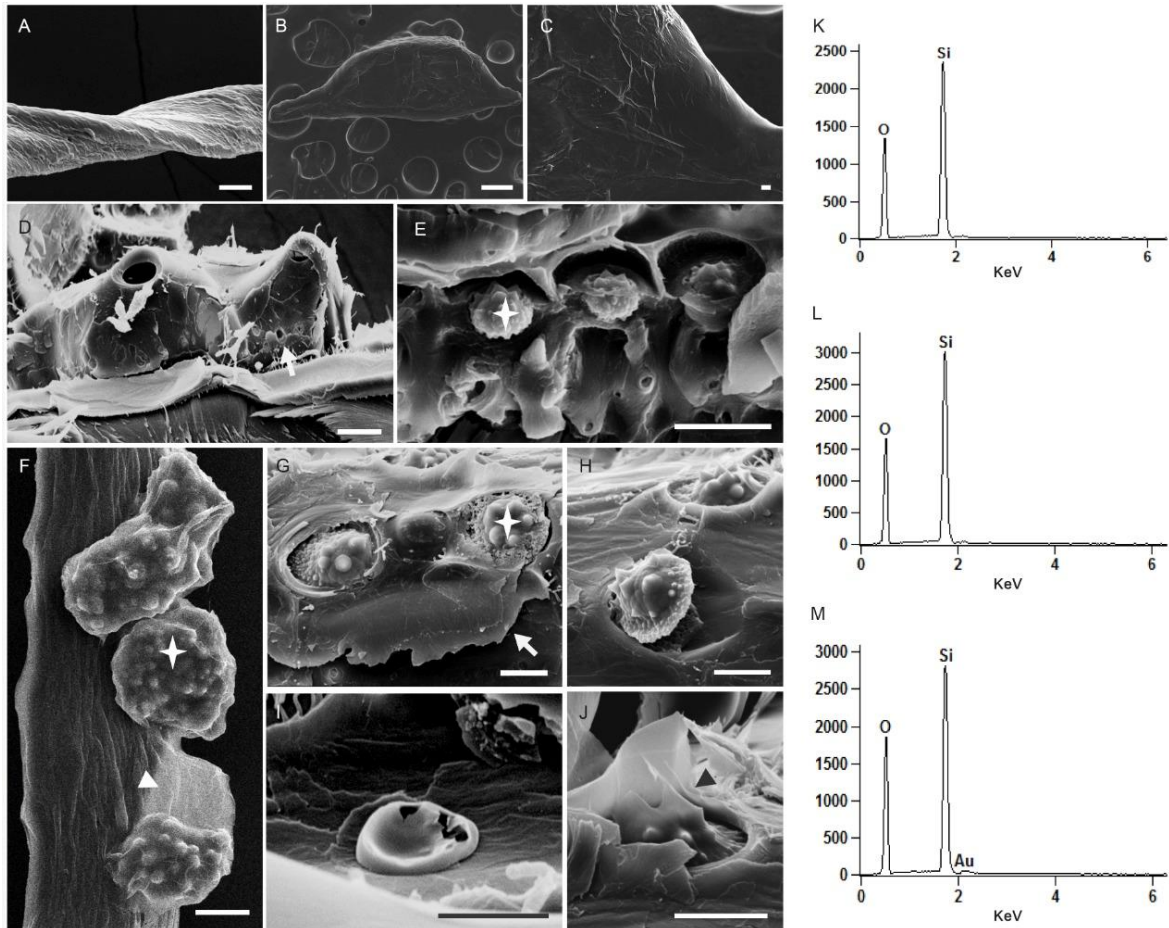
Figura 19 – Características parietais das esclereides da calota dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.



Legenda: Imagens de microscopia de luz, mostrando macerado do tecido esclerenquimático da zona subcortical de *Euterpe oleracea* Mart. (A, G, J-K, M-O); *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (B-F, H-I, P), e do córtex de *Desmoncus polyacanthos* Mart. (L). (A-C, N) – esclereides com terminações rômbrica (A), aguda (B), reta (C), bifurcada (D) e mista (E-F). (G-I) – fases de pré deposição de sílica. (G-L) – canais do lúmen com estegmatas na superfície da parede (setas), note canais das pontoações em fileiras longitudinais contínuas e descontínuas - setas (A-O), com projeções na superfície da parede, onde ocorrem fitólitos imersos em conteúdo denso – setas (G-M), além de ramificações simples (A-C, G-I), ramificadas (J-K, M) e dendríticas (L). (N-O) – vesículas esféricas no lúmen das esclereides (seta e cabeça de seta). (O-P) – camada membranosa possivelmente de sílica na superfície da parede das esclereides (setas). Barras: A-H, M-P = 20  $\mu$ m; I-J, L= 10  $\mu$ m; K= 50  $\mu$ m.

Fonte: AUTOR.

Figura 20 – Fitólitos localizados na abertura das pontoações das esclereides das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes e identificação química em microanálises por espectroscopia por dispersão de raio-X.

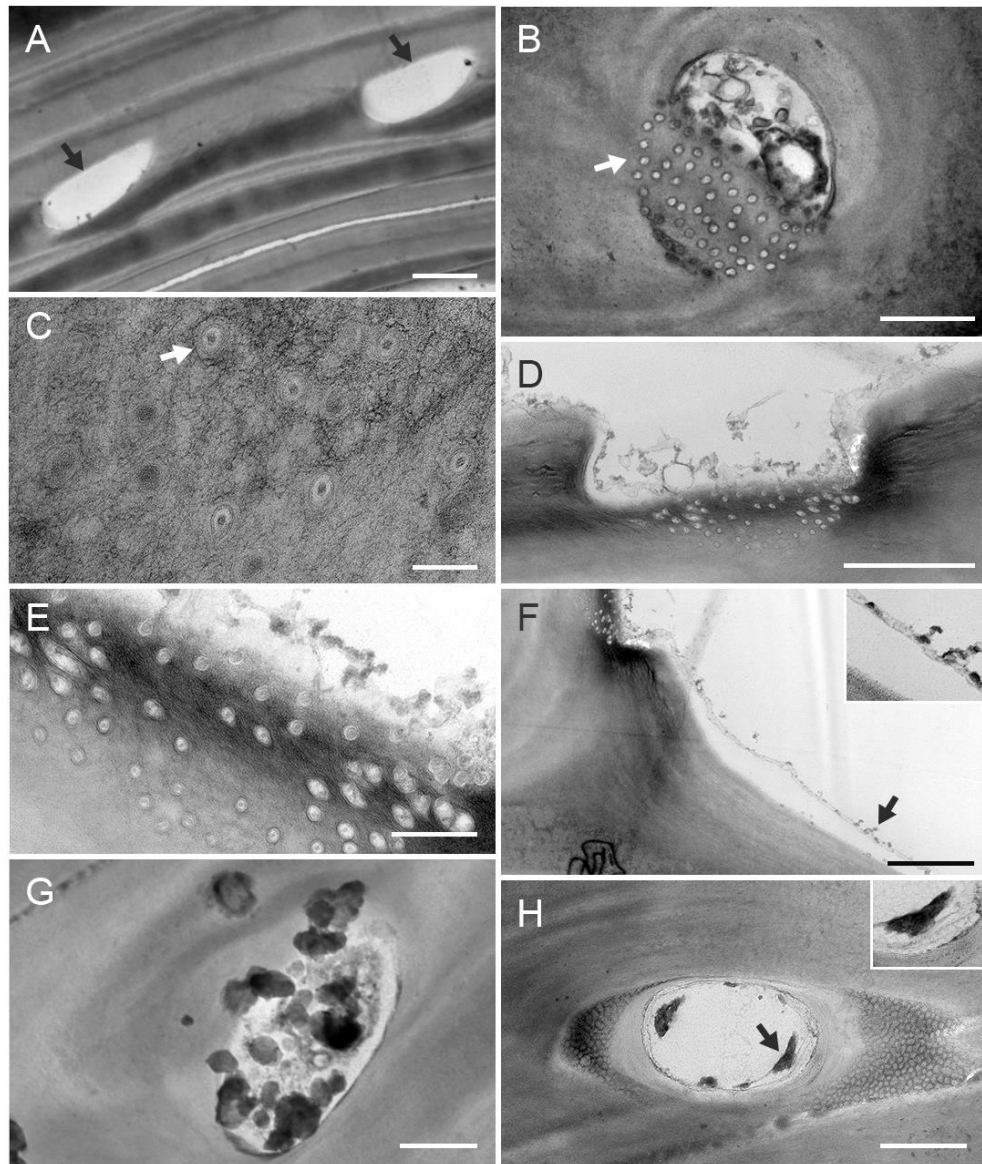


Legenda: Imagens de microscopia eletrônica de varredura dos fitólitos nas aberturas externas das pontoações do córtex de *Desmoncus polyacanthos* Mart. (A, E); e da zona subcortical de *Euterpe oleracea* Mart. (D, F, I) e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (B-C, G-H, J). (A-C) – capa membranosa revestindo as esclereides; (D) – superfície das esclereides com projeções, evidenciando abertura no centro e orifícios na base (seta); (E-H, J) – pontoações das esclereides fibriformes com deposição de fitólitos cônico (G, H, J) e deposição de fitólitos esferoide equinoto (F), dispostos em fileiras longitudinais, respectivamente; (I) – estegmata na superfície da parede da esclereide fibriforme; (J) – membrana revestindo o fitólito internamente à pontoação (cabeça de seta); (K-M) – espectros da análise por EDS *in situ*. Si= Silício, O= Oxigênio, Au= Ouro. Pa de Au é resultante da metalização da amostra. A cruz indica o local analisado. Barras: A, C-J = 10  $\mu$ m; B = 200  $\mu$ m.

Fonte: AUTOR.



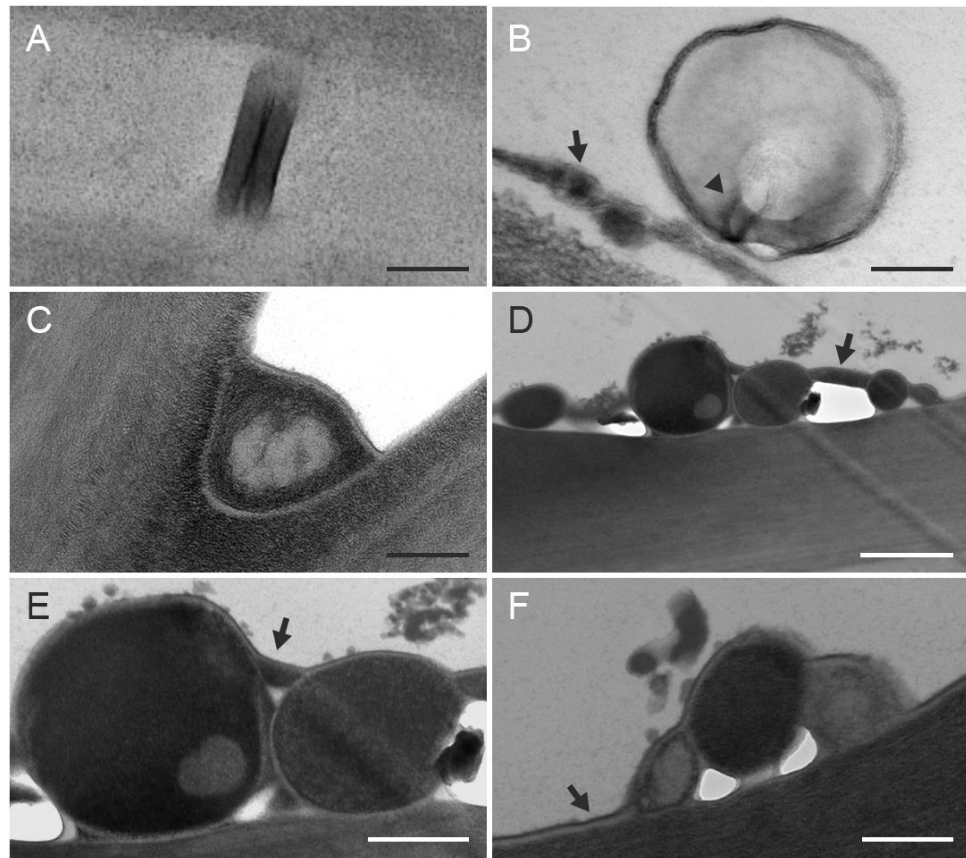
Figura 21 – Pontoações nas paredes das esclereides da calota esclerenquimática dos feixes vasculares das regiões utilizáveis dos estipes.



Legenda: Imagens de microscopia eletrônica de transmissão do córtex de *Desmoncus polyacanthos* Mart. (A-B, G); e da zona subcortical de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (B-D, F, H) e *Euterpe oleracea* Mart. (C). (A, B, G-H) – esclereides, em seção longitudinal, mostrando pontoações arredondadas a ovais em fileira. (B) – pontoação com inúmeros plasmodesmas circunscritos na abertura (seta). (C) – pontoações na superfície da parede. (D-E) – cavidade na abertura da pontoação (D), com vários plasmodesmas liberando conteúdo (E). (F) – membrana com conteúdo no lúmen ao longo da superfície das esclereides (*inset*). (G-H) – pontoações evidenciando vesículas (G), note membrana com resquício do retículo endoplasmático internamente a abertura da pontoação (*inset*). Barras: A, D, F= 2  $\mu$ m; B, H= 1  $\mu$ m; C= 200 nm; E= 500 nm.

Fonte: AUTOR.

Figura 22 – Estegmatas na abertura externa das pontações das esclereides das regiões utilizáveis dos estipes e mecanismo de deposição da superfície.

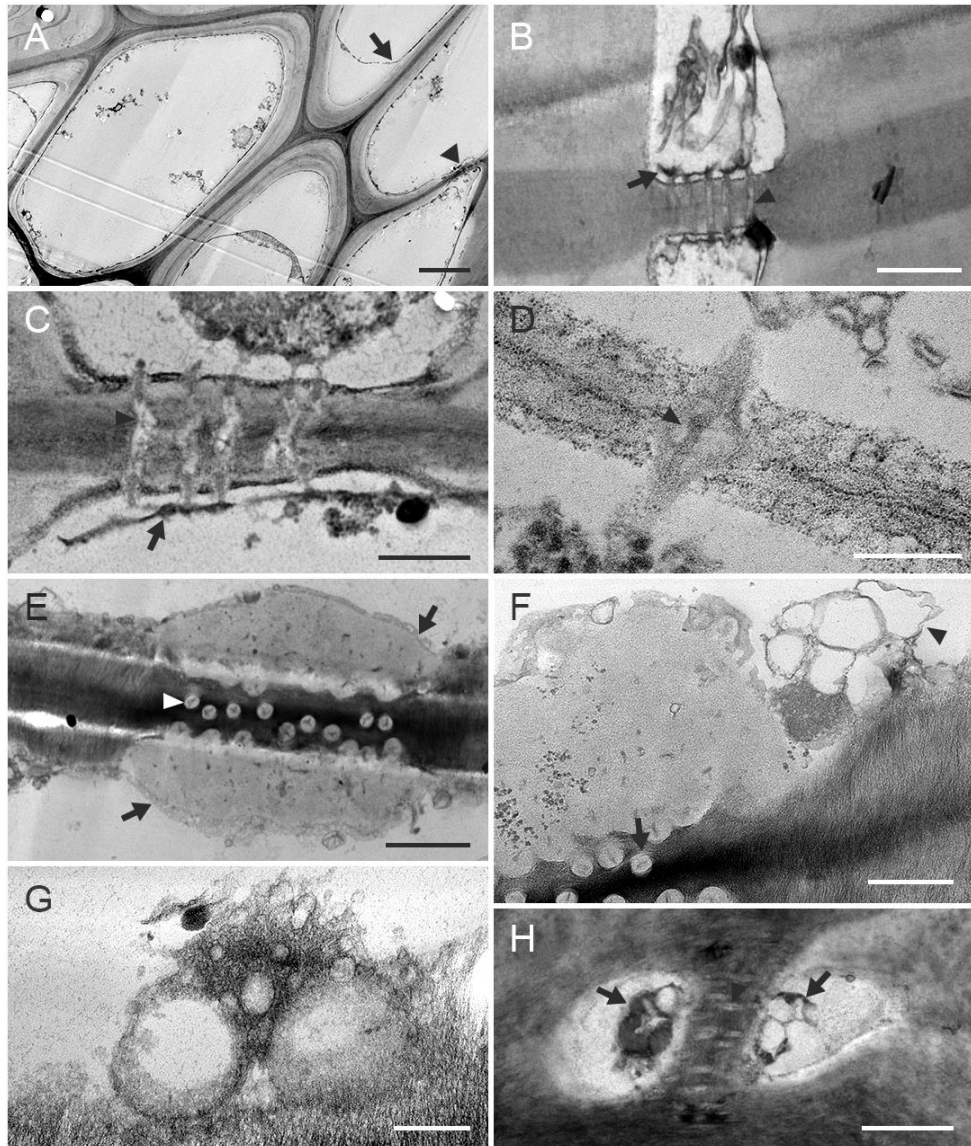


Legenda: Imagens de microscopia eletrônica de transmissão da zona subcortical de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (A, B) e *Euterpe oleracea* Mart. (C-F). (A-B) – estegmatas, em secção longitudinal, mostrando estágio inicial (A) da projeção da vesícula (seta), e aumento do lúmen da vesícula (B), com conexões conspícuas (cabeça de seta), note detalhe da membrana com conteúdo eletrôntranslúcido (seta). (C-F) – secção transversal dos estegmatas, mostrando acúmulo de conteúdo eletrôn denso e eletrôntranslúcido, adjacente a uma célula parenquimática (C). (D-F) – detalhe dos estegmatas na superfície com conteúdo eletrôn denso e eletrôntranslúcido, note membrana sobre os estegmatas (setas) e revestindo a superfície das esclereides (setas). Barras: A, F= 200 nm; B= 100 nm; C, E = 500 nm; D= 1  $\mu$ m.

Fonte: AUTOR.



Figura 23 – Mecanismo de deposição dos fitólitos por via simplástica em estegmatas.



Legenda: Imagens de microscopia eletrônica de transmissão da zona subcortical de *Euterpe oleracea* Mart. (A, B); *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. (C); e da região cortical de *Desmoncus polyacanthos* Mart. (D-H). (A) – esclereides, em seção transversal, mostrando lamela média, parede secundária lamelada e membrana plasmática (seta) com plasmodesmas evidentes (cabeça de seta); (B) Estegmatas formados pelas projeções dos plasmodesmas das pontoações (C) – plasmodesmas ramificados, com desmotúbulo mostrando a cavidade mediana, na região da lamela média (cabeça de seta), note membrana plasmática conectada aos plasmodesmos da pontoação (seta); (D) – plasmodesmas simples, com desmotúbulo de aparência aberta (cabeça de seta); (E-H) – inúmeros plasmodesmas (cabeça de seta), em seção longitudinal, liberando conteúdo denso, contido por vesículas (setas); (F-H) – vesículas de formato esferoide com diferentes tamanhos em processo de agrupamento (setas) e precipitação - setas - (H), note plasmodesmas (cabeça de seta). Barras: A= 2  $\mu$ m; B, C= 500 nm; E-F, H= 1  $\mu$ m; G= 200 nm.

Fonte: AUTOR.

## 5.4 Discussão

Ao longo de décadas, a distribuição dos estegmatas foi descrita em diversos trabalhos, como dispostas em fileiras longitudinais, contínuas ou descontínuas, adjacentes às paredes das fibras vasculares e não vasculares em diferentes espécies de palmeiras. Entretanto, até onde sabemos, essas estruturas nunca foram relacionadas às pontoações das fibras ou das esclereides, seja de órgãos vegetativos ou reprodutivos (THOMAS; DE FRANCESCHI, 2013; TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011; BOKOR et al., 2019; MESQUITA et al., 2021).

Nas três espécies estudadas, os estegmatas ocorrem em fileiras longitudinais contínuas ou descontínuas na face externa das paredes das esclereides da calota dos feixes vasculares do estipe, sempre associados às pontoações dessas células, projetadas acima da superfície ou não.

A formação de uma capa membranosa revestindo a superfície das esclereides foi observada em todas as espécies investigadas, bem como de vesículas esféricas, ambas oriundas dos plasmodesmas das pontoações por via simplástica. Rasmussen (1986) sugeriu que o transporte de sílica poderia ocorrer da via apoplástica para a via simplástica e, que, por esse processo, o silício é depositado na epiderme e tecidos de suporte. Aliado a isso, Neumann & Figueiredo (2002) citaram que foi encontrada uma maneira bastante incomum de absorção de silício em plantas biomineralizadoras, onde as células do parênquima foliar formam invaginações citoplasmáticas recobertas pela membrana plasmática nas proximidades da parede celular, resultando em vesículas que migram pelo citoplasma e se fundem com o tonoplasto promovendo a precipitação de sílica dentro dos vacúolos.

Neste estudo, sugerimos que um mecanismo semelhante, em relação à formação de vesículas, seja responsável pela formação dos fitólitos e da capa membranosa observada revestindo a parede externa das esclereides das calotas dos feixes vasculares dos estipes das três espécies estudadas. Contudo, a presença de vesículas observadas ao longo dos canais das pontoações, indica um caminho para a saída de silício do protoplasma celular, via simplástica, para o exterior da célula, onde é precipitado. Dessa forma, infere-se neste estudo que os fitólitos sejam resultantes da extrusão de silício pelas pontoações das esclereides localizadas na periferia das calotas esclerenquimáticas dos feixes vasculares das três palmeiras em estudo.

Com base nas observações de Rao & Malaviya (1962), a presença de cristais particularmente nas esclereides adultas de *Dendrophthoe falcata* (L.f.) Ettingsh (Loranthaceae) podem ser produtos de excreção. Tomlinson (1990) também mencionou que o acúmulo de sílica pode indicar a falha em excluir quantidades muito pequenas de silício dissolvido na água

absorvida e, portanto, o seu sequestro e acúmulo como corpos discretos em “células especializadas”, conhecidas como estegmatas. Este autor ressalta ainda que a função adaptativa da sílica, se houver, seria secundária. Nesse sentido, Bokor et al. (2019), sugerem que a formação intracelular de fitólitos de Si pode indicar um papel no aproveitamento do excesso de Si acumulado pela planta.

Nas últimas décadas, vários estudos citaram que o silício é um elemento mineral benéfico ou útil, que promove muitas vantagens para a arquitetura das plantas, favorecendo o aumento da captação de luz no processo fotossintético e tornando, por exemplo, a planta mais resistente ao processo de perda de água (EPSTEIN, 1999). De acordo com Ma & Yamaji (2006), o silício em sua forma de sílica amorfa, se acumula na parede celular nas lâminas foliares de arroz, criando uma dupla camada de sílica-cutícula e sílica-celulose. A formação dessa camada silicosa apresenta relação positiva com a redução da transpiração pela planta, diminuindo a evapotranspiração, tornando a planta menos exigente em água, auxiliando na resistência à seca em períodos de déficit hídrico (BARBOSA FILHO et al., 2001; GUNTZER et al., 2012; KUMAR; SOUKUP; ELBAUM, 2017; NAWAZ et al., 2019). Já com relação à distribuição de silício na planta, Ma (2009) e Mar; Trovato & Dupas (2020) citaram que o fato de o silício estar relacionado com a taxa transpiratória da planta, depende de cada espécie, contudo, este mineral sempre estará presente nos órgãos aéreos das plantas consideradas acumuladoras.

A camada protetora de sílica também funciona como barreira de resistência mecânica à invasão de fungos e bactérias para o interior da planta (EPSTEIN, 2001; BELANGER; BENHAMOU; MENZIES, 2003; FAUTEUX et al., 2005), pois torna as paredes celulares dos tecidos de folhas, caules e raízes mais rígidos, dificultando a alimentação de insetos-pragas (FAWE et al., 2001; MA; TAKASHI, 2002; POZZA et al., 2004; KVEDARAS, 2005). Por outro lado, Mendes & Souza (2011) citaram que a importância de aplicação de Si em diversas culturas agrícolas como arroz, milho e cana-de-açúcar está relacionada principalmente ao favorecimento de plantas mais eretas com diminuição do auto-sombreamento; à redução do acamamento, maior rigidez estrutural dos tecidos e resistência a altas temperaturas e radiação UV. Além disso, os benefícios proporcionados pelo silício acumulado na forma de fitólitos evidenciaram maiores teores de clorofila, altura e diâmetro do caule das plantas (MIRANDA et al., 2018). Sendo assim, a importância do silício nas plantas tem sido indicada em aspectos estruturais, fisiológicos e bioquímicos, e pode dar às culturas melhores condições para suportar adversidades climáticas, edáficas e biológicas, tendo como resultado maior produtividade e qualidade na produção agrícola (NAWAZ et al., 2019; MAR; TROVATO; DUPAS, 2020; LUX et al., 2020).

Nesse estudo, sugere-se que a presença dos fitólitos e, possivelmente, da camada membranosa que reveste as esclereides dos feixes vasculares das três espécies estudadas, possam desempenhar funções de proteção e resistência estrutural dos estipes. Cabe ainda destacar que a literatura indica *Euterpe oleracea* como espécie muito exigente em suprimento hídrico. A espécie pode se tornar muito suscetível a estresses e doenças que influenciam negativamente o seu desenvolvimento em períodos de menor precipitação pluviométrica, em condições de estresse hídrico e temperaturas elevadas (HOMMA et al., 2005; CRUZ et al., 2021). Embora as outras duas palmeiras, *Socratea exorrhiza* e *Desmoncus polyacanthos*, não tenham sido investigadas quanto às suas respectivas exigências hídricas, é possível que respondam de forma similar, tendo em vista a preferência de colonização e desenvolvimento em ambientes úmidos, como da várzea onde foram amostradas.

Para as três espécies estudadas, as esclereides são sítio de deposição de sílica na forma de fitólitos, sendo observados os morfotipos esferoide equinato em *Euterpe oleracea* e *Desmoncus polyacanthos* e cônico em *Socratea exorrhiza*.

A morfologia dos fitólitos é bastante questionada em Arecaceae (TOMLINSON; HORN; FISHER, 2011). Lins et al. (2002) pressupõem que diferentes mecanismos possam estar operando em massas e grânulos vacuolares de sílica. Nesse sentido, os modelos de deposição de fitólitos sugerem a sua formação como resultado da perda evapotranspiracional de água ou, ainda, que possa ser devido a um processo controlado sob a influência de diferentes genes (PIPERNO, 2006; KUMAR et al., 2017). Embora, fatores ambientais onde a planta cresce e se desenvolve, bem como características próprias da planta como idade e especificidades taxonômicas, também possam favorecer a formação de fitólitos, os fatores que estariam envolvidos no processo de formação e determinação dos diferentes morfotipos ainda são desconhecidos (LIU et al., 2016). Coe et al. (2014) e Hashid et al. (2019) citaram que a morfologia dos fitólitos pode ser atribuída ao local de deposição em diferentes tipos celulares, assumindo formas e tamanhos característicos dentro das células, como se fossem moldes que impõe o espaço disponível para sua precipitação.

Quanto ao tamanho dos fitólitos, Morcote-Ríos, Bernal & Raz (2016) citaram que tanto os morfotipos globular equinato (= esferoides equinatos) quanto cônico apresentam uma grande diferença de tamanhos nas espécies. Perry (1989) e Lins et al. (2002), mencionaram que a formação de partículas maiores pode ser atribuída a dissolução e agregação de partículas menores. Neste estudo, sugere-se que os morfotipos de fitólitos cônicos e esferoides equinatos observados são formados pela abertura das pontoações das paredes das esclereídes das espécies estudadas, enquanto a variação de tamanho dos fitólitos possa estar relacionada,

respectivamente, ao número e tamanho de vesículas de sílica agregadas, até a precipitação da partícula nos estegmatas.

Os resultados deste estudo revelaram o mecanismo simplástico de deposição dos fitólitos por meio de plasmodesmas que alcançam a abertura externa das pontoações das esclereides, que a forma destes fitólitos é diretamente dependente da forma estrutural da pontoação e que o número e o tamanho dos fitólitos nos estegmatas depende do calibre dos plasmodesmas que chegam à abertura da pontoação. Esses achados abrem novas frentes de investigações para várias áreas de estudos com enfoque aplicado à sistemática, filogenética, arqueológica, agrônômica e arqueo-paleobotânica. Esperamos que também estimule a realização de ensaios tecnológicos (resistência mecânica) com espécies de palmeiras amazônicas com potencial econômico, e amplie o conhecimento dos processos biológicos de outros membros da família Arecaceae e de plantas superiores acumuladoras de silício.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo, para além de caracterizarmos a estrutura dos estipes de espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira, com potencial econômico, conseguimos lançar luz sobre lacunas do conhecimento biológico da família Arecaceae, por meio de achados de caracteres morfológicos nunca antes registrados para o grupo. A realização de um inventário dos tipos e formas de usos interrelacionadas aos estipes e a descrição de características estruturais para os tipos de estipes, foram abordadas em três conjuntos de dados e revelaram que:

- os estipes lenhificados de 45 espécies de palmeiras nativas da Amazônia brasileira representam matéria-prima alternativa para a indústria manufatureira e fonte de renda sustentável para as comunidades locais e para o desenvolvimento regional.
- os estipes das espécies *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl., *Euterpe oleracea* Mart. e *Desmoncus polyacanthos* Mart. são os mais utilizados para atender às necessidades de subsistência em comunidades ribeirinhas.
- é prioritário ampliar a realização de estudos sobre os usos dos estipes de palmeiras nativas entre os povos indígenas, visto que os dados publicados carecem de informações sobre os mesmos, já que eles são os principais detentores de conhecimento dos usos de várias espécies da Amazônia brasileira.
- as diferenças anatômicas, a diversidade de tipos e número de células dos feixes fibrovasculares e da química lignoídica dos tecidos do córtex (região utilizável) do estipe de *Desmoncus polyacanthos* Mart., e da zona subcortical (região utilizável) dos estipes de *Euterpe oleracea* Mart. e *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl., foram essenciais para identificação dos táxons, revelando padrões estruturais relacionados aos hábitos e às formas de usos dos mesmos pelas comunidades locais.

- as formas das pontoações das paredes das esclereídes dos feixes vasculares dos estipes das espécies estudadas estão relacionadas ao tipo de fitólitos e à formação dos estegmatas.
- os morfotipos de fitólito cônico de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H.Wendl. e esferoide equinato de *Euterpe oleracea* Mart. e *Desmoncus polyacanthos* Mart. são formados na abertura externa das pontoações das esclereídes dos feixes vasculares dos estipes.
- o mecanismo de deposição dos fitólitos na parte externa das pontoações das paredes das esclereídes dos feixes vasculares dos estipes das espécies estudadas, assim como da capa membranosa que recobre as esclereídes, ocorre respectivamente por via simplástica.
- junto com as fibras, as esclereídes são células importantes para aumentar a resistência mecânica dos estipes das espécies estudadas, seja pela presença de fitólitos presentes em suas paredes, ou pela diversidade morfológica das terminações, promovida pelo crescimento intrusivo dessas células.

Esses dados corroboram a diversidade e o potencial informativo dos estipes, pois responderam aos questionamentos realizados, forneceram subsídios para auxiliar na identificação de outras espécies nativas com potencial econômico, bem como para direcionar estudos em outras áreas do conhecimento.

## REFERÊNCIAS

- ABREU, E. M. A.; FERNANDES, A. R.; RUIVO, M. L. P. Variação temporal e vertical de atributos químicos de um gleissolo do rio Guamá cultivado com canaranas. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v. 31, n. 2, p. 277-285, 2007.
- ABREU, H. S.; MAÊDA, J.; LATORRACA, J.; PEREIRA, R.; MONTEIRO, M. B.; ABREU, F.; CARMO, J. Proposta de modificação da biossíntese da lignina como estratégia para correção de defeitos em madeiras. *Silvia lusitana*, v. 11, n. 2, p. 217-225, 2003.
- \_\_\_\_\_; NASCIMENTO, A. M.; MARIA, M. A. Lignin structure and wood properties. *Wood and Fiber Science*, v. 31, n. 4, p. 426-433, 1999.
- ADLER, E.; BJÖRKQUIST, J.; HAGGROTH, S. Ober die Ursache der Farbreaktionen des Holzes. *Acta chemical sand*, v. 2, p. 93-94, 1948.
- AGUIAR, M. O.; MENDONÇA, M. S. Morfo-anatomia da semente de *Euterpe precatória* Mart. (Palmae). *Revista Brasileira de Sementes*, v. 25, n. 1, p. 37-42, 2003.
- ALMEIDA, A.; JARDIM, M. A. Utilização das espécies arbóreas da floresta de várzea da Ilha de Sororoca, Ananindeua, Pará, Brasil por moradores locais. *Revista Brasileira de Ciências Ambientais*, n. 23, p. 48-54, 2012.
- ALVES, G.; ALBERNAZ, A. L. K. M.; LOPES, M. A. *Palmeiras do Distrito Florestal Sustentável da BR-163*: guia de campo. Belém, PA. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, 2014. 50 p.
- ALVES, L. F.; MARTINS, F. R.; SANTOS, F. A. M. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. *Acta Botanica Brasilica*, v. 18, n. 2, p. 369-374, 2004.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; GONÇALVES, J. L. M.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2014.
- ALVEZ-VALLES, C. M.; BALSLEV, H.; GARCIA-VILLACORTA, R.; CARVALHO, F. A.; NETO, L. M. Palm species richness, latitudinal gradients, sampling effort, and deforestation in the Amazon region. *Acta Botanica Brasilica*, v. 32, n. 4, p. 527-539, 2018.
- AMMANN, S. *Etnobotânica de árvores e palmeiras em três comunidades ribeirinhas do rio Jauaperi, na divisa entre Roraima e Amazonas*. 2014. 83 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Botânica) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2014.
- AN, X.; XIE, B. Phytoliths from Woody Plants: A Review. *Diversity*, v. 14, n. 5, p. 339-354, 2022.



ANDERSON, A. B. Os nomes e usos de palmeiras entre uma tribo de índios Yanomama. *Acta Amazonica*, v. 7, n. 1, p. 5-13, 1977.

ANJOS, R. D.; SALOMÃO, R.; PANDOLFELLI, V. C. Sol de sílica como agente ligante em suspensões cerâmicas. *Cerâmica*, v. 52, n. 322, p. 161-166, 2006.

ARAÚJO, F. R.; GONZÁLEZ-PEREZ, S. E.; LOPES, M. A.; VIÉGAS, I. J. M. Ethnobotany of babassu palm (*Attalea speciosa* Mart.) in the Tucuruí lake protected areas mosaic - eastern Amazon. *Acta Botanica Brasilica*, v. 30, n. 2, p. 193-204, 2016.

\_\_\_\_\_; LOPES, M. A. Diversity of use and local knowledge of palms (Arecaceae) in eastern Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, v. 21, n. 2, p. 487-501, 2012.

ARAÚJO, M. G. P. *Morfo-anatomia e desenvolvimento dos frutos e sementes de três espécies da subfamília Arecoideae (Arecaceae)*. 2005. 189 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas), PGBTRN/INPA/UFAM, Manaus, 2005.

ARRUDA, J. C. *Conhecimento ecológico, usos e manejo de palmeiras pelos Quilombolas de Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso, Brasil*. 2013. 112 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais), Universidade do Estado de Mato Grosso, Cáceres, 2013.

ARZEE, T. Morphology and ontogeny of foliar sclereids in *Olea europaea*: distribution and structure. *American Journal of Botany*, v. 40, n. 9, p. 680-687, 1953.

BAKER, W. J.; NORUP, M. V.; CLARKSON, J. J.; COUVREUR, T. L. P.; DOWE, J. L.; LEWIS, C. E.; PINTAUD, J-C; SAVOLAINEN, V.; WILMOT, T.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of Botany*, v. 108, n. 8, p. 1417-1432, 2011.

\_\_\_\_\_; DRANSFIELD, J. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 182, n. 2, p. 207-233, 2016.

\_\_\_\_\_; LANGE, C. B. A.; CHASE, M.; SAVOLAINEN, V.; Complete Generic-Level Phylogenetic Analyses of Palms (Arecaceae) with Comparisons of Supertree and Supermatrix Approaches. *Systematic Botany*, v. 58, n. 2, p. 240-256, 2009.

BALICK, M. J.; BECK, H. T. *Useful palms of the world: a synoptic bibliography*. New York: Columbia University Press, 1990. 724 p.

BALSLEV, H.; EISERHARDT, W. L.; KRISTIANSEN, T.; PEDERSEN, D.; GRANDEZ, C. Palms and palm communities in the upper Ucayali river valley-a little-known region in the Amazon basin. *Palms*, v. 54, n. 2, p. 57-72, 2010.

\_\_\_\_\_; KAHN, F.; MILLAN, B.; SVENNING, J-C; KRISTIANSEN, T.; BORCHSENIUS, F.; PEDERSEN, D.; EISERHARDT, W. L. Species Diversity and Growth Forms in Tropical American Palm Communities. *The Botanical Review*, v. 77, n. 4, p. 381-425, 2011.

BARBOSA FILHO, M. P.; SNYDER, G. H.; FAGERIA, N. K.; DATNOFF, L. E.; SILVA, O. F. Silicato de cálcio como fonte de silício para o arroz de sequeiro. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, v.25, n.2, p. 325-30, 2001.

BARBOSA, A. C. F.; PACE, M. F.; WITOVISK, L.; ANGYALOSSY, V. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal*, v. 31, n. 4, p. 373-383, 2010.

BARCELAR-LIMA, C. G.; MENDONÇA, M. S.; BARBOSA, T. C. T. S. Morfologia Floral de uma População de Tucumã, *Astrocaryum aculeatum* Meyer (Arecaceae) na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, v. 36, n. 4, p. 407-412, 2006.

BARRICHELO, L. E. G.; BRITO, J. O. A utilização da madeira na produção de celulose. Instituto de pesquisas e estudos florestais, Piracicaba, 1979. (Circular técnica, 68)

BATH-SMITH, E. C.; METCALFE, C. R. Leuco-anthocyanins. 3. The nature and systematic distribution of tannins in dicotyledonous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 55, n. 362, p. 669-705, 1957.

BECK, C. B.; SCHMID, R.; ROTHWELL, G. W. Stellar morphology and the primary vascular system of seed plants. *The Botanical Review*, v. 48, n. 4, p. 691-815, 1982.

BELANGER, R. R.; BENHAMOU, N.; MENZIES, J. G. Cytological evidence of an active role of silicon in wheat resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. tritici). *Phytopathology*, v. 93, n. 4, p. 402-412, 2003.

BENVENUTO, M. L.; FERNANDEZ HONAINÉ, M.; OSTERRIETH, M. L.; MOREL, E. Differentiation of globular phytoliths in Arecaceae and other monocotyledons: morphological description for paleobotanical application. *Turkish Journal of Botany*, v. 39, n. 2, p. 341-353, 2015.

BERNAL, R.; TORRES, C.; GARCÍA, N.; ISAZA, C. Palm Management in South America. *The Botanical Review*, v. 77, n. 4, p. 607-646, 2011.

BOKOR, B.; SOUKUP, M.; VACULÍK, M.; VDACNÝ, P.; WEIDINGER, M.; LICHTSCHEIDL, I.; VAVROVA, S.; SOLTYS, K.; SONAH, H.; DESHMUKH, R.; et al. Silicon Uptake and Localisation in Date Palm (*Phoenix dactylifera*): A Unique Association with Sclerenchyma. *Frontiers in Plant Science*, v. 10: 988, 2019.

BOTÂNICO, M. P.; ANGYALOSSY, V. Is the secondary thickening in palms always diffuse? *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 85, n. 4, p. 1461-1472, 2013.

BOWDERY, D. An enigma revisited: identification of palm phytoliths extracted from the 1983 Rapa Nui, Rano Kao2 core. *Veget Hist Archaeobot.*, v. 24, n. 4, p. 455-466, 2015.

BURGER, L. M.; RICHTER, H. G. *Anatomia da madeira*. São Paulo: Nobel, 1991. 154 p.

CARLQUIST, S. The use of ethylenediamine in softening hard plant structure for paraffin sectioning. *Stain Technol.* v. 57, n. 5, p. 311-317, 1982.

CAMILLO, J. Espécies fibrosas nativas da região norte. In: CORADIN, L.; CAMILLO, J.; VIEIRA, I. C. G. (eds.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Norte*. Brasília, DF: MMA, 2022. (Série Biodiversidade; 53). 1452 p. Disponível em: <<https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/manejo-e-uso-sustentavel/flora>>. Acesso em: 25 jun. 2022.

CAMPOS, M. T.; EHRINGHAUS, C. Plant Virtues Are in the Eyes of the Beholders: A Comparison of Known Palm Uses Among Indigenous and Folk Communities of Southwestern Amazonia. *Economic Botany*, v. 57, n. 3, p. 324-344, 2003.

CARNEY, J.; HIRAOKA, M. *Raphia taedigera* in the Amazon Estuary. *Principes*, v. 41, n. 3, p. 125-130, 1997.

CARRAZZA, L. R.; SILVA, M. L.; ÁVILA, J. C. C. *Manual Tecnológico de Aproveitamento Integral do Fruto do Babaçu*. Brasília - DF. Instituto Sociedade, População e Natureza (ISPAN), Brasil, 2012.

CASTILHOS, L. F. F. *Aproveitamento da fibra de coco*. Paraná: Serviço Brasileiro de Respostas Técnicas, 2011. 24 p.

CHANDRA, R.; YADAV, V.; KUMAR, V. Microbial Degradation of Lignocellulosic Waste and Its Metabolic Products. In: Taylor & Francis Group. *Environmental Waste Management*, USA, CRC Press, 2015.

CHEADLE, V. I.; UHL, N. W. Types of vascular bundles in the monocotyledoneae and their relation to the late metaxylem conducting elements. *American Journal of Botany*, v. 35, n. 3, p. 486-496, 1948.

CHEN, S. T.; SMITH, S. Y. Phytolith variability in Zingiberales: A tool for the reconstruction of past tropical vegetation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. 370, p. 1-12, 2013.

CHERNOVA, T.; MIKSHINA, P.; SALNIKOV, V.; AGEEVA, M.; IBRAGIMOVA N.; SAUTKINA, O.; GORSHKOVA, T. Development of Hemp Fibers: The Key Components of Hemp Plastic Composites. In: *Natural and Artificial Fiber-Reinforced Composites as Renewable Sources*, 2018. p. 41-56.

CLEMENT, C. R.; LLERAS PÉREZ, E.; VAN LEEUWEN, J. O potencial das palmeiras tropicais no Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. *Agrociência*, v. 9, n. 1, p. 67-71, 2005.

COE, H. H. G.; RICARDO, S. F.; SOUSA, L. O. F.; DIAS, R. R. Caracterização de fitólitos de plantas e assembleias modernas de solo da caatinga como referência para reconstituições paleoambientais. *Quaternary and Environmental Geosciences*, v. 8, n. 2, p. 9-21, 2017.

COE, H. H. G., OSTERRIETH, M.; HONAINÉ, M. F. Phytoliths and their Applications. In: Coe, H. H. G.; Osterrieth, M. (eds.). *Synthesis of some phytolith studies in South America (Brazil and Argentina)*. New York: Nova Science, 2014.

CORADIN, L.; CAMILLO, J.; PAREYN, F. G. C. *Espécies Nativas da Flora Brasileira de Valor Econômico Atual ou Potencial: Plantas Para o Futuro: Região Nordeste*. MMA, Distrito Federal, 2018. 1311 p.

CORADIN, L.; CAMILLO, J.; VIEIRA, I. *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Norte*. Brasília, DF: MMA, 2022. (Série Biodiversidade; 53). 1452 p. Disponível em: <<https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/manejo-euso-sustentavel/flora>>. Acesso em: 25 jun. 2022.

CORADIN, V. T. R.; MUNIZ, G. I. B. *Normas e procedimentos em estudos de anatomia da madeira: I – Angiospermae, II – Gimnospermae*. Brasília, IBAMA, DIRPED, LPF. 19 p. 1992. (Série Técnica, 15)

CORRÊA, M. M.; ARAÚJO, M. G. P.; MENDONÇA, M. S. Anatomical and histochemical comparison of the primary and adventitious roots of *Attalea microcarpa* (Arecaceae) at the initial growth stage. *Acta Amazonica*, v. 49, n. 4, p. 311-315, 2019.

COSTA, C. E. A. S.; BLANCO, C. J. C. Variação da erosividade influenciada por fenômenos climáticos na cidade de Belém-PA. *Revista Gea Amazônia*, v. 5, n. 9, p. 28-41, 2017.

COSTA, J. R.; VAN LEEWEN, J.; COSTA, J. N. Tucumã do Amazonas. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p. 215-214.

COSTA, L. M.; SANTOS, R. F.; SCHAEFER, C. E. G. R.; MOREAU, A. M. S. S.; MOREAU, M. S. Ocorrência de corpos silicosos em horizontes superficiais de solos de diferentes ecossistemas. *Revista Brasileira da Ciência do Solo*, v. 34, n. 3, p. 871-879, 2010.  
CRANG, R.; LYONS-SOBASKI, S.; WISE, R. Stems. In: *Plant Anatomy*. Cham.: Springer, 2018. p. 355-394.

CRUZ, M. S. F. V. Crescimento e desenvolvimento de plantas jovens de açaizeiro sob déficit hídrico em Latossolo Amarelo. *Research, Society and Development*, v. 10, n. 12, p. 1-11, 2021.

CYMERYYS, M. Bacaba. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p. 177-180.

\_\_\_\_\_; CLEMENT, C.R. Pupunha. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p. 203-208.

\_\_\_\_\_; FERNANDES, N. M. P.; RIGAMONTE-AZEVEDO, O. C. Buriti. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Ed.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p.181-187.

\_\_\_\_\_ ; SHANLEY, P. Açaí. In: Shanley, P.; Medina, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p.163-170.

DA CUNHA, M. Laticifer system of *Chamaesyce hymifolia*: a closed host environment for Trypanosomatids. *Biocell*, v. 24, n. 2, p. 123-132, 2000.

DAMIÃO FILHO, C. F. *Morfologia vegetal*. Jaboticabal: UNESP: FUNEP, 1993. p. 144

de GRANVILLE, J. J. Life forms and growth strategies of Guianan palms as related to their ecology. *Bull. I. Fr. Étud. And.*, v. 21, n. 2, p. 533-548, 1992.

DE PAULA, J. E. Caracterização anatômica da madeira de sete espécies da Amazônia com vistas à produção de energia e papel. *Acta Amazonica*, v. 33, n. 2, p. 243-262, 2003.

DRANSFIELD, J. Growth form of rain forest palms. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. (Eds.). *Tropical Trees as Living Systems*, New York: Cambridge University Press, 1978. p. 247-268

\_\_\_\_\_ ; UHL, N. W.; ASMUSSEN, C. B.; BAKER, W. J.; HARLEY, M. M.; LEWIS, C. E. A New Phylogenetic Classification of the Palm Family, Arecaceae. *Kew Bulletin*, v. 60, n. 4, p. 559-569, 2005.

\_\_\_\_\_ ; UHL, N. W.; ASMUSSEN, C. B.; BAKER, W. J.; HARLEY, M. M.; LEWIS, C. E. *Genera Palmarum: the evolution and classification of palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Londres, 2008. 732 p.

EAMES, J.; MacDNIELS, L. H. *An introduction to plant anatomy*. New York: McGraw-Hill, 1925. p. 255-264

EKSAMBEKAR, S. P. Review of Phytolith Research: Scope and Applications. *The Korean Journal of Quaternary Research*, v. 23, n. 2, p. 1-12, 2009.

EL-MOUSLY, H. Rediscovering Date Palm by-products: an opportunity for sustainable development. *Materials Research Forum LLC*, v. 11, p. 3-61, 2019.

\_\_\_\_\_, MIDANI, M.; WAGIH, M. *By-Products of Palm Trees and Their Applications*. 1st World Conference on By-Products of Palm Trees and Their Applications (ByPalma), Aswan, Egypt, 15-17, December, 2018.

EPSTEIN, E. Silicon in plants: facts vs. concepts. In: DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H., KORNDÖRFER, G.H. (eds.). *Silicon in Agriculture*. Amsterdam: Elsevier science, p. 1-15, 2001.

EPSTEIN, E. Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, v. 50, p. 641-664, 1999.

EVERT, R. F. *Anatomia das plantas de Esau meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento*. São Paulo: Blucher, 2013.

FAHN, A. Anatomia Vegetal. 3. ed. Madrid: Pirâmide, 1985. 599 p.

FARIA, L. J. G.; MESQUITA, A. L.; SANTANA, E. B. *Euterpe oleracea* - Açai. In: Coradin, L.; Camillo, J.; Vieira, I. C. G. (eds.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Norte*. Brasília, DF: MMA, 2022. (Série Biodiversidade, 53). 1452 p. Disponível em: <<https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/manejo-euso-sustentavel/flora>>. Acesso em: 25 jun. 2022.

FARIAS, M. S.; OLIVEIRA, L. C.; FIGUEIREDO, S. M. M.; PEREIRA, L. R.; RODRIGUES, E. Diversidade e uso de palmeiras da mata ciliar do rio Acre. In: Siviero, A.; Ming, L. C.; Silveira, M.; Daly, D. C.; Wallace, R.H. (Orgs.). *Etnobotânica e Botânica Econômica do Acre*. Rio Branco: Edufac, 2016. p. 111-119.

FAUTEUX, F.; RE´MUS-BOREL, W.; MENZIES, J. G.; BE´LANGER, R. R. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Letters*, v. 249, n. 1, p. 1-6, 2005.

FAWE, A.; MENEZES, J. G., CHÉRIF, M., BELANGER, R. R. Silício e a resistência nas dicotiledôneas. *Revista de Agricultura Elsevier*, v.1, n. 4, p. 380-403, 2001.

FEDALTO, L. C. Estudo anatômico do lenho de *Bixa arborea* Huber. *Acta Amazonica*, v. 12, n. 2, p. 389-399, 1982.

FEIO, A. C.; KIKUCHI, T. Y. S.; POTIGURA, R. C. V. *Desmoncus polyacanthos* - Jacitara. In: Coradin, L.; Camillo, J.; Vieira, I. C. G. (eds.). *Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: plantas para o futuro: região Norte*. Brasília, DF: MMA, 2022. (Série Biodiversidade, 53). 1452 p. Disponível em: <<https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/manejo-euso-sustentavel/flora>>. Acesso em: 25 jun. 2022.

FENWICK, R. S. H.; LENTFER, C. J.; WEISLER, M. I. Palm reading: a pilot study to discriminate phytoliths of four Arecaceae (Palmae) taxa. *Journal of Archaeological Science*, v. 38, n. 9, p. 2190-2199, 2011.

FERREIRA, E. Açai solteiro. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p. 171-175.

FISCH, S. T. V.; GOMES, E. P. C. Métodos de amostragem de palmeiras. In: Eisenlohr, P. V.; Felfili, J. M.; Melo, M. M. R. F.; Andrade, L. A.; Meira Neto, J. A. A. (Org.). *Fitossociologia no Brasil*. 1. ed. Viçosa: Editora da Universidade de Viçosa, 2015. p. 97-118.

FISHER, J. B.; TAN, H. T. W.; TOH, L. P. L. Xylem of Rattans: Vessel Dimensions in Climbing Palms. *American Journal of Botany*, v. 89, n. 2, p. 196-202, 2002.

FLECK, A. T.; NYE, T.; REPENNING, C.; STAHL, F.; ZAHN, M.; SCHENK, K. S. Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). *Journal of Experimental Botany*, v. 62, n. 6, p. 2001-2011, 2011.

FLORA DO BRASIL 2020. *Jardim Botânico do Rio de Janeiro*. Disponível em: <www.floradobrasil.jbrj.gov.br>. Acesso em: 10 nov. 2020.

FLORES, A.; LIMA, D. Fibras vegetais utilizadas no artesanato comercializado em Boa Vista, Roraima. *Boletim do Museu Integrado de Roraima*, v. 7, n. 1, p. 35-39, 2013.

FONTE, A. P. N. *Uasei, o livro do açai: saberes do povo Karipuna*. São Paulo: Iepé, 2015. 79 p.

FOSTER, A. S. Structure and ontogeny of the terminal sclereids in the leaf of *Mouriria huberi* cogn. *American Journal of Botany*, v. 34, n. 9, p. 501-514, 1947.

FRANDSEN, A. F. *Polarized Light Microscopy*. NASA, Kennedy Space Center NE-L3, v. 321, p. 867-6303, 2016.

FRANKLIN, G. L. Preparation of Thin Sections of Synthetic Resins and Wood-Resin Composites, and a New Macerating Method for Wood. *Nature*, v. 155, n. 3924, p. 51, 1945.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Compound vascular bundles in monocotyledonous stems: construction and significance. *Kew Bulletin*, v. 41, n. 3, p. 561-574, 1986.

GERMANO, C. M.; LUCAS, F. C. A.; MARTINS, A. C. C. T.; MOURA, P. H. B.; LOBATO, G. J. M. Comunidades ribeirinhas e palmeiras no município de Abaetetuba, Pará, Brasil. *Scientia Plena*, v. 10, n. 11, p. 1-10, 2014.

GEYDAN, T. D.; MELGAREJO, L. M. Plasmodesmos: Estructura y Función. *Acta Biológica Colombiana*, v. 11, supl. 1, p. 91-96, 2006.

GOMES-SILVA, D. A. P. Patauá. In: SHANLEY, P.; MEDINA, G. (Eds.). *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR, Imazon, 2005. p.197-202.

GONÇALVES, F. A. C.; AMARAL, E. L. S.; LOPES JUNIOR, J. L.; LOPES, B. L. S.; RIBEIRO JUNIOR, L. S.; BRABO, D. R.; AMARANTE, C. B. Fibras vegetais: aspectos gerais, aproveitamento, inovação tecnológica e uso em compósitos. *Espacios*, v. 39, n. 6, p. 12-27, 2018.

GONZÁLEZ, O. M.; GARCIA, P. M. A.; BARRIGAS, Z. H. L.; ANDINO, B. N. S. Mechanical Efficiency and Biomechanical Performance of Innovative Sandwich-Like Composite Wall Biopanel - A Structural Alternative for Constructions in High-Risk Seismic and Windy Regions. *Solid State Phenomena*, v. 304, p. 81-88, 2020.

GOTTLIEB, O. R. Lignoides de plantas amazônicas: investigações biológicas e químicas. *Acta amazonica*, v. 18, n. 1/2, p. 333-344, 1988.

\_\_\_\_\_; KAPLAN, M. A. C.; BORIN, M. R. M. *Biodiversidade: um enfoque químico-biológico*. Rio de Janeiro: Ed. UFRJ, 1996. 268 p.

\_\_\_\_\_; YOSHIDA, M. Lignoides, com atenção especial à química das neolignanais. *Química Nova*, v. 7, p. 250-273, 1984.

GOVAERTS, R.; DRANSFIELD, J. *World Checklist of Palms*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005. 223 p.

GUIMARÃES, B. M. G. *Estudo das características físico-químicas de fibras têxteis vegetais de espécies de Malvaceae*. 167 f. Dissertação (Mestrado em Ciências). Programa de Pós-Graduação em Têxtil e Moda, Escola de Artes, Ciências e Humanidades. Universidade de São Paulo. 2014.

GUNTZER, F.; KELLER, C. K.; MEUNIER, J. D. Benefits of plant silicon for crops: a review. *Agronomy for Sustainable Development. Dev.*, v. 32, n. 1, p. 201-213, 2012.

HANIPAH, S. H.; OMAR, F. N.; TALIB, A. T.; MOHAMMED, M. A. P.; BAHARUDDIN, A. S.; WAKISAKA, M. Effect of Silica Bodies on Oil Palm Fibre-Polyethylene Composites. *BioResources*, v. 15, n. 1, p. 360-367, 2020.

\_\_\_\_\_; MOHAMMEDA, M. A. P.; BAHARUDDINA, A. S. Non-linear mechanical behaviour and bio-composite modelling of oil palm mesocarp fibres. *Composite interfaces*, v. 23, n. 1, p. 37-49, 2016.

\_\_\_\_\_; OMAR, F. N.; XIANG, L. Y.; MOHAMMED, M. A. P.; BAHARUDDIN, A. S.; ABDULLAH, J. Micromechanics of oil palm fibres with silica bodies. *Plant Biomechanics International Conference*, 2015.

RASHID, I.; MIRA, S.; ZURRO, D.; DAR, R. A.; RESHI, Z. A. Phytoliths as proxies of the past. *Earth-Science Reviews*, v. 194, p. 234-250, 2019.

HELLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. *Tropical trees and forests: an architectural Analysis*. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 444 p.

HENDERSON, A. A revision of *Desmoncus* (Arecaceae). *Phytotaxa*, v. 35, n. 1, p. 1-14, 2011.

\_\_\_\_\_; GALEANO, G.; BERNAL, R. *A field guide to the palms of the Americas*. New Jersey: Princeton University Press, 1995. 363 p.

HIURA, A. L.; ROCHA, A. E. Flora das cangas da Serra de Carajás, Pará, Brasil: Arecaceae. *Rodriguésia*, v. 69, n. 1, p. 41-48, 2018.

HOMMA, A. K. O.; MULLER, A. A. ; MULLER, C.H. ; FERREIRA, C. A. P. ; FIGUEIREDO, F. J. C. ; VIÉGAS, I. J. M. ; FARIAS NETO, J. T ; COHEN, K. O. ; SOUZA, L. A. ; VASCONCELOS, M. A. M. ; NOGUEIRA, O. L. ; ALVES, S. M. ; LEMOS, W. P. *Açaí*. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2005 (Sistema de Produção). 137 p.

INSTITUTO DE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO, SOCIAL E AMBIENTAL DO ESTADO DO PARÁ - IDESP. *Estatística Municipal*: Barcarena. Belém, 2009.



INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA DO BRASIL – INMET. *Histórico de dados meteorológicos, 2018*. Ministério da agricultura, pecuária e abastecimento. Brasília - DF, 2022. Disponível em: <<https://portal.inmet.gov.br>>. Acesso em: 7 jun. 2023.

JANE, F. W. *The Structure of Wood*. London: A & C Black, 1956. 478 p.

JARDIM, M. A. G.; CUNHA, A. C. C. Usos de palmeiras em uma comunidade ribeirinha da do estuário Amazônico. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, v. 14, n. 1, p. 69-77, 1998.

\_\_\_\_\_; SANTOS, G. C. D.; MEDEIROS, T. D. S.; FRANCEZ, D. D. C. Diversidade e Estrutura de Palmeiras em Floresta de Várzea do Estuário Amazônico. *Amazônia: Ciência & Desenvolvimento*, v. 2, n. 4, p. 67-84, 2007.

\_\_\_\_\_; STEWAR, P. J. Aspectos etnobotânicos e ecológicos de palmeiras no município de Novo Airão, estado do Amazonas, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, v. 10, n. 1, p. 69-76, 1994.

JOHANSEN, D. A. *Plant microtechnique*. New Deldi: MacGraw-Hill, 1940. 523 p.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P.; DONOGHUE, M. J. *Sistemática vegetal: um enfoque filogenético*. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 632 p.

JURA-MORAWIEC, J.; TULIK, M. Budowa pni drzew jednoliściennych. *Sylwan*, v. 154, n. 11, p. 755-763, 2010.

KAHN, F.; de GRANVILLE, J. J. *Palms in forest ecosystems of Amazônia*. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 226 p.

KARNOVSKY, M. J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electronmicroscopy. *Journal of Cell Biology*, v. 27, n. 137, p. 137-138, 1965.

KATZ, O. Silicon and plant-animal interactions: towards an evolutionary framework. *Plants*, v.9, n. 4, 430, 2020.

KIKUCHI, T. Y. P.; CALLADO, C. H. Brazilian Amazonian palm-stem types and uses: a review. *Acta Amazonica*, v. 51, n. 4, p. 334-346, 2021.

\_\_\_\_\_; POTIGUARA, R. C. V; SANTOS, P. P. Caracterização histoquímica e ultra-estrutural do estipe de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, v. 2, n. 2, p. 61-68, 2007.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR: Seropédica, 1997. 198 p.

KRUSKAL, W. H.; WALLIS, W. A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, v. 47, n. 260, p. 583-621, 1952.

KUMAR, S.; SOUKUP, M.; ELBAUM, R. Silicification in Grasses: variation between different cell types. *Frontiers in Plant Science*, v. 8, 438, 2017.

KUNIYOSHI, Y. S. *Aspectos morfo-anatômicos do caule, raíz e folha de Tabebuia cassinoides (Lam.) DC. (Bignoniaceae) em diferentes fases sucessionais no litoral do Paraná.* 1993. 130 p. Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.

KVEDARAS, O. L.; KEEPING, M. G.; GOEBEL, R.; BYRNE, M. Effects of silicon on the African stalk borer *Eldana saccharina* (Lepidoptera: Pyralidae) in sugarcane. *Proceeding of South African Sugar Technology Association*, v.79, p.359-362, 2005.

LEITE, K. R. B.; SCATENA, V. L. Anatomia do Segmento Foliar de Espécies de *Syagrus* Mart. (Aracaceae) na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus, Série Ciências Biológicas*, v.1, n. 1, p. 3-14, 2001.

LEMOS, A. M.; FRENDEBERG, F. C. Estudo da utilização de fibra de coco em vigas de concreto. *Engineering Sciences*, v. 7, n. 2, p. 1-8, 2019.

LEPSCH, I. *Entrevista com Igo Lepsch: Análise de Fitólitos.* Disponível em: <<https://www.ofitexto.com.br/comunitexto/entrevista-com-igo-lepsch-analise-de-fitolitos>>. Acesso em: 30 out. 2020.

LIESE, W.; WEINER, G. Ageing of bamboo culms. A review. *Wood Science and Technology*, v. 30, n. 2, p. 77-89, 1996.

LIESENFELD, M. V. A.; VIEIRA, G. Fire impacts on the plant individual level and future directions of fire ecology in the amazon rainforest. *SAJEBTT*, v. 7, n. 1, p. 618-647, 2020.

LIMA, L. P.; GUERRA, G. A. D.; MING, L. C.; MACEDO, M. R. A. Ocorrência e usos do tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em comunidades ribeirinhas, quilombolas e de agricultores tradicionais no município de Irituia, Pará. *Amazônica, Revista de Antropologia*, v. 5, n. 3, p. 762-778, 2013.

LIN, S. Y.; SARKANEN, S. *Lignin nd lignan biosynthesis.* Washington: American chemistry Society, 1996. 436 p.

LINS, U.; BARROS C. F.; CUNHA, M.; MIGUENS, F. C. Structure, morphology, and composition of silicon biocomposites in the palm tree *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. *Protoplasma*, v. 220, n. 1/2, p. 89-96, 2002.

LIU, L.; JIE, D.; LIU, H.; GAO, G. Assessing the importance of environmental factors to phytoliths of *Phragmites communis* in north-eastern China. *Ecological Indicators*, v. 69, p. 500-507, 2016.

LOPES, L. K. C; FEIO, A. C. Silica bodies in *Selaginella* (Selaginellaceae). *American Fern Journal*, v. 110, n. 1, p. 29-41, 2020.

LORENTE, F. L., PESSENDA, L. C. R; CALEGARI, M. R.; COHEN, M. C. L.; ROSSETTI, D.; GIANNINI, P. C. F.; BUSO JUNIOR, A. A.; CASTRO, D. F.; FRANÇA, M. C.; BENDASSOLLI, J. A.; MACARIO, K. Fitólitos como indicadores de mudanças ambientais

durante o Holoceno na costa norte do estado do Espírito Santo (Brasil). *Quaternary and Environmental Geosciences*, v. 6, n. 1, p. 26-40, 2015.

LORENZI, H.; NOBLICK, L. R.; KAHN, F.; FERREIRA, E. *Flora brasileira: Arecaceae* (Palmeiras). Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2010. 382 p.

LUGO, A. E.; SCATENA, F. N. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica*, v. 28, n. 4, p. 585-599, 1996.

LUX, A.; LUKACOVÁ, Z.; VACULÍK, M.; SVUBOVÁ, R.; KOHANOVÁ, J.; SOUKUP, M.; MARTINKA, M.; BOKOR, B. Silicification of Root Tissues. *Plants*, v. 9, n. 1, p. 111, 2020.

LUZ, L. D.; KALINOVSKI, E. C. Z.; PAROLIN, M.; SOUZA FILHO, E. E. Estágio atual do conhecimento sobre fitólitos no Brasil. *Terrae Didactica*, v. 11, n. 1, p. 52-64, 2015.

MA, J. F. Silicon uptake and translocation in plants. In: *Proceedings of the International Plant Nutrition Colloquium XVI, Department of Plant Sciences*, 2009. 7 p.

\_\_\_\_\_; YAMAJI, N. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends in Plants Science*, v.11, n. 8, p. 392-397, 2006.

\_\_\_\_\_; TAKAHASHI, E. Functions of silicon in plant growth. In: *Soil fertilizer and plant silicon research in japan*. 1. ed., New York: Elsevier science, 2002. p.107-180.

MACE, M. E.; HOWELL, C. R. Histochemistry and identification of condensed tannin precursor in roots os cotton seedlings. *Canadian Journal of Botany*, v. 52, n. 11, p. 2423-2426, 1974.

MACÍA, M. J.; MACÍA, M. J.; ARMESILLA, P. J.; CÁMARA-LERET, R.; PANIAGUA-ZAMBRANA, N.; VILLALBA, S.; BALSLEV, H.; PARDO-DE-SANTAYANA, M. Palm Uses in Northwestern South America: A Quantitative Review. *The Botanical Review*, v. 77, n. 4, p. 462-570, 2011.

\_\_\_\_\_. Multiplicity in palm uses by the Huaorani of Amazonian Ecuador. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 144, n. 2, p. 149-159, 2004.

MAGELLAN, T. M.; TOMLINSON, P. B.; HUGGETT, B. A. Stem anatomy in the spiny american palm *Bactris* (Arecaceae-Bactridinae). *Hoehnea*, v. 42, n. 3, p. 567-579, 2015.

MAGLIANO, M. V. M; PANDOLFELLI, V. C. Características da sílica coloidal e seus efeitos em concretos refratários. *Cerâmica*, v. 56, p. 141-147, 2010.

MAR, G. D.; TROVATO, V. W.; DUPAS, E. O uso do silício e seus benefícios para agricultura brasileira: revisão. In: *Agronomia: avanços e perspectivas*, Organizadores ALAN MARIO ZUFFO, JORGE GONZÁLEZ AGUILERA. Nova Xavantina, MT: Pantanal, 2020. p. 107-136. MARQUES, W. P. G.; ANJOS, T. O.; COSTA, M. N. R F. Plantas medicinais usadas por comunidades ribeirinhas do Estuário Amazônico. *Brazilian Journal of Development*, v. 6, n. 10, p. 74242-74261, 2020.

MÄULE, C. Das Verhalten verholzter Membraner gegen Kaliumpermanganat. *Eine Holzreaktion neue Art. Beitrage zur wissenschaftlichen Botanik*, v. 4, p. 166-185, 1901.

MENDES, L. S., SOUZA, C. H. E., MACHADO, V.J. Adubação com silício: influência sobre o solo, planta, pragas e patógenos. *Revista do Centro Universitário de Patos de Minas*, v. 2, p. 51-63, 2011.

MENDONÇA, M. S.; OLIVEIRA, A. B.; ARAÚJO, M. G. P.; ARAÚJO, L. M. G. Morfo-anatomia do fruto e semente de *Oenocarpus minor* Mart. (Arecaceae). *Revista Brasileira de Sementes*, v. 30, n. 1, p. 90-95, 2008.

MENEGALE, M. L. C.; CASTRO, G. S. A. C.; MANCUSO, M. A. C. Silício: interação com o sistema solo-planta. *Journal of Agronomic Sciences*, v. 4, n. especial, p. 435-454, 2015.

MERCADER, J.; BENNETT, T.; ESSELMONT, C.; SIMPSON, S.; WALDE, D. Phytoliths in woody plants from the Miombo woodlands of Mozambique. *Annals of Botany*, v. 104, n. 1, p. 91-113, 2009.

MESQUITA, A. L.; BARRERO, N. G.; FIORELLI, J.; CHRISTOFORO, J. L.; DE FARIA, L. J. G.; LAHR, F. A. R. Eco-particleboard manufactured from chemically treated fibrous vascular tissue of açai (*Euterpe oleracea* Mart.) Fruit: a new alternative for the particleboard industry with its potential application in civil construction and furniture. *Industrial Crops and Products*, v. 112, n. 1, p. 644-651, 2018.

\_\_\_\_\_; LINS, A. L. F. A.; BARRETO, N. M. G.; SANTOS, S. F.; PERES, C. E. B.; FARIAS, L. J. G. Anatomical and physicochemical characterization of açai fruit fiber as an alternative raw material in ecopanel production. In: *Engenharia de Produtos Naturais: planejamento, experimentação, obtenção de produtos e purificação*. Orgs.: Lênio José Guerreiro de Farias e Elisângela Lima Andrade. Científica digital, Belém, PA, 2021.

MIRANDA, I. P. A. Recursos agroenergéticos a partir de palmeiras nativas para a agricultura familiar na Amazônia brasileira. In: Finco, M. V. A.; Bailis, R. (org.). *Agroenergia e Stakeholders na Amazônia Legal Brasileira: teoria e prática*. 1. ed. Rio de Janeiro: Publít, v. 1, p. 107-117, 2014.

\_\_\_\_\_; RABELO, A. *Guia de Identificação das Palmeiras de Porto Trombetas/Pará*. Manaus: Editora da Universidade Federal do Amazonas, 2008. 365 p.

\_\_\_\_\_; RABELO, A.; BUENO, C. R.; BARBOSA, E. M.; RIBEIRO, M. N. *Frutos de palmeiras da Amazônia*. Manaus: MCT/ INPA, 2001. 120 p.

MIRANDA, P. S.; MORAES, T. R.; SANTOS, J. R. E.; CARVALHO, F. D.; VIANA, J. P.; PÉREZ-MALUF, R. Aplicação de silício na cultura do milho. *Revista de Ciências Agroambientais*, v. 16, n. 1, p. 1-6, 2018.

MIRANDA, D. L. C., SANQUETTA, C. R.; COSTA, L. G. S. CORTE, A. P. D. Biomassa e Carbono em *Euterpe oleracea* Mart., na Ilha do Marajó - PA. *Floresta e Ambiente*, v. 19, n. 3, p. 336-343, 2012.

MØLLER, J. D.; RASMUSSEN, H. Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 89, n. 1, p. 53-76, 1984.

MORAIS, S. A. L.; NASCIMENTO, E. A.; MELO, D. C. Análise da madeira do *Pinus oocarpa* parte II – caracterização estrutural da lignina de madeira moída. *Revista Árvore*, v. 29, n. 3, p. 471-478, 2005.

MORCOTE-RÍOS, G.; BERNAL, R.; RAZ, L. Phytoliths as a tool for archaeobotanical, palaeobotanical and palaeoecological studies in Amazonian palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 182, n. 2, p. 348-360, 2016.

MORI, C. L. S. O.; LIMA, J. T, MORI, F. A.; TRUGILHO, P. F.; GONCALEZ, J. C. Caracterização da cor da madeira de clones de híbridos de *Eucalyptus* spp. *Cerne*, v. 11, n. 2, p. 137-146, 2005.

MOURA J. C. M. S.; BONINE. C. A. V.; VIANA, J. O. F.; DORNELAS, M. C.; MAZZAFERA, P. Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, v. 52, n. 4, p. 360-376, 2010.

MUSCARELLA, R.; EMILIO, T.; PHILLIPS, L. O.; LEWIS, S. L.; SLIK, F.; BAKER, W. L et al. The global abundance of tree palms. *Global Ecology and Biogeography*, v. 29, n. 1, p. 1495-1514, 2020.

NARDY, A. J. L. *Ortoscopia III*. Observação dos minerais e Nicóis cruzados. Birrefringência, sinais de alongação e espessura. Mineralogia ótica. Práticas PVIII. São Paulo. 2007. 9p.

NAWAZ, M. A.; ZAKHARENKO, A. M.; ZEMCHENKO, I. V.; HAIDER, M. S.; ALI, M. A.; IMTIAZ, M.; CHUNG, G.; TSATSAKIS, A.; SUN, S.; GOLOKHVAST, K. S. Phytolith Formation in Plants: From Soil to Cell. *Plants*, v. 8, n. 8, p. 249-256, 2019.

NEUMANN, D.; DE FIGUEIREDO, C. A novel mechanism of silicon uptake. *Protoplasma*, v. 220, n. 1/2, p. 59-67, 2002.

NEUMANN, K.; STRÖMBERG, C. A. E.; BALL, T.; ALBERT, R. M.; VRYDAGHS, L.; CUMMINGS, L. S. International Code for Phytolith Nomenclature (ICPN) 2.0 International. *Annals of Botany*, v. 124, n. 2, p. 189-199, 2019.

OLIETE, J. I. *Piaçabeiros e piaçaba no médio rio Negro (Amazonas-Brasil), socioeconomia da atividade extrativista e ecologia da Leopoldinia piassaba Wallace*. Dissertação de Mestrado. 2007. 107 f. Instituto de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2007.

OLIVEIRA, G. L. *Caracterização molecular do sistema multicomplexado da parede celular de Euterpe oleracea Mart. (Arecaceae)*. 2017. 84 f. (Doutorado em Ciências Ambientais e Florestais) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

\_\_\_\_\_ ; LIMA, H. R. P.; SILVA, B. C.; CARVALHO, M. G.; CASTRO, R. N.; ABREU, H. S.; CAR-VALHO, A. M. Structural characterization of the stem cell wall lignin of *Euterpe oleracea*. *Ciência Florestal*, v. 32, n. 3, p. 1323-1344, 2022.

\_\_\_\_\_; ABREU, H. S.; ELIAS, T. F.; SILVA, B. C.; GURGEL, M. M.; GONÇALVES, C. H. R.; SOARES, G. L. G. Histochemistry and infrared microspectroscopy of lignified tissue in young stems of *Struthanthus vulgaris* Mart. *Floresta e Ambiente*, v. 20, n. 2, p. 257-263, 2013.

OLIVEIRA, J.; ALMEIDA, S. S.; VILHENA-POTYGUARA, R.; LOBATO, L. C. B. Espécies vegetais produtoras de fibras utilizadas por comunidades amazônicas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, v. 7, n. 2, p. 393-428, 1991.

\_\_\_\_\_; POTIGUARA, R. C. V.; LOBATO, L. C. B. Fibras vegetais utilizadas na pesca artesanal na microrregião do Salgado, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Humanas*, v. 1, n. 2, p. 113-127, 2006.

OLIVEIRA, A. B.; MENDONÇA, M. S.; ARAÚJO, M. G. P. Aspectos anatômicos do embrião e desenvolvimento inicial de *Oenocarpus minor* Mart.: uma palmeira da Amazônia. *Acta Botanica Brasilica*, v. 24, n. 1, p. 20-24, 2010.

OMAR, F. N.; HANIPAH, S. H.; XIANG, L. Y.; MOHAMMED, M. A. P.; BAHARUDDIN, A. S.; ABDULLAH, J. Micromechanical modelling of oil palm empty fruit bunch fibres containing silica bodies. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, v. 62, p. 106-118, 2016.

\_\_\_\_\_; MOHAMMED, M. A. P.; BAHARUDDIN, A. S.; ABDULLAH, J. Effect of silica bodies on the mechanical behaviour of oil palm empty fruit bunch fibres. *BioResources*, v. 9, n. 4, p. 7041-7058, 2014.

PACE, M. R.; BOTÂNICO, M. P.; ANGYALOSSY, V. Diversity of metaxylem vessel elements in three *Syagrus* palms (Arecaceae) of different habits. *Acta Botanica Brasilica*, v. 25, n. 2, p. 315-323, 2011.

PALMWEB 2022. *Palmweb*: palms of the world online. Disponível em: <<https://palmweb.org/>>. Acesso em: 11 mai. 2022.

PANIAGUA-ZAMBRANA, N. Y.; CAMARA-LERÉT, R.; BUSSMANN, R. W.; MACÍA, M. J. The influence of socioeconomic factors on traditional knowledge a cross scale comparison of palm use in northwestern South America. *Ecology and Society*, v. 19, n. 4, p. 9-23, 2014.

PARRY; D. Y.; HODSON, M. J.; SANGSTER, A. G. Some recent advances in studies of silicon in higher plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, v. 304, n. 1121, p. 537-549, 1984.

PARTHASARATHY, M. V.; KLOTZ, L. H. Palm "Wood" – II. Ultrastructure Aspects of Sieve Elements, Tracheary Elements and Fibers. *Wood Science and Technology*, v. 10, n. 4, p. 247-271, 1976.

PASSOS, M. A. B.; MENDONÇA, M. S. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. *Acta Amazonica*, v. 36, n. 4, p. 431-436, 2006.

PATERSON, R. A.; LOWE, B. J.; SMITH, C. A.; LORD, J. M.; NGARIMU-CAMERON, R. Polarized Light Microscopy: An Old Technique Casts New Light on Māori Textile Plants. *Archaeometry*, v. 59, n. 5, p. 1-15, 2017.

PENNAS, L. G. A.; CATTANI, I. M.; LEONARDI, B.; SEYAM, A-F. M.; MIDANI, M.; MONTEIRO, A. S.; BARUQUE-RAMOS, J. Textile palm fibers from Amazon biome. *Materials Research Proceedings*, v. 11, p. 262-274, 2019.

PERRY C. C. Chemical studies of biogenic silica. In: MANN S., WEBB J. WILLIAMS RJP (eds). *Biom mineralization: chemical and biochemical perspectives*. VCH, Weinheim, 1989. p. 223-256.

PETIT, G.; DECLERCK, F. A. J.; CARRER, M.; ANFODILLO, T. Axial vessel widening in arborescent monocots. *Tree Physiology*, v. 34, n. 2, p. 137-145, 2014.

PINHEIRO, C. U. B.; SANTOS, V. M.; FERREIRA, F. R. R. Usos de subsistência de espécies vegetais na região da baixada maranhense. *Amazônia: Ciência & Desenvolvimento*, v. 1, n. 1, p. 235-250, 2005.

PINTAUD, J-C.; GLORIA GALEANO, G.; BALSLEV, H.; BERNAL, R.; BORCHSENIUS, F.; FERREIRA, E.; DE GRANVILLE, J-J; MEJÍA, K.; MILLÁN, B.; MORAES, M.; NOBLICK, L.; STAUFFER, F. W.; KAHN, F. Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e história evolutiva. *Revista Peruana de Biología*, v. 15, p. 7-29, 2008.

PIPERNO, D. R. *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Lanham, Md: Altamira Press, 2006. 238 p.

POZZA, A. A. A.; ALVES, E.; POZZA, E. A.; CARVALHO, J. G.; MONTANARI, M.; GUIMARÃES, P. T. G.; SANTOS, D. M. Efeito do silício no controle da cercosporiose em três variedades de cafeeiro. *Fitopatologia Brasileira*, v. 29, n. 2, p.185-188, 2004.

PRANCE, G. T.; BALÉE, W.; BOOM, B. M.; CARREIRO, R. L. Quantitative ethnobotany and the case of conservation in Amazonia. In: *Ethnobotany: Evolution of a Discipline* Edited by Richard Evans Schultz e Siri von Reis. Dioscorides Press, THEODORE R. DUDLEY, PhD., General Editor, Portland, Oregon, USA, 1995.

PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J.; GREGORY, M. Systematics and Biology of Silica Bodies in Monocotyledons. *The Botanical Review*, v. 69, n. 4, p. 377-440, 2003.

PURVIS, A. C.; COLLIER, D. C.; WALLS, D. *Laboratory techniques in botany*. London: Butterworths, 1964. 371 p.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2022. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponível em: <<http://www.r-project.org/index.html>>. Acesso em: 15 mar 2022

RAO, A. N.; CHIN, W. Y. Foliar sclereids in certain members of Annonaceae and Myristicaceae. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung. Abt. A, Physiologie and Biochemie*, v. 156, n. 2, p. 220-231, 1966.

RAO, A. R.; MALAVIYA, M. The distribution, structure and ontogeny of sclereids in *Dendrophoe falcata* (L.f.) Ettings. *Proceedings/Indian Academy of Sciences*, v. 55, n. 5, p. 239-243, 1962.

RAO, T. A. Comparative morphology and ontogeny of foliar sclereids in seed plants - 1. *Memecylon L. Phytomorphology*, v. 7, p. 306-330, 1957.

\_\_\_\_\_; BHUPAL, O. P. Typology of sclereids in a few taxa of the Thymelaceae. *Current Science*, v. 41, n. 24, p. 884-886, 1972.

\_\_\_\_\_; CHIN, W. Y. Foliar sclereids in certain members of Annonaceae and Myristicaceae. *Flora Abt. B. Bd.* v. 156, n. 2, p. 220-231, 1966.

\_\_\_\_\_; MANNA, M. K. The taxonomic significance of the typology of sclereids in a few taxa of the subfamily Oleoideae of Oleaceae. *Proceedings/Indian Academy of Sciences*, v. 82, p. 29-40, 1975.

RASBOLD, G. G.; MONTEIRO, M. R.; PAROLIN, M.; CAXAMBÚ, M. G.; PESSENDA, L. C. R. Caracterização dos tipos morfológicos de fitólitos presentes em *Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) L. H. Bailey (Arecaceae). *Iheringia*, v. 66, n. 2, p. 265-270, 2011.

RASHID, I.; MIR, S. H.; ZURRO, D.; DAR, R. A.; RESHI, Z. A. Phytoliths as proxies of the past. *Earth-Science Reviews*, v. 194, p. 234-250, 2019.

RASMUSSEN, H. N. An aspect of orchid anatomy and adaptationism. *Lindleyana*, v. 1, p. 102-107, 1986.

RAVEN J. A. The transport and function of silicon in plants. *Biological Reviews*, v. 58, n. 2, p. 179-207, 1983.

REYNOLDS, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, v. 17, n. 1, p. 208-212, 1963.

RIBEIRO, A. H. *O Buriti (Mauritia flexuosa L. f.) na terra indígena Araçá, Roraima: usos tradicionais, manejo e potencial produtivo*. 2010. 101 f. Dissertação (Mestrado em Manejo florestal, Silvicultura) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2010.

RIBEIRO, J. E. L. S.; HOPKINS, M. J. G.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C. A.; COSTA, M. A. S.; BRITO, J. M. D.; SOUZA, M. A. D.; MARTINS, L. H. P.; LOHMANN, L. G.; ASSUNÇÃO, P. A. C. L.; PEREIRA, E. C.; SILVA, C. F.; MESQUITA, M. R.; PROCÓPIO, L. C. *Flora da reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*. Manaus: INPA, 1999. p. 816.



RICH, P. M. Developmental anatomy of the stem of *Welfia georgii*, *Iriarteia gigantea*, and other arborescent palms: implications for mechanical support. *American Journal of Botany*, v. 74, n. 6, p. 792-802, 1987.

ROCHA, A. E. S. *Guia de Coleta e Identificação de Palmeiras Nativas do Estado do Pará*. Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2017. 4 p.

\_\_\_\_\_; SILVA, M. F. F. Aspectos fitossociológicos, florísticos e etnobotânicos das palmeiras (Arecaceae) de floresta secundária no município de Bragança, PA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 19, n. 3, p. 657-667, 2005.

ROCHA, C. B. R.; POTIGUARA, R. C. V. Morfometria das fibras das folhas de *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. (ARECACEAE). *Acta Amazonica*, v. 37, n. 4, p. 511-516, 2007.

RODRIGUES, J. K.; MENDONÇA, M. S.; GENTIL, D. F. O. Aspectos biométricos, morfoanatômicos e histoquímicos do pirênio de *Bactris maraja* (Arecaceae). *Rodriguésia*, v. 66, n. 1, p. 75-85, 2015.

RODRIGUES, L. C.; SANTANA, M. A. E. Determinação do teor de sílica em madeira por espectroscopia de absorção atômica de chama versus espectroscopia no ultravioleta-visível. *Ciência Florestal*, v. 18, n. 2, p. 259-264, 2008.

RODRIGUES, L. M. B.; LIRA, A. U. S.; SANTOS, F. A.; JARDIM, M. A. G. Composição florística e usos das espécies vegetais de dois ambientes de floresta de várzea. *Revista Brasileira de Farmácia*, v. 87, n. 2, p. 45-48, 2006.

ROVEDDER JÚNIOR, P.; ACOSTA, P.; SCHULZ, H. R.; GALLIO, E.; GATTO, D. A. Propriedades físicas e químicas da madeira de *Pinus elliottii* impregnada com sílica. *Scientia Forestalis*, v. 49, p. 3478, 2021.

RUDALL, P. New records of secondary thickening in monocotyledons. *IAWA Journal*, v. 16, n. 3, p. 261-268, 1995.

RUDALL, P.; CHASE, M. W. Systematics of Xanthorrhoeaceae *sensu lato*: evidence for polyphyly. *TELOPEA Journal of Plant Systematics*, v. 6, n. 4, p. 629-647, 1996.

RUFINO, M. S. M.; ALVES, R. E.; BRITO, E. S.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J.; SAURA-CALIXTO, F.; MANCINI-FILHO, J. Bioactive compounds and antioxidant capacities of 18 non-traditional tropical fruits from Brazil. *Food Chemistry*, v. 21, n. 4, p. 996-1002, 2010.

SALIBA, E. O. S.; RODRIGUEZ, N. M.; MORAIS, S. L.; PILÓ-VELOSO, D. Ligninas - Métodos de obtenção e caracterização química. *Ciência Rural*, v. 31, n. 5, p.917-928, 2001.

SALLEH, N. F. D. M.; HAMID, K. H. K; HUSSAIN, N. H. Removal of silica bodies on oil palm empty fruit bunch surfaces and application for biogas production. *Advanced Materials Research*, v. 709, p. 895-899, 2013.

SALM, R.; ALBERNAZ, A. L. K. M.; JARDIM, M. Abundance and diversity of palms in the sustainable forest district of BR 163, Pará Brazil. *Biota Neotropica*, v. 11, n. 3, p. 99-105, 2011.

SANDER, N. L.; SILVA, C. J.; ARRUDA, J. C.; MORAIS, M.; LÁZARO, W. L.; BARROS, F. B.; SILVA, M. T. P. Non-timber forest products of *Mauritia flexuosa* L.f.: Loss or permanence in quilombola communities of southern Amazon? *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais*, v. 9, n. 1, p. 43-55, 2018.

SANGSTER, A. G.; HODSON, M. J. Silica in higher plants. *Ciba Found Symp.*, v. 121, n. 1, p. 90-107, 1986.

SANTANA, M. A. E.; RODRIGUES, L. C.; CORADIN, V. T. R.; OKINO, E. Y. A.; SOUZA, M. R. Silica content of 36 Brazilian tropical wood species. *Holzforschung*, v. 67, n. 1, p. 19-24, 2013.

SANTOS, I. A. M.; DIAS, D. L. C.; LEITE, K. R. B.; SILVA, M. S.; SILVA, L. B. Aproveitamento de resíduos em *Attalea pindobassu* Bondar (Arecaceae) através da análise micrométrica das fibras do fruto e da folha. In: SANTOS, F. A. R.; CARNEIRO, C. E. (Orgs.). *Aproveitamento de resíduos em Attalea pindobassu Bondar (Arecaceae) através da análise micrométrica das fibras do fruto e da folha*. 1. ed. Teresina Piauí: EDUFPI, v. 1, p. 24-30, 2019.

SANTOS, R. S.; COELHO-FERREIRA, M. Estudo etnobotânico de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) em comunidades ribeirinhas do Município de Abaetetuba, Pará, Brasil. *Acta Amazonica*, v. 42, p. 1-10, 2012.

\_\_\_\_\_; COELHO-FERREIRA, M.; LIMA, P. G. C. Espécies fibrosas em mercados do Distrito Florestal Sustentável da BR-163. *Biota Amazônia*, v. 6, p. 101-109, 2016.

SASS, J. E. *Botanical microtechnique*. Ames: Iow State University. 1951 p.

SCHMITT, U.; WEINER, G.; LIESE, W. The Fine Structure of the Stegmata in *Calamus Axillaris* during Maturation. *IAWA Journal*, v. 16, n. 1, p. 61-68, 1995.

SHANLEY, P.; MEDINA, G. S. *Frutíferas e Plantas Úteis na Vida Amazônica*. Belém: CIFOR/Imazon, 2005. 300 p.

SHEUE, C-R.; SHEUE, C-R.; LIU, J-W.; LIU, H-Y; KUO-HUANG, L-L.; CHESSON, P.; CHEN, J.; KIEW, R. Silica bodies of *Selaginella erythropus*: detection, morphology and development. *Flora*, v. 264, n. 151558, 2020.

SILVA, A. M. V. *Avaliação do comportamento térmico de compósitos poliméricos produzidos com resíduos de açaí em edificações na Amazônia*. 2019. 99 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Civil), Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2019.

SILVA, A. J. B.; MIRANDA, I. P. A. Potencial bioeconômico das palmeiras e seus insumos como oportunidade de desenvolvimento sustentável para as comunidades locais. In: *Meio Ambiente, sustentabilidade e Tecnologia*. Belo Horizonte: Poisson, p. 8-17, 2019.

\_\_\_\_\_ ; SEVALHO, E. S.; MIRANDA, I. P. A. Potencial das palmeiras nativas da Amazônia brasileira para a bioeconomia: análise em rede da produção científica e tecnológica. *Ciência Florestal*, v. 31, n. 2, p. 1020-1046, 2021.

SILVA, E.; MARQUES, M.; FORNARI JUNIOR, C. Aplicação de fibra de coco em matrizes cimentícias application of coconut fiber in cementitious matrix. *Rev. Elet. em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental*, v. 8, n. 8, p. 1555-1561, 2012.

SILVA, R. J. F.; POTIGUARA, R. C. V. Substâncias ergásticas foliares de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae): caracterização histoquímica e ultra-estrutural. *Acta Amazônica*, v. 39, n. 4, p. 793-798, 2009.

\_\_\_\_\_. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). *Acta Amazônica*, v. 22, n. 4, p. 999-1014, 2008.

SIMÃO, D. G.; SCATENA, V. L. Morphology and anatomy in *Heliconia angusta* Vell. and *H. vellozina* L. Emygd. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 24, n. 4, p. 415-424, 2001.

SIMPSON, M. G. *Plant Systematic*. 2. ed. London: Academic Press, 2010. 727 p.

SMITH, N. *Palms and People in the Amazon*. Geobotany Studies (Basics, Methods and Case Studies). Switzerland: Springer, 2015. 513 p.

\_\_\_\_\_ ; PLAGNOL, D. V. Conhecimento e uso de espécies vegetais arbóreas pelos seringueiros da Reserva Extrativista do Alto Juruá, Acre. In: SIVIERO, A.; MING, L.C.; SILVEIRA, M.; DALY, D.C.; WALLACE, R.H. (Org.). *Etnobotânica e Botânica Econômica do Acre*. Rio Branco: Edufac, 2016. p. 53-66.

SNEATH, P. H.; SOKAL, R. R. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco: W.H. Freeman, 1973. 573 p.

SOARES, K.P.; LORENZI, H.; VIANNA, S.A.; LEITMAN, P.M.; HEIDEN, G.; MORAES R.M.; MARTINS, R.C.; CAMPOS-ROCHA, A.; ELLERT-PEREIRA, P.E.; ESLABÃO, M.P. 2020. *Arecaceae* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB53>>. Acesso em: 10 mai 2022.

SOUSA, S. B.; CARVALHO, A. V.; MATTIETTO, R. A.; OLIVEIRA, M. S. Compostos fenólicos e atividade antioxidante de frutos de Bacaba (*Oenocarpus* spp.). In: *XXV Congresso Brasileiro de Ciência e Tecnologia de Alimentos: Alimentação – a árvore que sustenta a vida*, Gramado, 2016.

SOUZA, F. G.; LIMA, R. A. A importância da família Arecaceae para a Região Norte. *Revista EDUCamazônia*, v. 23, n. 2, p. 100-110, 2019.

SOUZA, M. O. *Sustentabilidade das formas de uso e manejo de matas ciliares na área lacustre de Penalva, Baixada Maranhense*. 2010. 87 f. Dissertação (Mestrado em Sustentabilidade de Ecossistemas), Universidade Federal do Maranhão, São Luis, 2010.

SOUZA, W. *Técnicas básicas de microscopia eletrônica aplicadas as ciências biológicas*. Sociedade Brasileira de Microscopia, Rio de Janeiro, 1998. 179 p.

SPECIESLINK. *Centro de Referência em informação Ambiental - CRIA*. Disponível em: <[www.splink.org.br/index?lang=pt](http://www.splink.org.br/index?lang=pt)>. Acesso em: 07 abr. 2021.

STRASBURGER, E. *Handbook of Practical Botany*. New York: MacMillan, 1924. 532 p.

SUNDERLAND, T. C. H., DRANSFIELD, J. Species profiles rattans (Palmae: Calamoideae). In: Dransfield, J., Tesoro, F.O., Manokaran, N. (Eds.), *Rattan: Current Research Issues and Prospects for Conservation and Sustainable Development. Food and Agriculture Organization of the United Nations*, 2002. p. 9-22.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Fisiologia Vegetal*, 5. ed. São Paulo: Artmed, 2009. 820 p.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 161, n. 2, p. 105-121, 2009.

THOMA, A. C.; AGUIAR, N. C.; PRAT, B. V.; CAMBRAIA, R. P. Palmeiras nativas indicadas para uso em construções. *Revista Científica Vozes dos Vales*, n. 10, p. 1-13, 2016.

THOMAS, R. *Anatomie comparée des Palmiers. Identification - assistée par ordinateur application em Paléobotanique et en Archéobotanique*. 2011 f. Thèse (Docteur du Muséum d'Histoire naturelles Paris). Disponível em: <[http://lis-upmc.snv.jussieu.fr/Palm-ID/en/doc/These\\_R\\_Thomas.pdf](http://lis-upmc.snv.jussieu.fr/Palm-ID/en/doc/These_R_Thomas.pdf)>. Acesso em: 30 out. 2020.

\_\_\_\_\_; BOURA, A. Palm stem anatomy: phylogenetic or climatic signal? *Botanical Journal of The Linnean Society*, v. 178, n. 3, p.467-488, 2015.

\_\_\_\_\_; DE FRANCESCHI, D. Palm stem anatomy and computer-aided identification: The Coryphoideae (Arecaceae). *American Journal of Botany*, v. 100, n. 2, p. 289-313, 2013.

TOMAZELLO FILHO, M. *Efeito da irrigação e fertilização nas propriedades do lenho de árvores de Eucalyptus grandis x urophylla*. 2006. 134 f. Tese (Doutorado em Livre Docência) Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

TOMLINSON, P. B. *Anatomy of the monocotyledons - II. Palmae*. Oxford Univ. London Press, 1961. 440 p.

\_\_\_\_\_. Stem anatomy of climbing palms in relation to longdistance water transport. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, v. 22, n. 1, p. 265-277, 2006.

\_\_\_\_\_. Structure and distribution of sclereids in the leaves of palms. *New Phytologist*, v. 58, n. 3, p. 253-266, 1959.

\_\_\_\_\_. *The structural biology of palms*. New York: Clarendon Press, 1990.

\_\_\_\_\_ ; FISHER, J. B.; SPANGLER, R. E.; RICHER, R. A. Stem vascular architecture in the rattan palm *Calamus* (Arecaceae Calamoideae-Calaminae). *American Journal of Botany*, v. 88, n. 5, p. 797-809, 2001.

\_\_\_\_\_ ; HORN, J. W.; FISHER, J. B. *The anatomy of palms: Arecaceae - Palmae*. Oxford: University Press, 2011. 249 p.

\_\_\_\_\_ ; HUGGETT, B. A. Cell longevity and sustained primary growth in palm stems. *American Journal of Botany*, v. 99, n. 12, p. 1891-1902, 2012.

\_\_\_\_\_ ; SPANGLER, R. E. Developmental features of the discontinuous stem vascular system in the rattan palm *Calamus* (Arecaceae - Calamoideae - Calaminae). *American Journal of Botany*, v. 89, n. 7, p. 1128-1141, 2002.

\_\_\_\_\_ ; VINCEN, J. F. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. X. Differentiation of stem conducting tissues. *Journal of the Arnold Arboretum*, v. 65, n. 2, p. 191-214, 1984.

\_\_\_\_\_ ; ZIMMERMANN, M. H. Stem vascular architecture in the American climbing palm *Desmoncus* (Arecaceae-Arecoideae-Bactridinae). *Botanical Journal of Linnaean Society*, v. 142, n. 3, p. 243-254, 2003.

TRINDADE, A. A.; MÁXIMO, F. H. D. Desdobro de estipe de pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth) para novos produtos. *Mix Sustentável*, v. 3, n. 3, p. 123-132, 2017.

UHL, N. W.; DRANSFIELD, J. 1987. *Genera Palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr.* Kansas: Allen Press, 1987. 610 p.

VALENTE, R. M.; ALMEIDA, S. S. *As palmeiras de Caxiuanã: informações botânicas e utilização por comunidades ribeirinhas*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 2001. 54 p.

VELAZCO S. J. E., SVENNING J. C., RIBEIRO B. R., LAURETO L. M. O. 2021. On opportunities and threats to conserve the phylogenetic diversity of neotropical palms. *Diversity and Distributions* 27(3): 512-523.

VIANA, A. L.; MADY, F. T. M.; CARMO, M. A; GUIMARÃES, D. F. S. Pecíolo de Inajá (*Maximiliana maripa* (Aubl.) Drud) como fonte de matéria prima para produção de papel na Amazônia. *Revista Eletrônica em Gestão Educação e Tecnologia Ambiental*, v. 18, n. 4, p. 1512-1520, 2014.

VIANA, C. A. S.; PINAGÉ, G. R.; PAIVA, A. O. Arecaceae. In: *Plantas da Amazônia: 450 espécies de uso geral*. Mary Naves da Silva Rios, Floriano Pastore Jr. (Orgs.). Brasília: Universidade de Brasília, 2011. p. 355-557.

VIERA, L. C.; OLIVEIRA, N. V. C.; BASTOS, T. X. *Os solos do estado do Pará*. Belém, Cadernos Paraenses do Instituto do Desenvolvimento Econômico Social do Pará - IDESP, 1971. 175 p.

VILHENA, R. C. Q.; LINS, A.; LUNA, M. S. Estudo anatômico, morfológico e o crescimento das raízes adventícias de *Iriartea exorrhiza* Mart. (Palmae), “Paxiúba”. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, v. 1, n. 1/2, p. 87-109, 1984.

VILHENA-POTIGUARA, R. C.; ALMEIDA, S. S.; OLIVEIRA, J.; LOBATO, L. C. B.; LINS, A.L.F.A. Plantas fibrosas. I. Levantamento botânico na micro-região do Salgado (Pará-Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, v. 3, n. 2, p. 279-301, 1987.

VIZZOTTO, M. *Metabólitos secundários encontrados em plantas e sua importância*.

MARCIA VIZZOTO, ANA CRISTINA KROLOW E GISELE EVA BRUCH WEBER.

Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2010. 16 p. (Embrapa Clima Temperado. Documentos, 316)

WALLACE, A. R. *Palmeiras da Amazônia e Seus Usos*. EDUA: Manaus, 2014. 165 p.

WALLACE, R. H.; FERREIRA, E. J. L. Usos, extração e potencial de produção de frutos de três espécies de palmeiras nativas na Reserva Extrativista Chico Mendes, Acre: implicações para a extração comercial. In: Siviero, A.; Ming, L. C.; Silveira, M.; Daly, D. C.; Wallace, R. H. (Org.). *Etnobotânica e Botânica Econômica do Acre* [ebook]. Rio Branco: Edufac, 2016. p. 288-298.

WATERHOUSE, J.; QUINN, C. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunninghamiana*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 77, n. 2, p. 73-93, 1978.

WEINER, G.; LIESE, W. Rattans: stem anatomy and taxonomic implications. *IAWA Bulletin*, v. 11, n. 1, p. 61-70, 1990.

\_\_\_\_\_. Generic identification key to rattan palms based on stem anatomical characters. *International Association of Wood Anatomists Journal*, v. 14, n. 1, p.55-61, 1993.

\_\_\_\_\_. Anatomical structures and differences of rattan genera from southeast Asia. *Journal of Tropical Forest Science*, v. 1, n. 2, p. 122-132, 1988.

WHEELER, E. A.; BASS, P.; GASSON, P. E. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, v. 10, n. 3, p. 219-332, 1989.

XU, D.; LI, Q.; LÜ, H. Morphological analysis of phytoliths in palmae and its environmental significance. *Quaternary Science*, v. 25, n. 1, 785-792, 2005.

YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Chemical forms, mobility and deposition of silicon in rice plant. *Soil Sci. Plant Nutr.*, v. 8, n. 3, p. 15-21, 1962.

ZAMBRANA, N. Y. P.; BYG, A.; SVENNING, J-C; MORAES, M.; GRANDEZ, C.; BALSLEV, H. Diversity of palm uses in the western Amazon. *Biodiversity and Conservation*, v. 16, n. 10, p. 2771-2787, 2007.

ZAR, J. H. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, Prentice Hall, 2010.

ZHAI, S.; IMAI, T.; HORIKAWA, Y.; SUGIYAMA, J. Anatomical and mechanical characteristics of leaf-sheath fibrovascular bundles in palms. *IAWA Journal*, v. 34, n. 3, p. 285-300, 2013.

ZIMMERMANN, M. H.; TOMLINSON, P. B. Anatomy of the palm *Rhapis Excelsa*: I. Mature Vegetative Axis. *Arnold Arboretum of Harvard University*, v. 46, n. 2, p. 160-180, 1965.

\_\_\_\_\_. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. IV. Vascular development in vegetative axis of aerial axis and rhizome. *Journal of the Arnold Arboretum*, v. 48, n. 2, p. 122-142, 1967.

\_\_\_\_\_. Vascular patterns in palm stems: variations on the *Rhapis principle*. *Journal of the Arnold Arboretum*, v. 55, n. 3, p. 402- 424, 1974.

ZONA, S. Raphides in palm embryos and their systematic distribution. *Annals of Botany*, v. 93, n. 4, p. 415-421, 2004.