



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

João Victor de Souza Castelar

**Sistema hidráulico de árvores em diferentes fitofisionomias da Mata
Atlântica no Estado do Rio de Janeiro**

Rio de Janeiro

2023

João Victor de Souza Castelar

Sistema hidráulico de árvores em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro

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: Ecofisiologia e Morfologia Vegetal.

Orientadora: Prof.^a Dra. Cátia Henriques Callado

Coorientadora: Prof.^a Dra. Maura Da Cunha

Rio de Janeiro

2023

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

C348 Castelar, João Victor de Souza
Sistema hidráulico de árvores em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro/ João Victor de Souza Castelar. – 2023.
93 f.: il.

Orientadora: Cátia Henriques Callado.

Coorientadora: Maura da Cunha

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

1. Fisiologia vegetal - Teses. 2. Morfologia vegetal - Teses. 3. Árvores - Mata Atlântica - Teses. 4. Xilema - Teses. I. Callado, Cátia Henriques. II. Cunha, Maura da. III. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. IV. Título.

CDU 581

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

10/11/2023

Data

João Victor de Souza Castelar

Sistema hidráulico de árvores em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica no Estado do Rio de Janeiro

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: Ecofisiologia e Morfologia Vegetal.

Aprovada em 22 de Setembro de 2023

Orientadora:

Prof. Dra. Cátia Henriques Callado
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Coorientadora :

Prof. Dra. Maura da Cunha
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Thaís Vasconcellos
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof.^a Dra. Cláudia Franca Barros
Instituto de Pesquisa Jardim Botânico - JBRJ

Prof.^a Dra. Larissa Chacon Dória
Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP

Prof.^a João Carlos Ferreira de Melo Júnior
Universidade da Região de Joinville - UNIVILLE

Rio de Janeiro

2023

DEDICATÓRIA

À Deus e a minha família, por serem meu refúgio e ponto de equilíbrio em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente à Deus, por ser minha fortaleza e refúgio, me guiando pelos caminhos tortuosos dessa árdua jornada. Não foi fácil chegar até aqui, sem a permissão Dele e o auxílio de pessoas especiais nada disso teria acontecido.

A realização desta tese só foi possível graças ao apoio incansável e orientação e coorientação privilegiada de duas mulheres. A Dr^a. Cátia Henriques Callado e a Dr^a Maura Da Cunha, por todos os ensinamentos, carinho, paciência e atenção nessa trajetória. A Cátia me recebeu no seu grupo de pesquisa de braços abertos, acreditou no meu potencial, e sempre ouviu minhas ideias e sugestões. A Maura me acolheu ainda na iniciação científica, e me mostrou a importância de se ter um ambiente de pesquisa estimulante e colaborativo. A lideranças dessas duas profissionais são modelos a serem seguidos, pelo comprometimento, ética profissional e acima de tudo pela empatia que contribuíram significativamente para o meu crescimento. Por me tratarem não só como aluno, mas com afeto maternal. Nunca irei esquecer dos ensinamentos e exemplos. Sou um ser humano melhor por causa dessas duas mulheres.

Ao meu querido amigo Msc. Marcelo Castilho, que me acompanhou em todas as dores e as delícias do trabalho de campo na Ilha Grande e identificação de todas as espécies. Companheiro incansável e meu braço forte que me deu suporte nos momentos de alegria e frustrações. Dividimos momentos que ficarão sempre guardados na memória.

A Dr^a. Priscila Simioni que se tornou uma amiga e colabora essencial na execução deste trabalho. Trouxe novas metodologias e mostrou que era possível realizar. Pelas valiosas discussões em anatomia da madeira e atributos funcionais que me permitiram adquirir conhecimento e cada vez mais interesse pelo tema. Pela atenção, paciência, incentivo e todos os momentos de descontração.

À toda equipe do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), em especial a querida técnica Jeane, que é um ser humano iluminado e tem o dom de cativar e tornar leve a rotina de trabalho. Aos colegas de laboratório Daiane, Sabrina, Maria Júlia, Tatiani, Raphaella, Paulo Ricardo, Renan, Luana. Além dos queridos técnicos Thaís, Nattacha e Warlen. Todos vocês têm a sua parcela de contribuição, agradeço por todo suporte e amizade.

À toda equipe do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF), Camilla, Rodrigo, Gabriel, Neilor, Dhiego, Renata, Nicolly, Marcela, Leticia, Gabriela, Vanessa e Tio Gil. Sem sombra de dúvidas a família “Mauretes” tornou essa árdua jornada, mais leve e prazerosa.

Aos doutores Emílio Miguel, Guilherme Rabelo, Glaziele Campbell, Fernanda Trindade, Jonas Campolina, Saulo Pireda e Germana Bueno. A convivência com vocês desde a iniciação científica, edificaram muito a minha caminhada. Cada um, a sua maneira, ajudou me ajudou a chegar até este momento. Sou muito grato por ter compartilhado momentos de trabalho e descontração com vocês.

Ao Laboratório de Biologia Celular e Tecidual da UENF, na figura dos professores e técnicos. Destacada aqui pela querida técnica Beatriz, pela valiosa contribuição neste trabalho e pela excelente pessoa que é sempre disposta a ajudar, seja com gestos ou palavras de afeto.

Ao Centro de Estudos e Desenvolvimento Sustentáveis (CEADS) da UERJ, por todo suporte e infraestrutura oferecida, desde a coordenação com a Dr^o Sônia Babosa, direção Kelly Almeida, As tias da cozinha Dona Teresa, Áquila, Sueli e limpeza Nani. Toda essa estrutura oferecida para que possamos nos concentrar apenas no desenvolvimento do trabalho fez toda a diferença.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica (CME) da Universidade Federal do Rio de Janeiro, pelo suporte e infraestrutura oferecida na Microscopia Eletrônica de Transmissão.

À Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), que foi e continuará sendo minha casa desde 2014. Tive a honra de conviver com profissionais de excelência, comprometidos em tornar a instituição cada vez mais reconhecida e fazer uma ciência de qualidade. Foram esses os valores que todos vocês transmitiram para mim.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PGBV), que se esforçam diariamente para conduzir um programa que gera conhecimentos acadêmico e científico de qualidade para toda a comunidade Uerjiana. Na figura dos Professores e da maravilhosa secretária Vera Varejão, que não medem esforços para atender toda a demanda dos alunos.

Ao Instituto Estadual do Ambiente (INEA), pela concessão da autorização de coleta.

A todos amigos que direta ou indiretamente contribuíram para amenizar essa longa jornada. Não seria possível chegar até aqui sem o auxílio de vocês.

MUITO OBRIGADO.

Eu sou a continuação de um sonho
Da minha mãe, do meu pai
De todos que vieram antes de mim
Eu sou a continuação de um sonho
Da minha vó, do meu vô
Quem sangrou pra gente poder sorrir”

Abebe Bikila Costa Santos, BK.

RESUMO

CASTELAR, João Victor. *Sistema hidráulico das árvores em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro*. 2023. 93 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

O Rio de Janeiro destaca-se entre as principais áreas brasileiras apontadas como centro de diversidade biológica e endemismo. Nesse cenário, a Ilha Grande, Angra dos Reis/RJ, possui importância como corredor biológico da Serra do Mar, onde a Mata Atlântica está representada por um mosaico contínuo formado por diferentes fitofisionomias que atuam como filtro de distribuição de espécies vegetais. Adicionalmente, a anatomia ecológica direciona especial atenção às respostas morfofisiológicas das plantas em face à variação de recursos e de condições do ambiente. Assim, a anatomia comparativa intra e/ou interespecífica em diferentes fitofisionomias pode indicar padrões que reflitam resistência e vulnerabilidade a disponibilidade hídrica do ambiente, entre outros aspectos. Entretanto, ainda é um paradoxo avaliar os atributos funcionais que permitem a sobrevivência e o desenvolvimento de espécies lenhosas em ambientes distintos em relação à altitude, temperatura e umidade. Informações desta natureza visam melhor compreender as respostas e os efeitos dos organismos em relação a mudanças ambientais, como resistência a estresses e capacidade de sobrevivência em diferentes climas e ecossistemas. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar os atributos funcionais de duas espécies lenhosas de grande representatividade na Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil e que coocorrem nas fitofisionomias de Floresta Ombrófila Densa Submontana e Restinga, para caracterizar respostas intraespecíficas moduladas pelo ambiente. Além disso, avaliar os atributos anatômicos de 19 espécies representativas de cinco fitofisionomias distintas que ocorrem na Ilha Grande (Floresta Ombrófila Densa Montana e Submontana, Restinga, Manguezal e Planície Alagadiça) com o intuito de verificar possíveis convergências de resposta entre plantas na heterogeneidade espacial da Mata Atlântica, porém em área sob as mesmas condições macroclimáticas e de escala de tempo geológica. Os resultados obtidos evidenciaram múltiplas respostas do xilema diante das condições de crescimento, demonstrando que as diferenças ambientais das fitofisionomias podem modular os atributos anatômicos, porém que cada espécie pode apresentar diferentes níveis de ajustes para se adaptar às condições do ambiente. Esses resultados constituem mais um aspecto morfofuncional da biodiversidade dos trópicos e abrem novos caminhos para melhor entendimento sobre funcionamento hidráulico de espécies arbóreas da Mata Atlântica. Além de serem bons preditores de como diferentes táxons poderão responder aos impactos de degradação dos ambientes naturais e, possivelmente, às previsões futuras de aquecimento global.

Palavras-chave: Floresta Tropical insular. Anatomia ecológica. Eficiência/segurança no transporte hídrico. Atributos funcionais.

ABSTRACT

CASTELAR, João Victor. *Hydraulic system of trees in different phytophysiologicals of the Atlantic Forest in the Rio de Janeiro estate*. 2023. 93f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2022.

Rio de Janeiro stands out among the main Brazilian areas identified as a center of biological diversity and endemism. In this scenario, Ilha Grande, Angra dos Reis/RJ, is important as a biological corridor in the Serra do Mar, where the Atlantic Forest is represented by a continuous mosaic formed by different phytophysiologicals that act as a filter for the distribution of plant species. Additionally, ecological anatomy directs special attention to the morphophysiological responses of plants in the face of changing resources and environmental conditions. Thus, intra and/or interspecific comparative anatomy in different phytophysiologicals may indicate patterns that reflect resistance and vulnerability to water availability in the environment, among other aspects. However, it is still a paradox to evaluate the functional attributes that allow the survival and development of woody species in different environments in relation to altitude, temperature, and humidity. Information of this nature aims to better understand the responses and effects of organisms in relation to environmental changes, such as resistance to stress and ability to survive in different climates and ecosystems. In this context, the objective of this study was to evaluate the functional attributes of two highly representative woody species on Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brazil, which co-occur in the phytophysiologicals of the Submontane Dense Ombrophylous Forest and Restinga, to characterize intraspecific responses modulated by the environment. In addition, to evaluate the anatomical attributes of 19 representative species of five different phytophysiologicals that occur in Ilha Grande (Ombrophylous Dense Montana and Submontana Forest, Restinga, Mangrove and Swamp Forest) to verify possible convergences of response between plants in the spatial heterogeneity of the Mata Atlântica, but in an area under the same macroclimatic conditions and geological time scale. The results obtained evidenced multiple responses of the xylem to the growth conditions, demonstrating that the environmental differences of the phytophysiologicals can modulate the anatomical traits, however that each species can present different levels of adjustments to adapt to the environmental conditions. These results constitute yet another morphofunctional aspect of the biodiversity of the tropics and open new paths for a better understanding of the hydraulic functioning of tree species in the Atlantic Forest. In addition to being good predictors of how different taxa may respond to the impacts of degradation of natural environments and, possibly, to future predictions of global warming.

Keywords: Insular tropical forest. Ecological anatomy. Efficiency/safety in water transport. Functional traits.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Mapas com a localização dos sítios de estudo: (A) distribuição da Mata Atlântica no território brasileiro e aspecto dos biomas, (B) Estado do Rio de Janeiro, (C) Território da Ilha Grande. 32
- Figura 2 - Curvas de vulnerabilidade do xilema para transporte de água - Resistência à embolia. Relação entre a perda percentual de 50% da condutividade hidráulica e o potencial hídrico da planta. 39
- Figura 3 - Anatomia da madeira em seção transversal, longitudinal tangencial e radial de *E. pulchrum* e *T. guianensis* em área de Floresta Ombrófila submontana e Restinga 42
- Figura 4 - Distribuição dos atributos de *Tapirira guianensis* e *Erythroxylum pulchrum* na Floresta Ombrófila Densa submontana e Restinga 43
- Figura 5 - Partição da variância para os diferentes atributos resultantes dos modelos de efeitos mistos. As características são classificadas da menor para a maior variação interespecífica 46
- Figura 6 - Associações bivariadas entre caracteres anatômicos e hidráulicos para as espécies estudadas em diferentes fitofisionomias. 47
- Figura 7 - Análise de componentes principais das duas primeiras dimensões das características estudadas. As espécies representam diferentes aglomerados e os tipos de vegetação são representados com diferentes pontos coloridos. 48
- Figura 8 - Mapa destacando América do Sul, Estado do Rio de Janeiro e os locais de coleta na Ilha Grande, município de Angra dos Reis 65
- Figura 9 - Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Floresta Ombrófila Densa Montana (FODm), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. 71
- Figura 10 - Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODs), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. 71

Figura 11 - Anatomia do xilema secundário de espécies cinco espécies da Restinga (RES), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial.	72
Figura 12 - Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Manguezal (MAN), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial	73
Figura 13 - Anatomia do xilema secundário de espécies cinco espécies da Planície Alagadiça (PAL), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial.	74
Figura 14 - Variação dos atributos anatômicos do xilema secundário pela mediana, nas diferentes fitofisionomias da Ilha Grande.	75
Figura 15 - Gráfico de heatmap com dendrograma indicando agrupamento das espécies com base na dissimilaridade de atributos anatômicos do xilema secundário	76
Figura 16 - Partição de variância dos atributos anatômicos avaliados de acordo com a fitofisionomia, variação intraespecífica e interespecífica.	77
Figura 17- Matriz de correlações interespecíficas entre atributos com base nos modelos multilevel.	78

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1- Diâmetro a altura do peito (DAP) e Altura dos indivíduos de *Erythroxylum pulchrum* e *Tapirira guianensis*, ocorrentes na Restinga e Floresta Ombrófila submontana. 33
- Tabela 2- Características edáficas da Floresta Ombrófila Densa submontana e Restinga. 34
- Tabela 3- Variância dos atributos morfofuncionais da madeira e da folha de *Erythroxylum pulchrum* e *Tapirira guianensis* coocorrentes em Restinga e Floresta Ombrófila Densa submontana. Os valores são referentes a média e desvio padrão (\pm) dos caracteres. Teste Fligner-Killeen, com nível de significância $p \leq 0.05$. 44
- Tabela 4- Lista de espécies representativas em cinco fitofisionomias diferentes da Mata Atlântica na Ilha Grande 66

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FODs	Floresta Ombrófila Densa submontana
FODm	Floresta Ombrófila Densa montana
RES	Restinga
MAN	Mangue
PAL	Planície Alagadiça
µm	micrômetro
IAWA	<i>International Association of Wood Anatomists</i>
INPE	INPE – Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
PCA	<i>Principal Component Analysis</i>
ALV	Área do lúmen do vaso
CF	Comprimento da fibra
CR	Comprimento do raio
CV	Comprimento do elemento de vaso
DF	Diâmetro da fibra
DM	Densidade da madeira
DV	Diâmetro do elemento de vaso
EPF	Espessura da parede da fibra
EPV	Espessura da parede do elemento de vaso
FR	Frequência do raio
FV	Frequência do elemento de vaso
LR	Largura do Raio
Pint	Diâmetro da pontoação intervascular
Praio	Diâmetro da pontoação raiovascular
IM	Índice de mesomorfia
IV	Índice de vulnerabilidade
K _{th}	Condutividade hidráulica teórica
RI	Resistência teórica a implosão do elemento de vaso

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	16
1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	18
1.1 Mata Atlântica na Ilha Grande.....	
1.2 Estratificação da Floresta Ombrófila Densa da Ilha Grande em Fitofisionomias	19
1.3 Anatomia Ecológica.....	20
2 OBJETIVOS.....	23
2.1 Objetivo Geral.....	23
2.2 Objetivos Específicos.....	23
REFERÊNCIAS.....	24
3 ATRIBUTOS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS NO TRANSPORTE HÍDRICO EM ESPÉCIES LENHOSAS DA MATA ATLÂNTICA EM AMBIENTES INSULAR.....	29
3.1 Material e Métodos.....	31
3.2 Resultados	41
3.3 Discussão.....	50
3.4 Conclusão.....	54
4 RELAÇÃO ENTRE OS ATRIBUTOS ANATÔMICOS DE ESPÉCIES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DA MATA ATLÂNTICA.....	63
4.1 Material e Métodos.....	66
4.2 Resultados.....	73
4.3 Discussão.....	80
4.4 Conclusão.....	84
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	86
REFERÊNCIAS.....	88

INTRODUÇÃO GERAL

A grande biodiversidade da Mata Atlântica é compreendida a partir de um complexo mosaico constituídos por diferentes relevos, climas e vegetações. Abrange cerca de 15% do território brasileiro, em 17 estados, é um dos biomas que mais sofre com a ação humana, sendo considerada *Hotspot* Mundial, Reserva da Biosfera pela Unesco e Patrimônio Nacional na constituição Federal (SOS MATA ATLÂNTICA, 2020; MASSANTE; GASTAUER, 2023). Apenas 24% da cobertura vegetal natural permanece conservada, porém fragmentada formando pequenos remanescentes, o que torna o Bioma altamente vulnerável tanto às atividades antrópicas quanto às mudanças climáticas (SOS MATA ATLÂNTICA, 2020). Esta última ameaça, indica a Mata Atlântica como um dos Biomas que serão mais impactados em cenários futuros decorrentes do aquecimento global, com destaque à vulnerabilidade dos ecossistemas de altitude, com espécies sensíveis a temperaturas elevadas, e dos ecossistemas costeiros, como restingas e manguezais, devido à elevação do nível médio dos oceanos (SCARANO; CEOTTO, 2015). Dentre as principais áreas brasileiras apontadas como centro de diversidade biológica e endemismo, destaca-se o estado do Rio de Janeiro. Paradoxalmente à sua riqueza biológica, que está integralmente inserida no bioma Mata Atlântica, o Estado está sob forte pressão antrópica, restando apenas 28% em áreas remanescentes (MARTINELLI et al. 2018).

A busca por compreender como as restrições ambientais impostas pelas diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica influenciam a riqueza e a distribuição das espécies nestes ambientes se faz necessária, uma vez que as alterações decorrentes das mudanças climáticas resultarão em comunidades arbóreas floristicamente distintas das atuais (NEVES et al., 2017; REZENDE et al., 2021). Um evento pontual de mortalidade de espécie lenhosa já foi constatado na Ilha Grande, município de Angra dos Reis, Rio de Janeiro, sendo associado à anomalias climáticas (CALLADO; GUIMARÃES, 2010). Esta circunstância representa um alerta à sociedade e órgãos ambientais competentes, tendo em vista que o aumento na mortalidade das espécies induzida por alterações no clima, está sendo observado em florestas tropicais em todo o mundo, por consequências das mudanças globais no regime das chuvas e aumento da temperatura, possivelmente, com possíveis mudanças biogeográficas nas vegetações (ADAMS et al., 2009).

Ainda existe pouco consenso sobre as respostas das plantas às transformações climáticas globais (por exemplo, WAY; OREN, 2010; FRANKS; WEBER; AITKEN, 2014;

MARTÍNEZ-SANCHO et al., 2017). Diversas pesquisas estão sendo realizadas no intuito de entender como os atributos anatômicos e fisiológicos das espécies lenhosas respondem à elevação da temperatura, à instabilidade no regime das chuvas e ao déficit hídrico no solo em florestas tropicais (O'BRIEN et al., 2017; TRUEBA et al., 2017; B. ELLER et al., 2018; TNG et al., 2018; GUILLEMOT et al., 2022). Porém, ainda são escassos os trabalhos que inferem sobre a plasticidade dos atributos anatômicos do xilema secundário, tecido condutor de água e sais minerais, armazenamento de carboidratos, e que também contribui para sustentação das plantas lenhosas, bem como sobre os ajustes mecânicos e hidráulicos das espécies na Mata Atlântica (por ex: BARROS et al., 2006; CAMPBELL et al., 2018; SILVA DA COSTA et al., 2020). Assim, compreender os mecanismos que tornam as árvores vulneráveis à mortalidade, tem se tornado essencial para prever como as florestas responderão às mudanças futuras do clima, uma vez que, a deterioração das florestas e a redução da produtividade agrícola são impactos que já começaram a ser constatados em todo o mundo (RIPPLE et al., 2017; IPCC, 2021). Desta forma, a abordagem de pesquisas integradas englobando tanto a anatomia vegetal quanto a ecologia das espécies, nos permitem uma melhor compreensão acerca da adaptação das espécies em seus ambientes naturais, pode auxiliar o desenvolvimento de medidas para a conservação e o manejo das espécies nativas.

Neste contexto, o presente estudo pretende avaliar as respostas adaptativas do xilema secundário em espécies de diferentes grupos taxonômicos como estratégias ecológicas aos filtros ambientais das diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica, em um *continuum* de vegetação insular. Associado a isso, este estudo visa comparar quais atributos anatômicos do xilema secundário sugerem adaptações na arquitetura hidráulica em espécies que coocorrem em diferentes fitofisionomias, investigando se os aspectos ambientais particulares de cada uma podem determinar especificidades na arquitetura hidráulica. Além disso, visa avaliar se estas especificidades são ferramentas importantes para o melhor entendimento do funcionamento hidráulico das espécies, e se esses parâmetros são bons preditores dos impactos nas funções ecossistêmicas das fitofisionomias. Para isso, esta tese está dividida em 2 capítulos:

Capítulo 1: Atributos funcionais e estratégias de transporte de água de espécies lenhosas em ambiente insular na floresta tropical. (Artigo publicado na American Journal of Botany).

Capítulo 2: Relação entre os atributos anatômicos e hidráulicos de espécies em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica. (Artigo será submetido a revista Trees).

1 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1.1 Mata Atlântica na Ilha Grande

A Mata Atlântica apresenta ampla distribuição geográfica e relevo com elevada variação altitudinal. É considerada a formação florestal mais antiga do Brasil, com pelo menos 70 milhões de anos (CALLADO e MANÃO 2020). 92% da sua área original está no Brasil, desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, e os 8% restantes, se estendem por pequenas porções no Paraguai e Argentina (RIBEIRO et al., 2009; VITÓRIA; ALVES; SANTIAGO, 2019). O bioma é apontado como um dos três *hotspot* mundiais mais vulneráveis a alterações na paisagem devido as mudanças climáticas, invasão de espécies exóticas e desmatamento causado pela urbanização acelerada (BELLARD et al., 2014). A Floresta Ombrófila Densa, conhecida também por Floresta Pluvial Tropical, é a cobertura vegetal predominante neste Bioma e categorizada por Scarano (2009) como o coração deste domínio. Além disso, a variação microclimática nesta fitofisionomia em consonância com a topografia acidentada e a proximidade com a costa oceânica, refletem em diferentes condições ambientais na ampla distribuição deste domínio (COELHO et al., 2017). O que favorece o surgimento de diferentes tipos vegetacionais com uma densidade relativamente alta de árvores, mas não com a mesma riqueza e diversidade de espécies do domínio florestal predominante, embora sejam também caracterizadas como fitofisionomias florestais (NEVES et al., 2017).

O mosaico de fitofisionomias que compõe a Mata Atlântica apresenta a maior riqueza de angiospermas, quando comparado a outros biomas brasileiros megadiversos como o Cerrado e a Amazônia (COSTA; PERALTA, 2015). Estas diferentes fitofisionomias atuam como filtro de distribuição das espécies vegetais e ao contrário do que se imaginava não são subconjunto da floresta tropical, elas apresentam espécies com diferentes origens evolutivas e podem atuar como zonas de equilíbrio para biodiversidade (MASSANTE; GASTAUER, 2023). Entender os fatores limitantes que diferenciam as comunidades e podem aumentar ou reduzir a distribuição das espécies é de extrema importância. Neste cenário, a Ilha Grande possui importância como corredor biológico da Serra do Mar, Refúgio Pleistocênico, Núcleo Histórico e Patrimônio cultural da Humanidade. É considerada um santuário ecológico e está incluída na reserva da Biosfera da Mata Atlântica pela UNESCO desde 1992 (CALLADO et al., 2009). Em 2019, a Ilha Grande também foi reconhecida como parte do único sítio

brasileiro que é simultaneamente Patrimônio de Cultura e Biodiversidade da UNESCO (CALLADO et al., 2020).

De acordo com a classificação da vegetação brasileira estabelecida pelo IBGE (2012), a cobertura vegetal da Mata Atlântica na Ilha Grande está representada por Floresta Ombrófila Densa, nas subdivisões das Terras Baixas, Submontana e Montana, e por ecossistemas associados como Restinga, Manguezal, Matas Alagadiças e Afloramentos Rochosos (ARAUJO; OLIVEIRA, 1987; CALLADO et al., 2009). A maior parte do território é constituída por grandes extensões de formações secundárias, principalmente em estágios avançados de regeneração, cuja idade da vegetação encontra-se na faixa de 30 a mais de 100 anos e próximo aos pequenos povoados são encontrados capoeiras mais recentes, entre 5 e 25 anos (OLIVEIRA, 2002). A importância ecológica de diversas espécies e a necessidade de preservar seu patrimônio genético fez com que a Ilha Grande, em quase todo o seu território, seja de proteção ambiental por lei (ESBERARD et al., 2006) com o funcionamento de quatro unidades de conservação: Área de Proteção Ambiental dos Tamoios, Parque Estadual da Ilha Grande, Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul e Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Aventureiro (INEA, 2023).

1.2 Estratificação da Floresta Ombrófila Densa da Ilha Grande em fitofisionomias

As florestas ombrófilas apresentam a maior riqueza de espécies endêmicas da Mata Atlântica. Além disso, ocorre uma clara estratificação florestal ocasionada pelo gradiente altitudinal e ampla faixa longitudinal, com diminuição da precipitação longe da costa, evidenciando diferentes gradientes florísticos (BONNET; QUEIROZ, 2006; RIBEIRO et al., 2009). Uma vez que as respostas das plantas à variação na disponibilidade de recursos e condições ambientais pode ser modulada por características morfológicas e fisiológicas (ROSADO; DE MATTOS, 2007), compreender o grau em que as condições ambientais controlam a ocorrência e distribuição das espécies vegetais na Mata Atlântica tem se mostrado de fundamental importância, sobretudo nas suas diferentes fitofisionomias (NEVES et al., 2017). Este aspecto ainda adquire maior relevância quando se visa entender como diferentes grupos funcionais responderão às mudanças climáticas que impactarão as espécies em todo globo terrestre, sobretudo nas florestas com elevada biodiversidade, como é a Mata Atlântica (DE GODOY; MARABESI; MORTARI, 2009).

A ampla variedade de fitofisionomias e habitats da Mata Atlântica, associada a uma exuberante e diversificada flora, tem estimulado diversos estudos botânicos e ecológicos que visam compreender a composição e a distribuição dos diferentes grupos taxonômicos em flora local (COELHO et al., 2017). As diferentes fitofisionomias que compõe a Floresta Ombrófila refletem os diferentes níveis de ajustes das espécies às condições de luz, umidade e temperatura, resultando em um agrupamento heterogêneo da vegetação (FLOR; SANTOS; HARTER-MARQUES, 2017). De acordo com Massante e Gastauer (2022), a distinção das diferentes fitofisionomias se deve pelo diferente histórico evolutivo das espécies que compõe a flora. Fato este que pode resultar, por exemplo, na notável plasticidade ecológica encontrada nas restingas e pântanos que são ambientes contrastantes (SCARANO, 2002).

A flora da Ilha Grande apresenta um diversificado conjunto de formações vegetais, inseridas e associadas a Floresta Pluvial Tropical Atlântica, de acordo com a classificação de Veloso; Rangel Filho; Lima, (1991) e do IBGE (2012). Esta floresta, em suas diferentes altitudes, é formada por zonas em estágios sucessionais diferentes de regeneração e zonas climáticas com estágios de conservação avançado. Ocupam cerca de 80% da Ilha Grande e está subdividida em terras baixas, submontana e montana, que se associam a formações pioneiras de influência fluvial e/ou marinha, como restingas, vegetação de afloramento rochoso, mata alagadiça e manguezais. Os remanescentes de Restinga melhor conservados estão localizados na Reserva Biológica da Praia do Sul e na Praia de Lopes Mendes. A planície de Mata Alagadiça forma as lagoas das Praias do Sul e do Leste, sobre solos encharcados nas épocas das chuvas e sob os efeitos da progressão das marés. Os Manguezais aparecem em diversas partes da Ilha, sendo todos menores que sua área original devido à ocupação antrópica. Destacam-se o Manguezal das Praias do Sul e do Leste como os mais bem preservados do estado do Rio de Janeiro (INEA 2023). Essa multiplicidade de fitofisionomias se interconecta ao longo de um contínuo florestal de todo território insular e garante uma grande importância biológica, tanto de flora quanto de fauna. Além disso, a vegetação da Ilha Grande representa um dos maiores fragmentos de Mata atlântica do estado do Rio de Janeiro.

1.3 Anatomia Ecológica

A anatomia ecológica da madeira compreende a relação entre as características anatômicas da madeira e o ambiente em que essas plantas ocorrem (CARLQUIST 1977;

1988). Essas características são moduladas pelas condições ambientais e desempenham um importante papel no *fitness* das plantas em diferentes ambientes (SILVA et al., 2021a). Neste contexto, os atributos funcionais das plantas, que englobam aspectos morfológicos, fisiológicos e fenológicos, representam estratégias ecológicas fundamentais que determinam como as plantas respondem aos fatores ambientais, afetam outros níveis tróficos e exercem influências sobre as propriedades dos ecossistemas (PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). Além disso, eles apresentam uma capacidade notável para fornecer um conjunto abrangente de parâmetros que auxiliam na compreensão de estratégias associadas às mudanças ambientais (TNG et al., 2018).

A anatomia ecológica da madeira, aplicada desde a década de 70 por Carlquist (1975) e Baas (1976), tem revelado inúmeras características estruturais e ecofisiológicas associadas às condições do habitat em que as espécies se desenvolvem (SCHWEINGRUBER, 2007; SCHUMANN, et al., 2019; SIMIONI, et al., 2023). Nos últimos anos, trabalhos nas áreas de ecologia florestal, biologia de árvores, evolução das plantas, mudanças climáticas e genômica, redescobriram a enorme importância da estrutura anatômica da madeira e suas características funcionais (GIMÉNEZ; MOGLIA, 2017). Sob esse aspecto, a água se destaca entre os diversos recursos do ambiente, cuja variação em sua disponibilidade fica expressa e se perpetua na estrutura da madeira, podendo revelar situações de estresse por irregularidades no abastecimento de água e nas estratégias de absorção, transporte e eficiência em seu uso (LEON, 2013). Este fato tem chamado a atenção de pesquisadores, visto que as anomalias relacionadas ao clima têm se intensificado, tornando muitas áreas suscetíveis a secas ou inundações severas (RIPPLE et al., 2017). Diante desse contexto, a busca pela compreensão dos mecanismos relacionados aos processos hidráulicos das plantas e sua consequente relação com a distribuição espacial de espécies tropicais se tornou crescente, embora o papel funcional dos atributos anatômicos não esteja totalmente elucidado ainda (TRUEBA et al., 2017; POORTER et al., 2018; SILVA et al., 2021b; ZHANG et al., 2023).

A resistência das plantas à seca pode ser avaliada mensurando a vulnerabilidade à embolia do xilema via P_{50} , ou seja, corresponde a pressão negativa que induz 50% da perda de condutividade hidráulica, resultando em falha hidráulica (BITTENCOURT et al., 2018). Esse parâmetro é frequentemente utilizado para prever a probabilidade de mortalidade induzida por déficit hídrico em espécies de gimnospermas e angiospermas nas florestas temperadas e tropicais (por exemplo, BARIGAH et al., 2013; URLI et al., 2013; APGAUA et al., 2015; TRUEBA et al., 2017; SIMIONI et al., 2023; CASTELAR et al., 2023). A associação deste

parâmetro com a anatomia da madeira pode e deve ser utilizada para investigar os ajustes hidráulicos do xilema frente às mudanças de disponibilidade hídrica ao longo da vida da planta, fornecendo uma visão valiosa de suas estratégias adaptativas. Além disso, o estudo das mudanças relacionadas à variabilidade climática será de grande utilidade nas prospecções sobre mudanças no desenvolvimento das florestas no futuro (BRYUKHANOVA; FONTI, 2013; LENS et al., 2013; ANDEREGG, 2015), o que é de grande relevância para as florestas tropicais que abrigam a maior diversidade do planeta e estão sob forte pressão antrópica.

Além disso, as tendências ecológicas e evolutivas da estrutura da madeira, indicadas pela frequência, comprimento e diâmetro dos elementos de vaso, comprimento total dos vasos, diâmetro das pontoações, tipo de placas de perfuração, comprimento, diâmetro e espessura da parede das fibras, têm sido discutidas em termos de condutividade, de segurança e de eficiência no transporte de água (O'BRIEN et al., 2017; MORRIS et al., 2018; OLSON, 2020). Esses parâmetros são aplicados para avaliar respostas às condições ambientais como tipo de solo, clima, altitude e latitude desde a década de 80 (CARLQUIST, 1984; OLSON, 2005; DÓRIA et al., 2016; ROSAS et al., 2019). Portanto, combinações de atributos anatômicos que desempenham diferentes funções são ferramentas úteis para diferenciar as estratégias das plantas e podem auxiliar na distinção dos grupos funcionais (VERHEIJEN et al., 2016). Entretanto, ainda há uma certa complexidade para definir quais atributos governam as interações da planta com o ambiente em que se desenvolve (ANDEREGG, 2023).

2. Objetivos

2.1 Objetivo Geral

Investigar a existência de respostas funcionais adaptativas dos atributos morfofisiológicos intra e interespecíficos de espécies arbóreas, nativas e representativas da flórua de cinco fitofisionomias distintas da Mata Atlântica da Ilha Grande: Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Restinga, Manguezal e Mata Alagadiça.

2.2 Objetivos específicos

- I- Testar diferenças presentes entre as características morfofisiológicas foliares e do xilema secundário em *Tapirira guianensis* e *Erythroxylum pulchrum* se desenvolvendo na Restinga e na Floresta Ombrófila Densa;
- II- Testar quais atributos funcionais da folha e/ou da madeira estão associados a uma variação potencial na resistência à embolia e na condutividade hidráulica em *Tapirira guianensis* e *Erythroxylum pulchrum*;
- III- Testar o efeito do ambiente na variação intraespecífica em *Tapirira guianensis* e *Erythroxylum pulchrum*;
- VI- Investigar os atributos anatômicos do xilema secundário que podem estar associados a padrões de ajustes das espécies em cinco diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica, apesar de diferentes filogeneticamente;
- V- Testar o efeito da fitofisionomia e filogenia na variação dos atributos anatômicos das espécies; e
- VI- Investigar os *trade-offs* entre os atributos anatômicos do xilema secundário das espécies para a garantia da eficiência e segurança no transporte hídrico e para a resistência mecânica.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, H. D. et al. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 106, n. 17, p. 7063–7066, 2009.
- ANDEREGG, L. D. L. Why can't we predict traits from the environment? *New Phytologist*, v. 237, n. 6, p. 1998–2004, 2023.
- ANDEREGG, W. R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, v. 205, n. 3, p. 1008–1014, 2015.
- APGAUA, D. M. G. et al. Functional traits and water transport strategies in lowland tropical rainforest trees. *PLoS ONE*, v. 10, n. 6, p. 1–19, 2015.
- ARAUJO, D. S. D. de; OLIVEIRA, R. R. de. Reserva biológica estadual da Praia do Sul (Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro): lista preliminar da flora. *Acta Botanica Brasilica*, v. 1, n. 2 suppl 1, p. 83–94, 1987.
- ATLÁNTICA, F. S. M. Mata Atlântica. 2020. Disponível em: <<https://www.sosma.org.br/>>.
- B. ELLER, C. et al. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell and Environment*, v. 41, n. 3, p. 548–562, 2018.
- BAAS, P. "Some functional and adaptive aspects of vessel member morphology." *Leiden Botanical Series* 3.1 (1976): 157-181, 1976.
- BARIGAH, T. S. et al. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, v. 112, n. 7, p. 1431–1437, 2013.
- BARROS, C. F. et al. Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 443-460, 2006.
- BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.
- BRYUKHANOVA, M.; FONTI, P. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability. *Trees - Structure and Function*, v. 27, n. 3, p. 485–496, 2013.
- CALLADO, C. H.; M. P. BASTOS. O ambiente da Ilha Grande, 93–146. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 2009
- CALLADO, C. H.; GUIMARÃES, C. (Leguminosae : Caesalpinioideae) após episódio de mortalidade em Ilha Grande , Rio de Janeiro. *Garden*, n. 2007, p. 85–91, 2010.
- CALLADO, C.H. et al. Parque Botânico do Ecomuseu Ilha Grande não é patrimônio cultural e de biodiversidade da Unesco. *Paubrasilia*. 3(1):46-55, 2020.

CALLADO, C. H.; CORADIN, V. T. R.; COSTA, C. G. XILEMA - 4a edição revista e atualizada. In: Appezzato-da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S.M. (Org.). Anatomia Vegetal. 4ed. Viçosa: Editora UFV, v. 1, p. 130-155, 2022

CALLADO, C. H.; MANÃO, C. YG. MATA ATLÂNTICA. In: CADEI, M. S. & AGUIAR, J. G.; OLIVEIRA, A. L. T. (Org.). Saberes, estratégias e metodologias: construindo programas de educação ambiental. Volume 2: sociedade atual e os desafios socioambientais. 1ed Rio de Janeiro: INEA, p. 85-90. 2022.

CAMPBELL, G. et al. Key anatomical attributes for occurrence of *Psychotria schlechtendaliana* (Müll.Arg.) Müll.Arg. (Rubiaceae) in different successional stages of a tropical moist forest. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 246–247, n. July, p. 33–41, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.07.004>>.

CARLQUIST, S. Vessel Grouping in Dicotyledon Wood: Significance and Relationship to Imperforate Tracheary Elements. *Aliso*, v. 10, n. 4, p. 505–525, 1984.

CARLQUIST, S. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 1975.

CASTELAR, J. V. S. et al. Functional traits and water transport strategies of woody species in an insular environment in the tropical forest. *American Journal of Botany*, 2023.

COELHO, M. A. N. et al. Flora do estado do Rio de Janeiro: avanços no conhecimento da diversidade. *Rodriguesia*, v. 68, n. 1, p. 1–11, 2017.

COSTA, D. P.; PERALTA, D. F. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguesia*, v. 66, n. 4, p. 1063–1071, 2015.

DE GODOY, J. R. L. et al. Dinâmica da Floresta Neotropical e as Mudanças Climáticas Globais, Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, I. *Naturalia, Rio Claro*, v. 32, p. 53–66, 2009. Disponível em: <<http://www.academia.edu/download/31007342/3431-15195-1-PB.pdf>>.

DE OLIVEIRA, R. R. Ação antrópica e resultantes sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. *Rodriguesia*, v. 53, n. 82, p. 33–57, 2002.

DÓRIA, L. C. et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 224, n. December 2018, p. 244–251, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.09.002>>.

ESBÉRARD, et al. Morcegos da Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências* 8: 147-153, 2006.

FLOR, I. C.; SANTOS, R. Dos; HARTE-MARQUES, B. Litterfall Production At Different Successional Stages in a Tropical Rain Forest in Southern Brazil. *Ciência e Natura*, v. 39, n. 3, p. 494, 2017.

FRANKS, S. J.; WEBER, J. J.; AITKEN, S. N. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, v. 7, n. 1, p. 123–139, 2014.

- GIMÉNEZ, A. M.; Moglia, J.G. Los Bosques actuales del chaco semiárido argentino. Ecoanatomía y biodiversidade. Uma mirada propositiva. Facultad de ciências Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Santiago Del Estero, Argentina. ISBN: 978-987-4078-12-4. p. 190–230, 2017.
- GUILLEMOT, J. et al. Small and slow is safe: On the drought tolerance of tropical tree species. *Global Change Biology*, v. 28, n. 8, p. 2622–2638, 2022.
- IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Sistema fitogeográfico, inventário das formações florestais e campestres, técnicas e manejos de coleções botânicas, procedimentos para mapeamentos. IBGE, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 2a ed. Rio de Janeiro, 276, 2012.
- INEA. Conheça as unidades de conservação. 2023. Disponível em: <http://www.inea.rj.gov.br/biodiversidade-territorio/conheca-as-unidades-deconservacao/>. Acesso em: 24 fev. 2023.
- IPCC, 2022. H.-O. PÖRTNER, D.C. ROBERTS, M. TIGNOR, E.S. POLOCZANSKA, K. MINTENBECK, A. ALEGRÍA, M. CRAIG, S. LANGSDORF, S. LÖSCHKE, V. MÖLLER, A. OKEM, B. R.: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. [s.l: s.n.]
- LENS, F. et al. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 16, n. 3, p. 287–292, 2013.
- LEON, W.H. Ecoanatomía de la Madera en un Bosque Húmedo Tropical de la Reserva Florestal Ticoporo (Barinas, Venezuela). *Revista Florestal Venezuelana*. 57:115-129, 2013.
- MARTINELLI, G, MARTINS, E, MORAES, M, LOYOLA R, AMARO. R. Livro Vermelho da Flora Endêmica do Estado do Rio de Janeiro. Andrea Jakobsson Estúdio, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/ SEA- Secretaria de Estado do Ambiente, Rio de Janeiro, 2018.
- MARTÍNEZ-SANCHO, E. et al. Responses of contrasting tree functional types to air warming and drought. *Forests*, v. 8, n. 11, 2017.
- MASSANTE, J. C.; GASTAUER, M. Evolutionary history of marginal habitats regulates the diversity of tree communities in the Atlantic Forest. *Annals of Botany*, v. 131, n. 2, p. 261–274, 2023.
- MORRIS, H. et al. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. *Plant Cell and Environment*, v. 41, n. 1, p. 245–260, 2018.
- NEVES, D. M. et al. Dissecting a biodiversity hotspot: The importance of environmentally marginal habitats in the Atlantic Forest Domain of South America. *Diversity and Distributions*, v. 23, n. 8, p. 898–909, 2017.
- O'BRIEN, M. J. et al. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, v. 54, n. 6, p. 1669–1686, 2017.

- OLSON, M. E. Commentary: Typology, homology, and homoplasy in comparative wood anatomy. *IAWA Journal*, v. 26, n. 4, p. 507–522, 2005.
- OLSON, M. E. From Carlquist's ecological wood anatomy to Carlquist's Law: why comparative anatomy is crucial for functional xylem biology. *American Journal of Botany*, v. 107, n. 10, p. 1328–1341, 2020.
- PEREZ-HARGUINDEGUY et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 61, 167–234, 2013.
- POORTER, L. et al. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest. *New Phytologist*, v. 219, n. 1, p. 109–121, 2018.
- REZENDE, V. L. et al. Phylogenetic regionalization of tree assemblages reveals novel patterns of evolutionary affinities in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, v. 48, n. 4, p. 798–810, 2021.
- RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>>.
- RIPPLE, W. J. et al. World scientists' warning to humanity: A second notice. *BioScience*, v. 67, n. 12, p. 1026–1028, 2017.
- ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.
- ROSAS, T. et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, v. 223, n. 2, p. 632–646, 2019.
- SCARANO, F. R. Plant communities at the periphery of the Atlantic rain forest: rare-species bias and its risks for conservation. *Biological Conservation*.142(6):1201-8, 2009.
- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, v. 90, n. 4, p. 517–524, 2002.
- SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.
- SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, v. 4, n. MAR, p. 1–12, 2013.
- SCHUMANN, K.; LEUSCHNER, C.; SCHULDT, B. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. *Trees*, 33, p.1475-1490, 2019.
- SCHWEINGRUBER, F.H. Wood structure and environment. *Springer Science in Wood Science*. Heidelberg, 2007.

- SILVA DA COSTA, W. et al. Intraspecific variation in functional wood anatomy of tropical trees caused by effects of forest edge. *Forest Ecology and Management*, v. 473, n. June, p. 118305, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118305>>.
- SILVA, M. dos S. et al. Expanding the wood anatomy economics spectrum: the correlates of vessel element lengths and pit apertures sizes in tropical forest trees. *Plant Ecology and Diversity*, v. 14, n. 5–6, p. 279–291, 2021a. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/17550874.2022.2053600>>.
- SILVA, M. dos S. et al. Expanding the wood anatomy economics spectrum: the correlates of vessel element lengths and pit apertures sizes in tropical forest trees. *Plant Ecology and Diversity*, v. 14, n. 5–6, p. 279–291, 2021b. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/17550874.2022.2053600>>.
- SIMIONI, P. F. et al. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB PLANTS*, v. 15, n. 3, p. 1–16, 2023.
- TNG, D. Y. P. et al. Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution*, v. 8, n. 24, p. 12479–12491, 2018.
- TRUEBA, S. et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant Cell and Environment*, v. 40, n. 2, p. 277–289, 2017.
- URLI, M. et al. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, v. 33, n. 7, p. 672–683, 2013.
- VELOSO, H. P.; RANGEL FILHO, A. L. R.; LIMA, J. C. A. *Classificação da Vegetação Brasileira Adaptada a um Sistema Universal*. [s.l.: s.n.]
- VERHEIJEN, L. M. et al. Variation in trait trade-offs allows differentiation among predefined plant functional types: Implications for predictive ecology. *New Phytologist*, v. 209, n. 2, p. 563–575, 2016.
- VITÓRIA, A. P.; ALVES, L. F.; SANTIAGO, L. S. Atlantic Forest and leaf traits: an overview. *Trees - Structure and Function*, v. 33, n. 6, p. 1535–1547, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01864-z>>.
- WAY, D. A.; OREN, R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology*, v. 30, n. 6, p. 669–688, 2010.
- ZHANG, K. Y. et al. Vessel dimorphism and wood traits in lianas and trees among three contrasting environments. *American Journal of Botany*, v. 110, n. 4, 2023.

3. ATRIBUTOS FUNCIONAIS E ESTRATÉGIAS NO TRANSPORTE HÍDRICO EM ESPÉCIES LENHOSAS DA MATA ATLÂNTICA EM AMBIENTES INSULAR

Artigo publicado em *American Journal of Botany* - <https://doi.org/10.1002/ajb2.16214>

As plantas desenvolveram estratégias que promovem grande diversidade fisiológica e morfológica, que se expressa na organização de suas células e tecidos, muitas vezes representadas por características morfofisiológicas de xilema secundário e folhas (CARLQUIST; SCHNEIDER, 2001; VIOLLE; JIANG, 2009; ROSSATTO; KOLB, 2013). Essa diversidade está diretamente relacionada ao habitat de uma planta e muitas vezes é registrada em seus diferentes órgãos (HACKE et al., 2017).

A folha tem sido considerada o órgão vegetal morfológicamente mais variável, tem vida relativamente curta e pode refletir adaptações de curto prazo às condições de crescimento, além disso, a aclimatação e as adaptações foliares têm sido historicamente usadas como indicadores de condições ambientais (VITÓRIA; ALVES; SANTIAGO, 2019; ROSAS et al., 2021). Isso porque tanto a morfologia externa quanto a anatomia das folhas muitas vezes apresentam aspectos de proteção e controle da perda de água, o que é fundamental para a sobrevivência da planta (MÉNDEZ-ALONZO et al., 2012; MELO JÚNIOR; TORRES BOEGER, 2015; DE PAULA et al., 2012; BONA et al., 2020; BELMONTE; ARRIAZA; ARISMENDI, 2022). Em contraste, o xilema secundário tem uma função de longo prazo e, portanto, representa respostas integradas em cursos de tempo mais longos. Além disso, possui características intimamente relacionadas à resistência mecânica e à condutividade hidráulica, que são afetadas por fatores ambientais como temperatura, umidade e luminosidade, além da disponibilidade hídrica e nutricional do solo (BAAS et al., 2016; BEECKMAN, 2016; OLSON, 2020a; CASTELAR et al., 2022).

Estudos ecológicos baseados nos atributos das plantas têm se concentrado em compreender as relações entre os atributos morfofisiológicos e a distribuição das espécies nos ambientes (LAUGHLIN et al., 2020). Autores como VIOLLE et al., (2007) e VIOLLE; JIANG (2009) propuseram que as características morfológicas, fisiológicas e fenológicas das plantas podem determinar sua amplitude de nicho, tornando possível entender mudanças na distribuição das espécies sob diferentes pressões ambientais. Estudos em florestas brasileiras mostram uma gama de combinações possíveis de características morfofisiológicas de plantas relacionadas a diferentes ambientes, principalmente associadas à resistência à seca (DÓRIA et

al., 2016; LÓPEZ; RODRÍGUEZ-CATÓN; VILLALBA, 2019; PIREDA et al., 2019; PETERS et al., 2019; al., 2021; SIMIONI et al., 2021). No entanto, as associações entre esses atributos em termos de trade-offs, ainda precisa ser avaliada minuciosamente em áreas tropicais úmidas. Nesse sentido, destacamos a Mata Atlântica, que é apontada, pela maioria das projeções, como um bioma altamente vulnerável a mudanças climáticas futuras, com potencial aumento de temperatura e períodos de seca mais intensos e frequentes (BELLARD et al., 2014; SCARANO; CEOTTO, 2015; REZENDE et al., 2018; IPCC, 2021).

Assim, buscar entender a variabilidade intraespecífica em plantas de diferentes fitofisionomias a partir da arquitetura hidráulica (POORTER; LAMBERS; EVANS, 2014; MESSIER et al., 2017; LIRA-MARTINS et al., 2022), nos ajudará a entender o processo mecanicista entre resistência à embolia e eficiência hidráulica, além de fornecer subsídios fundamentais sobre as espécies em diferentes ambientes (MÉNDEZ-ALONZO et al., 2012; ROSAS et al., 2019; GUILLEMOT et al., 2022). Estudos mostraram que os trade-offs entre o xilema secundário e a estrutura da folha promovem ajustes nas taxas de suprimento de água, condutividade hidráulica (COSME et al., 2017; OLSON, 2020a) e resistência à embolia (LENS et al., 2011; LI et al., 2016; SKELTON et al., 2018). Tais ajustes incluem a distribuição e o volume ocupado por diferentes tipos de células do xilema secundário (TNG et al., 2018; PERCOLLA et al., 2021; KAWAI et al., 2022); a frequência, agrupamento e largura dos elementos de vasos (DÓRIA et al., 2016); a espessura da membrana da pontuação intervascular (PLAVCOVÁ; HACKE; SPERRY, 2011; DÓRIA et al., 2018); o grau de densidade da madeira (CHAVE et al., 2009; ZIEMIŃSKA et al., 2020) e a quantidade de área foliar e densidade estomática (ROSSATTO; KOLB, 2013). Esses ajustes são apresentados em combinações variadas, e a contribuição relativa de cada um para suportar o transporte contínuo de água no nível da espécie traz um conhecimento mecanicista das estratégias das plantas contra as condições impostas por diferentes ambientes.

Nesse contexto, o estudo do sistema hidráulico é de grande relevância para o entendimento da aptidão das plantas em zonas úmidas e em possíveis cenários de alteração da disponibilidade hídrica em florestas tropicais. Esses novos estudos ampliam o conhecimento sobre ecossistemas tropicais já investigados (OLIVEIRA et al., 2021a). Assim, com base no funcionamento hidráulico das plantas e nos atributos morfofisiológicos e funcionais da folha e do xilema secundário, buscamos identificar as combinações intraespecíficas existentes entre *Erythroxylum pulchrum* A.St-Hil. (Erythroxilaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae). Estas espécies ocorrem simultaneamente e com alta representatividade em

duas fitofisionomias distintas em ambiente insular da Mata Atlântica: Floresta Ombrófila Densa Submontana e Restinga. Partindo do pressuposto de que a análise das características morfofisiológicas das folhas e do xilema secundário evidenciam ajustes moldados pelo ambiente, este estudo pretende responder às seguintes questões:

- 1) Como variam as características morfofisiológicas foliares e do xilema secundário em *T. guianensis* e *E. pulchrum* ao longo de diferentes fitofisionomias (Restinga e Floresta Ombrófila Densa)?
- 2) Quais características funcionais da folha ou da madeira estão associadas a uma variação potencial na resistência à embolia e na condutividade hidráulica em *T. guianensis* e *E. pulchrum*?
- 3) Como a variação nas condições ambientais afeta a variação intraespecífica em *T. guianensis* e *E. pulchrum*?

Nossa hipótese é de que *T. guianensis* apresentará maior variabilidade intraespecífica em caracteres morfofisiológicos, uma vez que esta espécie possui ampla distribuição espacial em diferentes domínios fitogeográficos (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal), em comparação com *E. pulchrum* (restrita apenas à Mata Atlântica Floresta). Sabendo que a arquitetura hidráulica das plantas pode variar de acordo com as condições ambientais (COSME et al., 2017; OLSON, 2020b), esperamos que os indivíduos de *T. guianensis* e *E. pulchrum* que ocorrem na Restinga apresentem ajustes relacionados a maior resistência mecânica e segurança no transporte hídrico. Em relação aos atributos foliares, esperamos encontrar uma menor área foliar com maior densidade estomática e menor condutância estomática. Para os atributos do lenho, esperamos encontrar uma maior frequência de vasos com diâmetros menores e paredes mais espessas, maior densidade da madeira, maior espessura da membrana de pontoação intervascular e maior resistência à embolia (P_{50}), pois as espécies que crescem na Restinga podem estar em condições de alta temperatura e maior déficit hídrico em comparação com as espécies que ocorrem na Floresta Ombrófila Densa (MELO JÚNIOR; TORRES BOEGER, 2015; PIREDA et al., 2019).

3.1 Material e Métodos

Área de estudo

Esse estudo foi realizado em duas fitofisionomias de Mata Atlântica, na Ilha Grande município de Angra dos Reis no estado do Rio de Janeiro, Brasil (Figura 1). Os sítios de amostragem estão a curta distância entre si e em um ambiente insular para garantir a análise de uma única população por espécie.

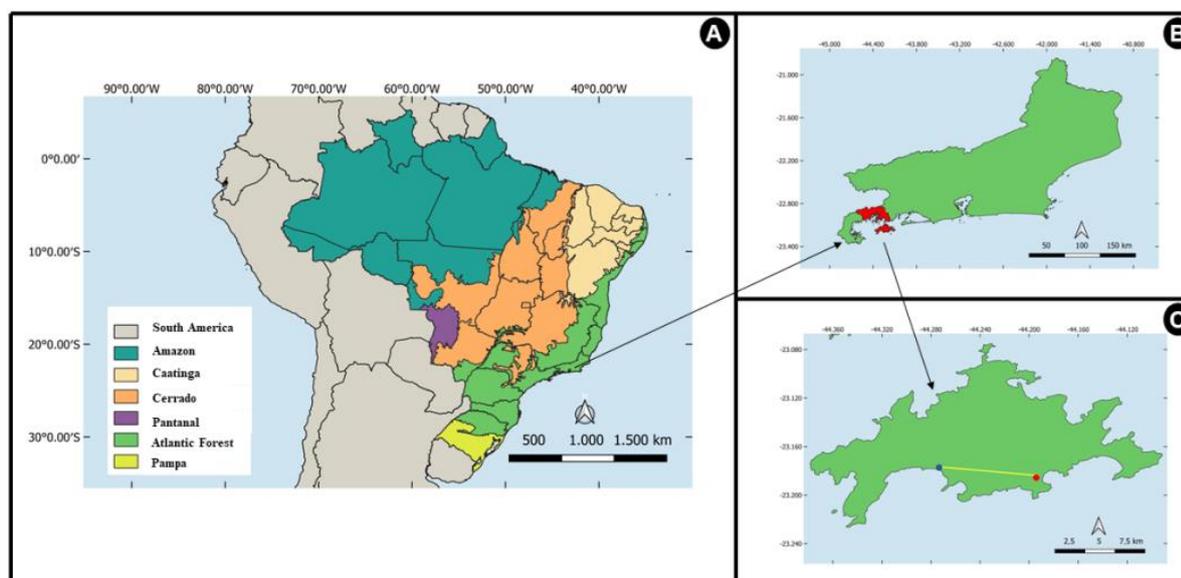
O clima da Ilha Grande é caracterizado como tropical (Af) quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, sem estação seca definida. A temperatura média anual varia entre 20 e 26 °C, podendo atingir temperaturas médias de 39 °C no verão e de 15 °C no inverno (SALGADO & VASQUEZ, 2009). A distribuição pluviométrica é desigual variando de 1.245 mm até 4.531 mm, em áreas de encosta (OLIVEIRA; COELHO-NETTO, 2001). Excedentes hídricos são observados de novembro a março e valores intermediários são observados nos outros meses do ano, conforme balanço hídrico calculado pelo método de Thornthwaite, de acordo com as recomendações de Pereira et al. (1997), a partir dos dados de temperatura e precipitação de Salgado & Vasquez (2009). Os meses com menor saldo entre a pluviosidade e evapotranspiração potencial ocorrem entre os meses de junho a agosto, porém, sempre com precipitação entorno de 80 mm.

Fitofisionomias

(1) **Restinga (RES)**, Essa fitofisionomia consiste em um ecossistema costeiro seco devido à baixa capacidade de retenção de água do solo, alta salinidade, ventos constantes, forte incidência solar e altas temperaturas (ASSUMPCÃO; NASCIMENTO, 2000; KELECOM et al., 2002; SCARANO, 2002; MALLANA et al., 2005; BONA et al., 2020). A área de amostragem está situada na Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul (RBEBS – 23° 10's; 44° 17'W – Figura 1) na face sul da Ilha Grande. Caracteriza-se como formação pioneira de influência marinha, com solo arenoso, raso e saturado (Tabela 1). Apresenta uma trama de raízes superficiais com elevada quantidade de matéria orgânica e presença de restos vegetais semidecompostos com caráter distrófico, datados do quaternário, do tipo Espadossolos e localizada na face sul da Ilha (CALLADO et al., 2009; SALGADO & VASQUEZ, 2009). Nesta Restinga, é possível identificar três extratos vegetacionais: psamófila reptante de anteduna, mata de cordão arenoso e restinga arbóreo-arbustiva. As espécies foram coletadas na restinga arbóreo-arbustiva, apresentando alturas de 4 a 20 m dependendo do substrato.

(2) **Floresta Ombrófila Densa submontana (FODs)**, Essa fitofisionomia é caracterizada geralmente, pela presença de corpos hídricos, como rios, cachoeiras, pela umidade elevada, por áreas sombreadas, presença de serrapilheira e retenção de água no solo (CALLADO & MANÃO 2022). Localizada no Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG), na face sudeste da Ilha e voltada para a Enseada de Dois Rios ($23^{\circ} 10' s$; $44^{\circ} 11' W$ – Figura 1). Esta fitofisionomia apresenta relevo irregular, alcançando até 500 m, solos do tipo cambissolos de características variáveis, mas em geral pouco profundos, argilosos e distróficos (Tabela 1). Esta formação é predominante na Ilha Grande apresentando diferentes estágios de regeneração em grande parte compostas por matas secundárias. (CALLADO et al., 2009).

Figura 1– Mapas com a localização área dos sítios de estudo: (A) distribuição da Mata Atlântica no território brasileiro e aspecto geral dos biomas, (B) Destaque do estado do Rio de Janeiro. (C) Destaque para o território da Ilha Grande, com os sítios de coleta, representado pelo círculo vermelho, a Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODs) situada na vila de Dois Rios, nos limites do Parque Estadual da Ilha Grande, representado pelo círculo azul a Restinga da Praia do Leste, (Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul). Os dois sítios de coleta distam aproximadamente 10 km entre si.



Seleção das espécies e amostragem do material botânico

As espécies foram selecionadas a partir de levantamentos florísticos e fitossociológicos conduzidos por (ARAÚJO & OLIVEIRA 1988; OLIVEIRA 1999; CALLADO et al., 2009; MANÃO 2011;). As espécies, *Erythroxylum pulchrum* A.St-Hil. (Erythroxilaceae) e *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), de alta representatividade de indivíduos (dominância absoluta) na Restinga e na Floresta Ombrófila Densa submontana da Ilha Grande foram selecionadas para este estudo (ARAÚJO & OLIVEIRA 1988; OLIVEIRA 1999; MANÃO 2011; CASTILHORI comunicação pessoal). Para cada espécie foram amostrados 2 ramos da parte externa da copa de aproximadamente 1.5 a 2 m de comprimento e folhas totalmente expandidas de 5 indivíduos por sítio de ocorrência (Tabela 1).

Tabela 1: Diâmetro a altura do peito (DAP) e Altura dos indivíduos de *Erythroxylum pulchrum* e *Tapirira guianensis*, ocorrentes na Restinga e Floresta Ombrófila submontana.

Espécie	Restinga		Floresta Ombrófila	
	DAP cm	Altura (m)	DAP (cm)	Altura (m)
<i>E. pulchrum</i> 1	30	10	15	10
<i>E. pulchrum</i> 2	12	5	20	12
<i>E. pulchrum</i> 3	9	6	32	12
<i>E. pulchrum</i> 4	25	7	27	8
<i>E. pulchrum</i> 5	19	8	23	10
Média <i>E. pulchrum</i>	19	7,2	23,4	10,4
<i>T. guianensis</i> 1	31	8	35	15
<i>T. guianensis</i> 2	24	9	33	12
<i>T. guianensis</i> 3	16	10	37	14
<i>T. guianensis</i> 4	32	8	31	18
<i>T. guianensis</i> 5	29	8	34	16
Média <i>T. guianensis</i>	26,4	8,6	34	15
Média Total	22,7	7,9	28,7	12,7

Variáveis nutricionais e físico-químicas do solo foram analisadas para cada fitofisionomia. As amostras de solo foram obtidas com trado holandês a profundidade de 0 a 20 cm em 10 pontos distintos e próximos aos indivíduos selecionados em cada fitofisionomia. As amostras de solo foram homogeneizadas em uma única amostra analisada no Centro de Biologia Experimental Oceanus (EMBRAPA 2009).

A umidade do solo foi medida pelo método gravimétrico. As amostras foram coletadas e em seguida acondicionadas e lacradas em embalagens impermeáveis. Posteriormente, foram colocadas em placas de petri com peso conhecido, pesadas em balança analítica e transferidos para a estufa com temperatura de 105-110° de 24 a 48 horas. Logo após, as amostras foram retiradas da estufa e encaminhadas para o dessecador até esfriar e novamente pesadas para obtenção do peso seco (Tabela 2) (Uhland 1951; EMBRAPA 1979).

$$\text{Umidade gravimétrica} = 100 (a-b)/b$$

onde umidade gravimétrica (g/cm²), *a* é peso da amostra úmida (g) e *b* é peso da amostra seca (g).

Tabela 2: Características edáficas da Floresta Ombrófila Densa submontana e Restinga.

Parâmetros da Análise do Solo	Floresta Ombrófila Densa submontana (FODs)	Restinga (RES)
P	10 (mg/dm ³)	8 (mg/dm ³)
K	1,6 (mmolc/dm ³)	0.8 (mmolc/dm ³)
Ca	21 (mmolc/dm ³)	3 (mmolc/dm ³)
Mg	11 (mmolc/dm ³)	4 (mmolc/dm ³)
S	19 (mg/dm ³)	11(mg/dm ³)
B	0.67 (mg/dm ³)	0.43 (mg/dm ³)
Cu	0.2 (mg/dm ³)	0.2 (mg/dm ³)
Fe	61 (mg/dm ³)	89 (mg/dm ³)
Mn	13.4 (mg/dm ³)	2.9 (mg/dm ³)
Mg	2.2 (mg/dm ³)	0.9 (mg/dm ³)

Umidade Gravimétrica (g/cm ³)	49.10 (g/cm ³)	9.31 (g/cm ³)
---	----------------------------	---------------------------

Análise dos atributos foliares

A área foliar foi determinada usando 10 folhas completamente expandidas dos cinco indivíduos de cada uma das suas espécies em cada local de estudo. As folhas foram escaneadas em Scanner de mesa (HP deskjet 2600 series) e a área de cada folha foi obtida por análise digital no Programa Image J. O peso fresco (g) das folhas recém-coletadas foi aferido em uma balança digital (Shimadzu modelo AY220, Japan) e a espessura (mm) do limbo foliar foi aferida por paquímetro digital (Stainless Hardened, Switzerland). Em seguida, as folhas foram transferidas para estufa a 55 °C por 72 horas pesadas em balança digital. A partir destes valores, foram calculados a suculência foliar (SUC: g.m⁻²), pela diferença entre o peso fresco e a massa seca dividida pela área foliar; e a área foliar específica (AFE: g.m⁻²), pela razão entre a área foliar e a massa seca (KLUGE; TING, 2012).

A densidade estomática (mm²) e o comprimento dos poros estomáticos (µm) foram determinados a partir da análise de imagens de epiderme dissociadas pelo método de Franklin (FRANKLIN, 1945). A condutância estomática máxima anatômica foi calculada a partir da relação entre a densidade e o tamanho dos poros estomáticos (DE BOER et al., 2016), de acordo com a Equação 2:

$$G_{\max} = D \times L$$

onde G_{\max} é a condutância estomática máxima anatômica, D é a densidade estomática (mm²) e L , é o comprimento do poro estomático (µm).

A razão entre alburno e a área foliar (Huber Value -HUBER, 1928) foi aferida em ramos amostrados dos indivíduos de cada área de estudo. Todas as folhas de cada ramo foram destacadas e, também, digitalizadas em scanner digital de mesa (HP deskjet 2600 series) para o cálculo da área foliar total no Programa Image J. A área de alburno do ramo foi aferida por meio de paquímetro digital (Stainless Hardened, Switzerland), excluindo a periderme e o floema secundário.

Análise dos atributos do xilema secundário dos ramos

Amostras de alburno dos ramos de cinco indivíduos de cada espécie foram seccionadas (15-20 μm de espessura) nos planos transversal e longitudinal tangencial (CORADIN; MUNIZ, 1992), utilizando micrótomo de deslize (SM2010 R, LEICA, Alemanha). Os cortes foram brevemente lavados em hipoclorito de sódio 50%, depois em água acética 5% e desidratados em série alcóolica (50-100%), antes da dupla coloração 1:9 em Azul de Astra e Safranina aquosa. Os cortes foram montados em lâminas permanentes com Entelan® (Merck) (JOHANSEN, 1940; SASS, 1958; BURGER & RICHTER, 1991). Parte dos fragmentos do xilema secundário de cada ramo foi submetida ao processo de dissociação e maceração pelo método de Franklin modificado (KRAUS & ARDUIN, 1997). Após estas etapas, os fragmentos foram corados por Safranina 1% hidroalcólica e montadas em lâminas com glicerina 50%. As lâminas semipermanentes e permanentes foram analisadas em microscópio óptico de campo claro (Axioplan, ZEISS, Alemanha), com captura de imagem por câmera digital (Power Shot A640, CANON, Japan) acoplada ao microscópio. As imagens foram utilizadas para as descrições qualitativas e os atributos medidos e analisados usando o software Image-Pro Plus (Media Cybernetics, EUA). Todas as descrições, contagens e mensurações celulares seguiram as normas da IAWA Committee (WHELLER et al., 1989).

Para análise percentual dos tipos celulares do xilema, foram selecionadas imagens de sete sessões histológicas no plano transversal do xilema secundário de cada indivíduo amostrado. A análise foi realizada a partir da coloração diferencial manual de cada um dos tipos celulares que compõem o xilema secundário de cada uma das espécies (vasos, fibras, parênquima axial e radial) com auxílio do programa GIMP. Posteriormente, foi calculada a área das diferentes cores no programa Image J. Por fim, a média das áreas dos diferentes tipos celulares foi obtida para cada indivíduo e transformadas em percentual de tecidos.

Microscopia Eletrônica de Transmissão

Para análise da membrana das pontoações intervasculares, amostras do xilema secundários dos ramos para cada um dos cinco indivíduos de *Tapirira guianensis* e de *Erythroxylum pulchrum*, em área de Floresta Ombrófila Densa Submontana e Restinga, foram colocadas em solução Karnovsky, 1965 modificado por (DA CUNHA et al., 2000). As amostras foram pós-fixadas em 1% Tetróxido de Ósmio e 0.05M de cacodilato de sódio e, posteriormente, foram desidratadas em série cetônica e infiltradas e embebidas em resina Epoxy (Epon®). Utilizando ultramicrótomo (Reichert Ultracuts Leica) e faca de diamante

(Diatome®), foram obtidas seções ultrafinas com, aproximadamente, 70 nm de espessura. As seções foram coletadas em grades de cobre de 300 mesh, contrastadas em acetato de uranila 5,0% por 40 minutos e citrato de chumbo por 5 minutos. As observações ultraestruturais das membranas foram realizadas com o auxílio do microscópio eletrônico de transmissão (JEM 1400 Plus- JEOL), com aceleração de voltagem de 80kV, realizando 20 observações por indivíduo amostrado. A espessura da membrana de pontoação foi medida em três pontos na membrana de pontoação para obter a espessura média. Todas as medidas foram realizadas usando o sistema de processamento de imagem digital Image Pro-Plus 4.0.

Densidade da madeira

A densidade da madeira foi calculada medindo o volume fresco das amostras de madeira pelo deslocamento de uma coluna de água (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). As amostras foram imersas em um béquer contendo água em cima de uma balança digital. O volume da amostra foi calculado baseado no peso da água deslocada (por exemplo, 1g = 1 cm³). A massa seca foi obtida por secagem das amostras em estufa a 105 ° C por 72 horas. A densidade da madeira foi então calculada como:

$$WSG = Dm/Dv$$

onde Dm = densidade da madeira (g.cm⁻³), Ms = massa seca, e Vd = volume deslocado.

Condutividade hidráulica teórica

Condutividade hidráulica teórica (K_h) foi calculado para cada indivíduo amostrado a partir da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille (STERCK et al., 2008):

$$K_{th} = (\pi p_w / 128 \eta) \cdot FV \cdot Dh^4$$

onde K_{th} = Condutividade hidráulica teórica em $kg.s^{-1}.m^{-1}.MPa^{-1}$, ρ_w = densidade da água em 20 °C ($998.2 kg.m^{-3}$), η = viscosidade da água a 20 °C ($1.002 \times 10^{-3} Pa.s$), FV = frequência dos elementos de vaso (vasos/ mm^2), Dh: diâmetro dos vasos hidraulicamente ponderados em mm.

Como as seções transversais dos vasos não são círculos perfeitos, a área do lumen do lumen do vaso foi usada para calcular o diâmetro equivalente dos vasos (d) (SCHOLZ et al., 2013):

$$d = \sqrt{4A.\pi}$$

onde A = área do lumen do vaso.

O diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado (Dh) foi calculado como:

$$Dh = (\sum d^4/N)^{0.25}$$

onde d = diâmetro equivalente do vaso em mm, e N = número de vasos medidos.

Resistência à embolia (P_{50})

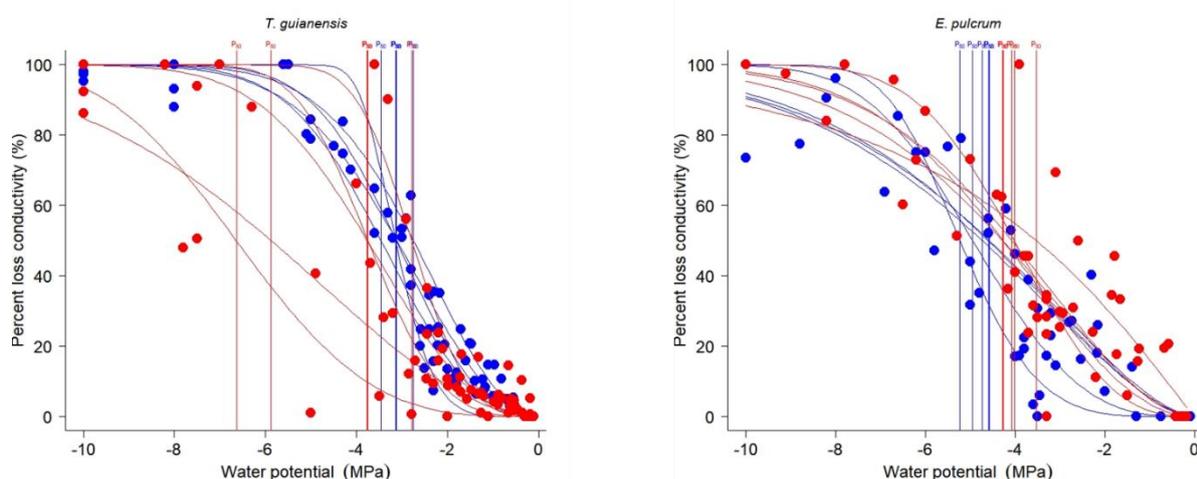
Utilizamos galhos de 1,5 a 2,0 m de comprimento coletados ao amanhecer. Cortamos segmentos de 10 a 15 cm de comprimento de cada base dos ramos embaixo da água e deixamos reidratar por 12 horas, mantendo cobertos e vedados por sacos plásticos pretos. Posteriormente, usamos a extremidade distal do galho para as medições hidráulicas, para garantir que não haja vasos embolisados artificialmente na amostra medida. Todas as amostras utilizadas para medições hidráulicas eram de ramos de primeira ou segunda ordem, tinham entre 30-55 cm de comprimento e 2-4 cm de diâmetro e foram cortados debaixo d'água com uma lâmina afiada antes de conectar ao aparelho, para garantir que todos os vasos estivessem abertos.

O índice de resistência a embolia no xilema utilizado foi o P_{50} , potencial hídrico correspondente a 50% da perda de condutividade do xilema (CHOAT et al., 2012). O P_{50} foi utilizado para calcular a margem de segurança hidráulica (i.e. diferença entre P_{50} e Ψ_{md}), um índice de segurança hidráulica em árvores, é bom preditor de resistência a seca (BARROS et

al., 2019). Medimos a resistência à embolia do xilema de cada ramo usando o método pneumático (PEREIRA et al., 2016; ZHANG; ZHANG; CAO, 2017). Com esse método, a perda de condutância hidráulica é estimada a partir do aumento do volume de ar no interior da madeira causado pela formação de embolia, à medida que o ramo se desidrata (detalhes dos métodos BITTENCOURT; PEREIRA; OLIVEIRA, 2018). Os ramos foram desidratados usando o método de desidratação de bancada. Antes de cada medição de retirada de ar, os galhos eram ensacados por uma hora para equilibrar o potencial hídrico do xilema com as folhas. Imediatamente após a retirada de ar ter sido medida, era medido o potencial hídrico foliar de uma ou duas folhas. A resistência à embolia é então determinada pelo aumento na retirada de ar (PAD – porcentagem de retirada de ar) com o potencial de água do xilema para cada árvore. Para calcular P_{50} , reunimos os dados para as repetições de 2 ramos da mesma árvore e ajustamos uma curva sigmoide aos dados, onde P_{50} e inclinação são os parâmetros ajustados (PAMMENTER; WILLIGEN, 1998). (Figura 2).

$$PAD = 100 / (1 + \exp(a (\Psi - P_{50}))$$

Figura 2: Curvas de vulnerabilidade do xilema para transporte de água - Resistência à embolia. Relação entre a perda percentual de 50% da condutividade hidráulica e o potencial hídrico da planta.



Legenda: As linhas vermelhas correspondem a indivíduos da Restinga e as linhas azuis correspondem a indivíduos da Floresta Ombrófila Densa.

Análises Estatísticas

Avaliamos a distribuição dos caracteres mensurados para cada uma das espécies em cada fitofisionomia. Para testar as diferenças nas distribuições entre os tipos de vegetação, usamos um teste de Kolmogorov-Smirnov de duas amostras. Este é um teste não paramétrico, portanto não dependente da distribuição normal dos dados. Também testamos diferenças na variância entre Floresta e Restinga para cada espécie usando o teste Fligner-Killeen, que também é um teste não paramétrico e robusto contra outliers. Para ambos os testes, empregamos um método de taxa de descoberta falsa (FDR) para controlar os erros do tipo I ao conduzir comparações múltiplas. Também usamos Análise de Componentes Principais (PCA) para interpretar a coordenação de características para as espécies estudadas. Nós particionamos a variância de cada característica usando modelos de efeitos mistos com o pacote lme4 (BATES et al., 2015) onde o tipo de vegetação e as espécies foram definidos como termos fixos e os indivíduos foram definidos como interceptos aleatórios. Esta é uma abordagem importante para desvendar as causas subjacentes da variação de características (FYLLAS et al., 2009; PATIÑO et al., 2009; LIRA-MARTINS et al., 2019). Recuperamos a variância dos termos usando funções *get_variance* do pacote insight (LÜDECKE; WAGGONER; MAKOWSKI, 2019). Nesses modelos, o termo aleatório representa a variação intraespecífica. Avaliamos a covariação de traços usando o eixo principal padronizado com o pacote *smatr* (WARTON et al., 2012). Esta abordagem nos permitiu estimar se as diferenças na distribuição de características anatômicas da madeira em diferentes tipos de vegetação estavam associadas à variação na vulnerabilidade do xilema. Nesta análise, ajustamos uma relação bivariada para entender como a variação intraespecífica (ou seja, efeitos aleatórios dos indivíduos) das características anatômicas da madeira escalonadas com a vulnerabilidade do xilema (P_{50}). Usamos a função *sma* para testar diferenças significativas entre interceptos e declividades entre sítios de Floresta Ombrófila Densa e Restinga. Para as características anatômicas da madeira, houve réplicas para cada árvore (14 – 50 réplicas por árvore), enquanto as curvas de vulnerabilidade do xilema usadas para estimar o P_{50} não tiveram réplicas dentro da árvore.

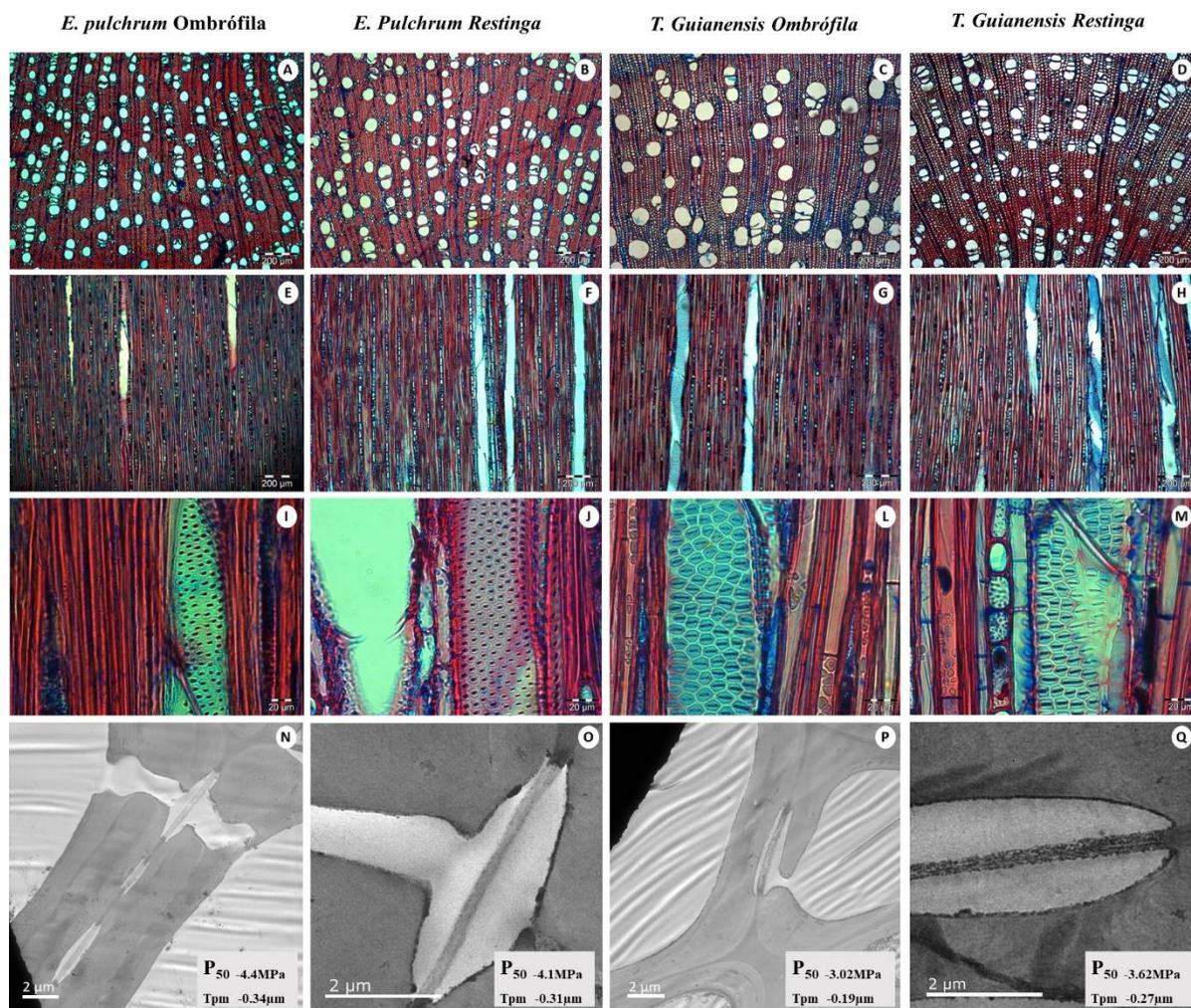
3.2 Resultados

Erythroxylum pulchrum e *Tapirira guianensis* apresentaram diferentes estratégias para evitar a embolia e garantir o transporte hídrico, fundamentais para que as espécies consigam lidar com as diferenças impostas pelos ambientes Restinga e Floresta Ombrófila Densa e, conseqüentemente, podem estar relacionadas à alta representatividade das duas espécies em cada uma dessas fitofisionomias. A madeira de *Erythroxylum pulchrum* nas áreas de Restinga e Floresta Ombrófila Densa apresentou características semelhantes, tais como: média a alta densidade; camadas de crescimento indistintas; porosidade difusa, com elementos de vasos solitários e em múltiplos agrupamentos radiais de até quatro elementos, em frequência elevada, de pequeno diâmetro, com placas de perfuração simples e pontoações intervasculares poligonais, alternadas e pequenas; fibras não septadas, curtas e de paredes muito espessas; parênquima axial apotraqueal difuso ou difuso em agregado e parênquima axial paratraqueal unilateral, aliforme ou confluyente; frequência dos raios de poucos por milímetro linear, sendo estreitos, formados por uma a duas (raramente três) células de largura ou por raios estreitos com porções multisseriadas tão largas quanto porções unisseriadas; e presença de traqueídes vasculares/vasicêntricos e cristais prismáticos em células e fibras do parênquima axial (Figura 3 A, B, E, F, I e J).

A madeira de *Tapirira guianensis*, tanto em áreas de Restinga quanto de Floresta Ombrófila Densa submontana, apresentou características qualitativas similares como: densidade de baixa a média; camadas de crescimento distintas ou pouco distintas, demarcadas por achatamento radial das fibras e/ou maior espessamento de suas paredes no lenho tardio; porosidade difusa, com elementos de vaso solitários e em agrupamento radial múltiplo de até 4 elementos, em frequência muito numerosa, de pequeno diâmetro, placas de perfuração simples e pontoações intervasculares poligonais, alternas e grandes; fibras septadas, curtas e de paredes delgadas a espessas; parênquima axial paratraqueal escasso; raios em frequência de poucos por milímetro linear e estreitos, formados por 1 a 2 (raro 3) células de largura; presença de canais resiníferos e de cristais prismáticos em células do raio (Figura 3 C, D, G, H, L e M).

Figura 3: Seções histológica do xilema secundário nos planos de corte transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. Eletromicrografias de transmissão no plano

transversal de dois vasos adjacentes mostrado a espessura da membrana de pontoação intervascular.

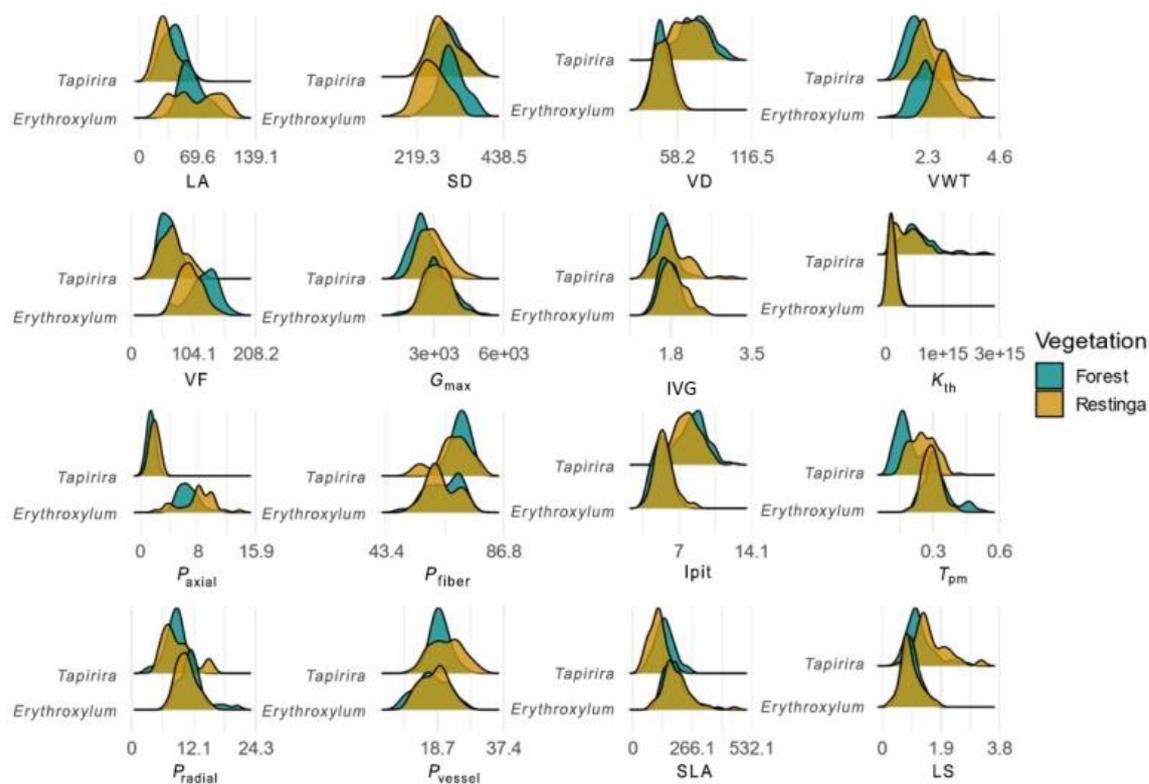


Legenda: *E. pulchrum* (A, B, E, F, I, J, N e O) e *T. guianensis* (C, D, G, H, L, M, P e Q) em Floresta Ombrófila Densa submontana (A, C, E, G, I, L, N e P) e em Restinga (B, D, F, H, J, M, O e Q). A-D Secções transversais; E-H Secções longitudinais tangenciais; I-M Detalhes das pontoações intervasculares; N-Q Eletromicrografias de transmissão, evidenciando a membrana da pontoação intervascular. Barras: A-H 200 μm ; I-M 20 μm ; N-Q 2 μm .

A distribuição dos atributos variou significativamente de acordo com os tipos de fitofisionomia com algumas características variando em ambas as espécies, enquanto a maioria das características variou independentemente da espécie (Figura 4). Essas diferenças na distribuição podem ser devidas a mudanças na variação e assimetria dos dados. Ambas as espécies mostraram distribuições de características variadas na espessura da parede do vaso

(VWT), frequência do vaso (VF), Percentual de parênquima axial (P_{Axial}) e espessura da membrana de pontuação intervascular (T_{pm}) ($P < 0,033$). *T. guianensis* apresentou mudanças significativas na distribuição de área foliar (LA), condutividade estomática máxima teórica (G_{max}), índice de agrupamento dos vasos (IVG), condutividade hidráulica teórica (K_{th}), percentual de fibras (P_{fiber}), diâmetro da pontuação intervascular (I_{pit}), área foliar específica (SLA) e suculência foliar (LS) ($P < 0,03$). Por outro lado, *E. pulchrum* apresentou variação na distribuição na densidade estomática (SD) e espessura da parede do vaso (VWT) ($P < 0,001$). Além disso, os testes de Fligner-Killeen (Tabela 3) indicaram que *E. pulchrum* apresentou maior variação significativa no comprimento do elemento de vaso (VL) e T_{pm} em locais de Floresta Ombrófila Densa ($P < 0,0375$), enquanto *T. guianensis* exibiu maior variância em frequência do elemento de vaso (VF), IVG, percentual total de parênquima, P_{fiber} e percentual de vasos (P_{vessel}) na Restinga.

Figura 4: Distribuição dos atributos de *Tapirira guianensis* e *Erythroxylum pulchrum* em diferentes fitofisionomias.



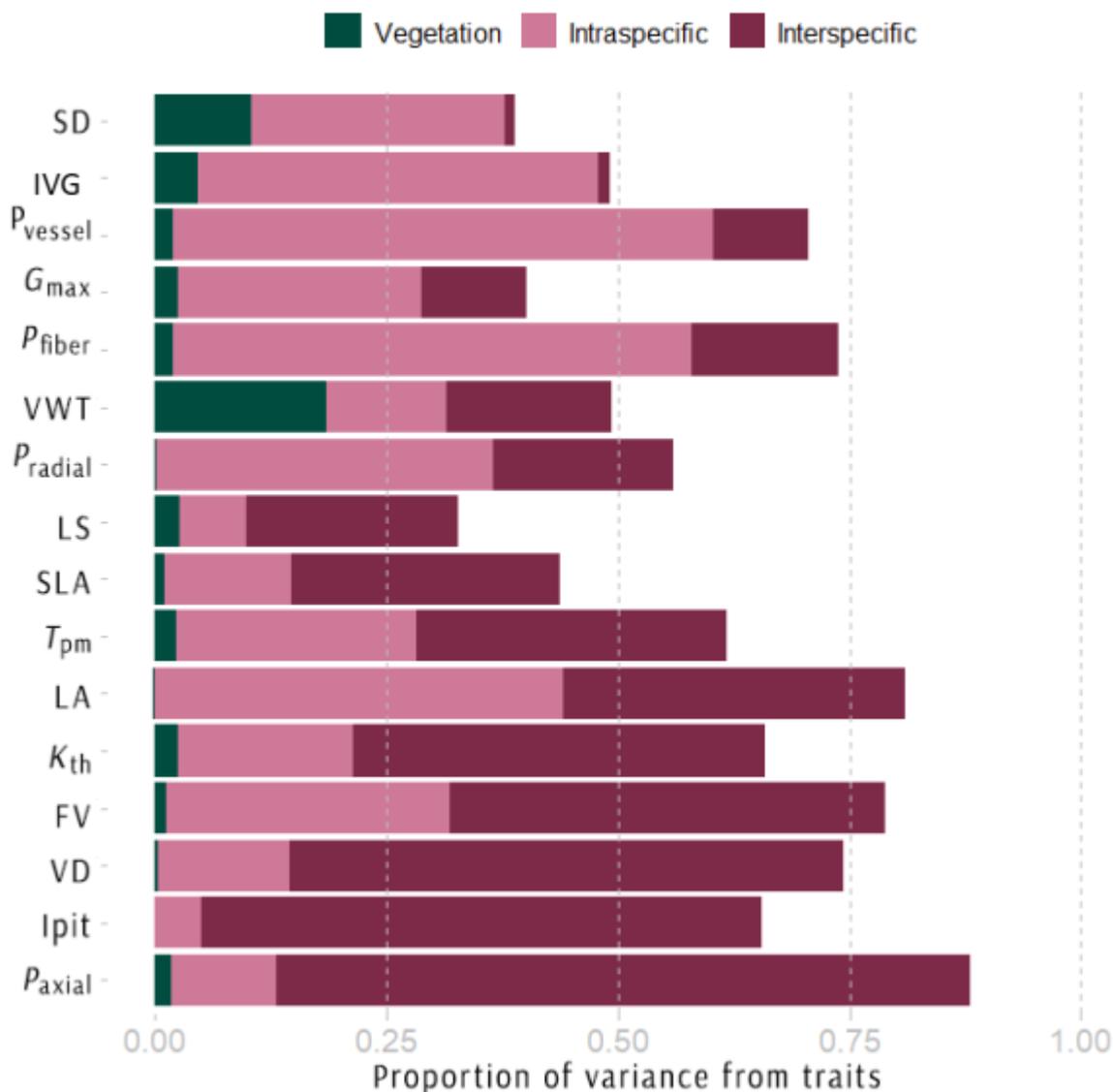
Legenda: LA= Area Foliar; SD = Densidade Estomática; VD = Diâmetro do Vaso; VWT=Espessura da Parede do Vaso; VF= Frequência do Vaso; G_{max} = Condutância Estomática Máxima Teórica; IVG=Índice de Agrupamento de Vaso; K_{th} = Conductividade Hidráulica Teórica; P_{Axial} = Percentual de Parênquima Axial; P_{Fiber} = Percentual de Fibra; I_{pit} = Diâmetro da Pontoação de Membrana Intervascular; T_{mp} = Espessura da membrana de Pontoação; P_{Radial} = Percentage de Parênquima Radial; P_{Vessel} = Percentual de Vaso; SLA= Área Específica Foliar; LS= Suculência Foliar. *Siglas correspondem aos nomes dos atributos em inglês.

Tabela 3. Variância dos atributos morfofuncionais da madeira e da folha de *Erythroxylum pulchrum* e *Tapirira guianensis* coocorrentes em Floresta Ombrófila Densa submontana (FODs) e Restinga (RES). Os valores são referentes a média e desvio padrão (\pm) dos caracteres. Teste Fligner-Killeen, com nível de significância $p \leq 0.05$. *Siglas correspondem aos nomes dos atributos em inglês

Espécies	Atributos	Métricas	Siglas*	Valor P	FODs	RES
<i>E. pulchrum</i>	Area Foliar	cm ²	LA	2.3E-05	203.4	741.7
<i>E. pulchrum</i>	Comprimento do Raio	µm	RL	2.5E-03	7565.7	3791.7
<i>E. pulchrum</i>	Comprimento do Elemento de Vaso	µm	VL	2.5E-03	25167.5	12262.0
<i>E. pulchrum</i>	Frequência do Raio	nº/mm ²	RF	5.0E-07	6.8	2.7
<i>E. pulchrum</i>	Largura Raio	µm	LR	2.5E-04	927.7	8.6
<i>E. pulchrum</i>	Espessura da membrana de Pontoação	µm	T _{pm}	3.7E-02	0.005	0.002
<i>T. guianensis</i>	Comprimento da Fibra	µm	FL	4.4E-05	21377.5	9640.8
<i>T. guianensis</i>	Lúmen da Fibra	µm	FLU	4.5E-02	15.1	8.5
<i>T. guianensis</i>	Frequência do Raio	nº/mm ²	RF	4.5E-02	4.0	2.3
<i>T. guianensis</i>	Frequência do Vaso	nº/mm ²	VF	2.0E-03	206.3	463.2
<i>T. guianensis</i>	Índice de Agrupamento	nº/group	IVG	2.5E-03	0.05	0.13
<i>T. guianensis</i>	Percentual de Parênquima Axial	%	P _{axial}	4.1E-02	3.4	8.8
<i>T. guianensis</i>	Percentual de Fibra	%	P _{fiber}	1.5E-02	10.0	41.7
<i>T. guianensis</i>	Percentual de Vaso	%	P _{vessel}	2.5E-03	6.5	20.8

A partição de variância confirmou a forte diferença entre as duas espécies para a maioria dos atributos estudados (Figura 5). A espessura da parede do vaso (VWT) e a densidade estomática (SD) apresentaram ampla variação com o tipo de fitofisionomia. As diferenças dentro das espécies representaram uma importante fonte de variação para muitas características, com o percentual de tecido tendo ampla variação dentro das espécies. Por exemplo, em P_{vessel} e P_{fiber} o termo intraespecífico explicou mais de 0,5 na proporção da variância total e em P_{radial} mais de 0,3 da variância. No entanto, P_{axial} e o diâmetro da pontuação intervacular (Ipit) foram fortemente determinados pela variação entre espécies (variação interespecífica). A espessura da membrana de pontuação (T_{pm}) apresentou proporções de variação relativamente semelhantes explicadas pela variação intra e interespecífica.

Figura 5: Partição da variância para os diferentes atributos resultantes dos modelos de efeitos mistos.

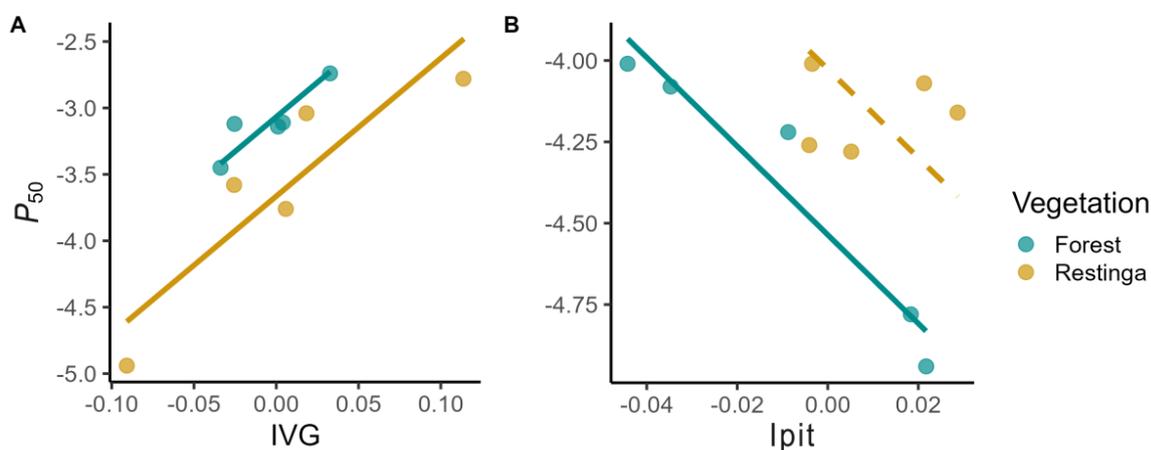


Legenda: As características são classificadas da menor para a maior variação interespecífica. SD =Densidade Estomática; IVG=Índice de Agrupamento de Vaso; P_{vessel} = Percentual de Vaso; G_{max} = Condutância Estomática Máxima Teórica; P_{fiber} = Percentual de Fibra; VWT=Espessura da Parede do Vaso; P_{radial} = Percentual de Parênquima Radial; LS= Suculência Foliar; SLA= Área Específica Foliar; T_{pm} = Espessura da membrana de Pontoação; LA= Área Foliar; K_{th} = Conductividade Hidráulica Teórica; VF= Frequência de Vaso; VD = Diâmetro do Vaso; I_{pit} = Diâmetro da Pontoação de Membrana Intervascular; P_{axial} = Percentual de Parênquima Axial. *Siglas correspondem aos nomes dos atributos em inglês.

As associações bivariadas estão representadas na Figura 6. *T. guianensis* apresentou uma ampla variação de características dentro da Restinga (Figura 6A). As distribuições significativamente diferentes no IVG para *T. guianensis* entre os tipos de fitofisionomia indicadas pelo teste de Kolmogorov-Smirnov também foram detectadas na relação positiva com P_{50} . Isso pode ser visto pelo intercepto significativamente diferente ($P = 0,003$) entre Floresta e Restinga estimado pela relação SMA. Portanto, para um determinado valor de IVG,

as árvores de *T. guianensis* crescendo em áreas de Restinga tendem a ter valores mais negativos de P_{50} do que suas contrapartes florestais, porém ainda mostrando a mesma associação entre essas características, conforme indicado pela falta de diferenças entre as encostas ($P = 0,68$). Em *E. pulchrum*, o P_{50} apresentou associação negativa com o $Ipit$ (Figura 6B), embora tenha sido significativo apenas para as árvores da área de Floresta Ombrófila Densa.

Figura 6: Associações bivariadas entre caracteres anatômicos e hidráulicos para as espécies

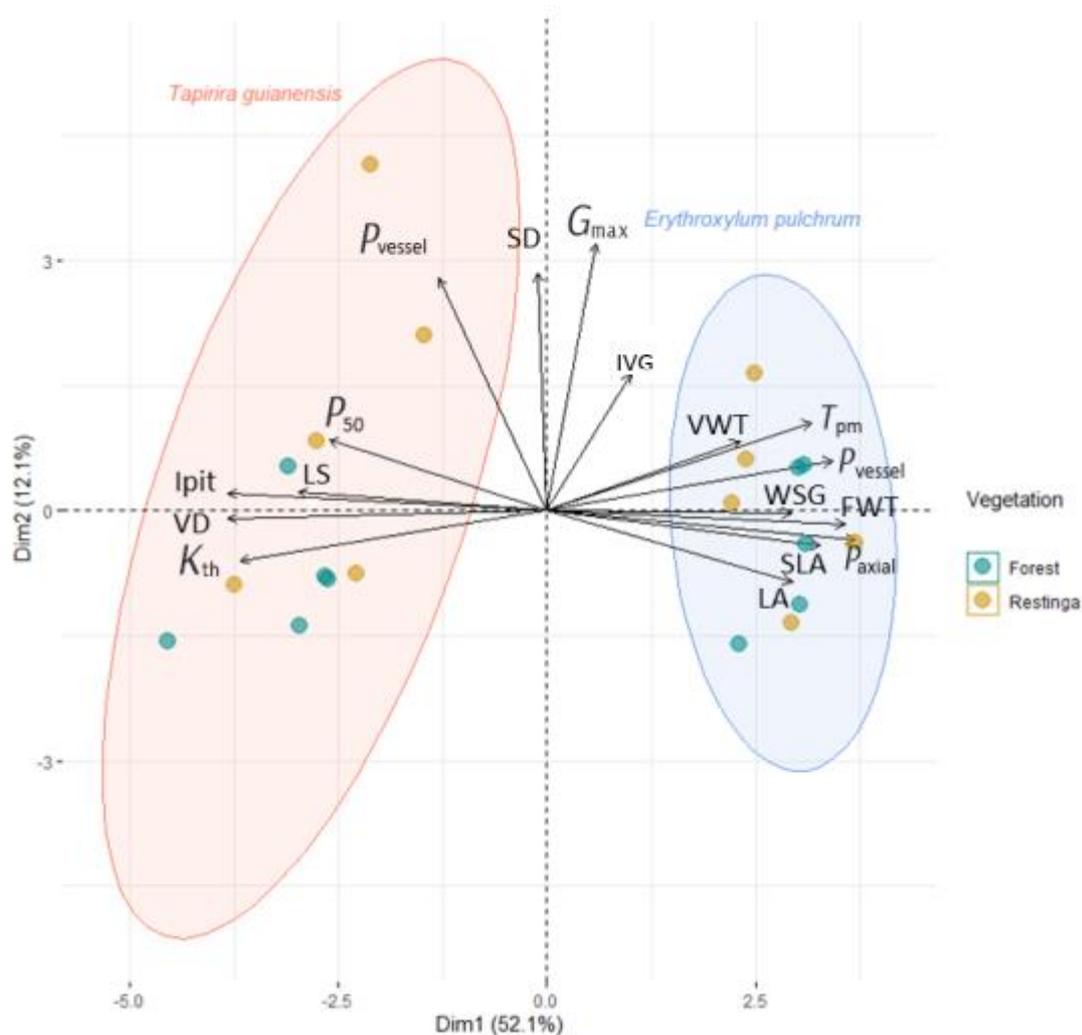


estudadas em diferentes fitofisionomias.

Legenda: As linhas representam estimativas do eixo principal padronizado (SMA, sigla em inglês). As linhas tracejadas indicam nenhuma relação significativa entre as características dentro do tipo de vegetação. *Siglas correspondem aos nomes dos atributos em inglês. IVG=Índice de Agrupamento de Vaso; $Ipit$ = Diâmetro da Pontoação de Membrana Intervascular;

A PCA indica que as duas espécies apresentam estratégias ecológicas opostas (Figura 7). O primeiro eixo explica 49,5% da variação dos dados brutos e representa um eixo importante para separar ambas as espécies (teste de Permanova de 999 permutações, $P = 0,001$). *T. guianensis* fica em uma extremidade do eixo com valores mais altos de K_{th} , $IPit$, VD e P_{50} , enquanto *E. pulchrum* mostra maior densidade da madeira (WSG) com mais parênquima (radial e axial), paredes celulares mais espessas (fibra e vaso) e espessura da membrana de pontoação. O segundo eixo explica 14% da variação e está mais relacionado com SD , G_{max} e percentual de vasos. Este eixo indica uma variação mais ampla na Restinga entre os indivíduos de *T. guianensis*.

Figura 7: Análise de componentes principais das duas primeiras dimensões das características estudadas.



Legenda: As espécies representam diferentes aglomerados e os tipos de vegetação são representados com diferentes pontos coloridos. AF= Área Foliar; SD = Densidade Estomática; VD = Diâmetro do Vaso; VWT=Espessura da Parede do Vaso; VF= Frequência do Vaso; G_{max} = Condutância Estomática Máxima Teórica; IVG=Índice de Agrupamento de Vaso; K_{th} = Condutividade Hidráulica Teórica; P_{Axial} = Percentual de Parênquima Axial; P_{Fiber} = Percentual de Fibra; I_{pit} = Diâmetro da Pontoação de Membrana Intervesicular; T_{pm} = Espessura da membrana de Pontoação; P_{Radial} = Percentage de Parênquima Radial; P_{vessel} = Percentual de Vaso; SLA= Área Específica Foliar; LS= Suculência Foliar; WSG = Densidade da madeira. *Siglas correspondem aos nomes dos atributos em inglês.

3.3 Discussão

Nossos resultados contribuem para a compreensão das causas subjacentes dos atributos morfofuncionais das plantas tropicais, bem como dos mecanismos que conferem

resistência à embolia e eficiência/segurança no transporte hidráulico. A menor variação nos atributos foliares e do lenho entre os indivíduos de *E. pulchrum*, quando comparados a *T. guianensis*, sugere a existência de uma capacidade limitada de adaptação para os atributos avaliados. Curiosamente, *T. guianensis* apresentou maior variação dos atributos na RES (Figura 4, Tabela 3), um ambiente mais estressante do que FODs. Ambientes estressantes atuam como filtros que restringem a variação dos atributos e a diversidade funcional (LIRA-MARTINS et al., 2022). No entanto, a maior variação dos atributos de *T. guianensis* na RES sugere que esta espécie está bem adaptada a essas condições e os ajustes foliares na densidade estomática (SD) e condutividade estomática máxima teórica (G_{max}) constituem importantes arranjos de atributos para lidar com a limitação da disponibilidade de água. Além disso, a maior variação dos atributos para *T. guianensis* deve desempenhar um papel importante para garantir a ampla distribuição observada da espécie (Flora do Brasil 2020). Cochard; Casella; Mencuccini, (2007) enfatizam que a adaptação de espécies em diferentes ambientes pode estar relacionada à variabilidade genotípica, porém, entender quais estratégias podem estar mais relacionadas com a história evolutiva de cada espécie e quais podem ter resultado de especialização para o ambiente ainda requer análises mais robustas. Embora nossos resultados mostrem diferentes estratégias anatômicas da madeira que, em muitos casos, são consideradas de importância filogenética, ainda existe uma ampla gama de convergências evolutivas que podem ser consideradas como adaptações funcionais relacionadas a *trade-offs* em diferentes formas de crescimento e ambientes, principalmente no que diz respeito a eficiência de condutividade, resistência à embolia e suporte mecânico (BAAS et al., 2016; TRUEBA et al., 2017; ROSAS et al., 2019; OLSON, 2020).

As espécies apresentaram diferentes variações na distribuição dos atributos morfofisiológicos entre as fitofisionomias estudadas. *T. guianensis* apresenta um conjunto de atributos que a caracterizam essa espécie com maior capacidade de realizar ajustes do que *E. pulchrum*. Com variação na distribuição da espessura da parede do vaso (VWT), espessura da parede da fibra (FWT), densidade da madeira (WSG) e resistência à embolia (P_{50}). Na RES, *T. guianensis* apresentou maior amplitude na distribuição dos atributos anatômicos que refletem maior resistência mecânica e segurança no transporte de água, como espessura da parede do vaso (VWT), espessura da parede da fibra (FWT), frequência dos vasos (VF) e índice de agrupamento dos vasos (IVG), em relação aos indivíduos na FODs, confirmando nossa hipótese inicial. Em *E. pulchrum*, essa variação não foi observada em relação ao desenvolvimento dos indivíduos na RES e FODs. A espessura da parede do vaso é um

atributo funcional extremamente importante para a resistência mecânica (HACKE et al., 2001; OLSON, 2020a). Visto que vasos de menor diâmetro, menor comprimento e maior frequência por unidade de área, associados a pequenas pontoações intervasculares, são estratégias funcionais da madeira para garantir maior segurança na condutividade hidráulica (SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006). Segundo MARTÍNEZ-CABRERA et al., (2009) e ZIEMIŃSKA et al., (2013), o aumento da espessura das paredes dos vasos e das fibras, e o investimento em suporte mecânico, podem contribuir para um transporte de água mais seguro. Isso porque as medidas da espessura da parede estão associadas ao diâmetro das células, o que permite suportar tensões negativas maiores nesse transporte (HACKE; SPERRY; PITTERMANN, 2000) e, conseqüentemente, aumenta a resistência ao estresse hídrico (PRATT; JACOBSEN, 2017), diminuindo a possibilidade de cavitação (TYREE e ZIMMERMANN, 2002; CHOAT et al., 2012).

A partição de variância indicou que atributos diferentes têm causas de variação contrastantes. Por exemplo, nossos resultados mostraram que as diferenças entre fitofisionomia foram importantes para explicar a variação na densidade estomática (SD) e espessura da parede do vaso (VWT) (Fig. 5). Por outro lado, a variação dentro da espécie desempenha uma importante fonte de variação em P_{vessel} e P_{fiber} . Algumas dessas características são assumidas na literatura como altamente plásticas devido à forte influência das condições ambientais (Melo-Júnior et al., 2022). Além disso, a variação explicada do G_{max} exibiu uma contribuição importante para o termo intraespecífico. A variação do G_{max} influencia a capacidade relativa de suprimento de água (STRATTON; GOLDSTEIN; MEINZER, 2000) e é potencialmente influenciada pelas diferentes condições ambientais das fitofisionomias em que as espécies ocorrem resultando em ajustes aos estímulos ambientais. Esses ajustes podem favorecer o armazenamento de água nos tecidos foliares em condições de alta irradiância e baixa disponibilidade hídrica. Dessa forma, as plantas podem aumentar suas taxas de evapotranspiração e ter maior suculência, oferecendo uma fonte alternativa de abastecimento em períodos de menor disponibilidade hídrica (ROSADO; DE MATTOS, 2007; FONTES et al., 2018; PIREDA et al., 2019).

A variação na espessura da membrana de pontoação intervascular (T_{pm}) foi determinada pela variação intra e interespecífica. Estudos sugerem que a membrana de pontoação intervascular desempenha um papel importante na resistência à cavitação e na prevenção da propagação da embolia para vasos funcionais não cavitados (LENS et al., 2022), onde espécies com membrana mais espessa são geralmente mais resistentes à embolia do que

aquelas com membrana mais fina (LENS et al., 2011; PLAVCOVÁ et al., 2013; DÓRIA et al., 2018). No presente trabalho, mostramos que a variação deste atributo foi associada tanto à diferença entre ambientes contrastantes quanto na taxonomia. *T. guianensis* e *E. pulchrum* apresentaram resposta adaptativa das características da madeira com a variação das condições ambientais. Não fomos capazes de separar os efeitos do solo ou do clima nessas diferenças, mas cada um deles representa condições ecológicas centrais que influenciam as variações de características da madeira e das folhas (HEINEMAN; TURNER; DALLING, 2016; COSME et al., 2017; OLIVEIRA et al., 2019, 2021b; BITTENCOURT et al., 2022; LIRA-MARTINS et al., 2022).

A disposição do parênquima, e mais especificamente do parênquima axial, é uma característica importante que varia significativamente entre diferentes grupos taxonômicos (Carlquist, 2018). Embora o aumento do parênquima possa resultar em aumento da estrutura de armazenamento de água no xilema e, assim, contribuir para o aumento da condutividade hidráulica em plantas em ambientes com baixa disponibilidade hídrica (Borchert e Pockman, 2005; Carlquist, 2018; Rungwattana e Hietz, 2018; Kiorapostolou et al., 2019), encontramos uma ampla variação no percentual de parênquima axial (P_{axial}) entre as espécies estudadas (Fig. 5).

Encontramos associações bivariadas que sugerem que *T. guianensis* e *E. pulchrum* variam em suas combinações estruturais e fisiológicas para lidar com as diferentes condições impostas pelas propriedades ambientais das fitofisionomias estudadas. Em *T. guianensis*, o aumento da resistência à embolia (P_{50}) está relacionado ao aumento do índice de agrupamento de vasos (IVG). Espécies mais resistentes à embolia tendem a ter um maior agrupamento de vasos, permitindo assim a continuidade do fluxo de água se os vasos adjacentes forem embolisados (CARLQUIST, 1984; LENS et al., 2011; DÓRIA et al., 2018). Curiosamente, descobrimos que essa característica anatômica está associada à variação na vulnerabilidade do xilema entre as fitofisionomias. Por exemplo, para um dado valor de IVG, árvores de *T. guianensis* exibiram valores menos negativos de P_{50} na Floresta do que na Restinga (Fig. 6a). Isso sugere que as árvores dessa espécie crescendo em condições métricas podem ajustar suas propriedades anatômicas e isso reflete na vulnerabilidade do xilema. A relação do P_{50} com o diâmetro do pontoação em *E. pulchrum* pode ser uma relação alométrica, explicada pelo fato de haver maior probabilidade de propagação do ar por poros maiores (LEMAIRE et al., 2021), porém essa relação só foi observada em árvores crescendo na Floresta (Fig. 6b). LENS et al., (2013) afirmam que esta associação pode explicar as diferenças na resistência à embolia

para alguns grupos de plantas e não para outros e que isso pode até variar dentro das espécies crescendo em diferentes condições ambientais. Assim, sugerimos que esta espécie pode compensar com diferentes combinações estruturais e fisiológicas as diferenças ambientais entre as fitofisionomias.

As espécies estudadas apresentaram diferentes estratégias em relação à condutividade hidráulica teórica, resistência à embolia e resistência mecânica que as segregaram. O agrupamento dos atributos foliares e do lenho entre os indivíduos de *E. pulchrum* sugere a existência de um padrão conservador de adaptação, influenciado pelos atributos de resistência mecânica. Uma vez que, a espessura da parede da fibra do vaso, a densidade da madeira e a espessura da membrana da pontoação estão diretamente relacionadas à resistência mecânica e à embolia (MARTÍNEZ-CABRERA et al., 2011; SIMIONI et al., 2023). Por outro lado, a maior variabilidade dos atributos em *T. guianensis* nas diferentes fitofisionomias pode refletir eficiência condutiva em FODs e resistência à embolia na RES. Maiores diâmetros dos elementos de vasos acompanhados de menores frequências representam maior eficiência de transporte (Melo Júnior et al., 2017), enquanto o P_{50} está relacionado à resistência à embolia (PEREIRA et al., 2018). É possível observar que a maioria dos indivíduos de *E. pulchrum* da Restinga está agrupada no quadrante próximo a indivíduos de *T. guianensis* da mesma fitofisionomia, sugerindo que características relacionadas à segurança no transporte em ambientes com restrição hídrica podem atuar de forma sinérgica entre as duas espécies, mesmo com baixa variação intraespecífica. Além disso, o agrupamento heterogêneo de *T. guianensis* pode indicar uma maior variação dos atributos, o que pode contribuir para a ampla distribuição desta espécie.

3.4 Conclusão

Erythroxylum pulchrum e *Tapirira guianensis* apresentaram diferentes estratégias quanto à variação dos atributos morfofisiológicos da folha e da madeira. Cada espécie apresentou diferentes conjuntos de atributos, com arranjos anatômicos variados para garantir resistência à embolia e ao mesmo tempo transporte seguro e eficiente. *T. guianensis*, apresentou ajustes relativamente menos conservadores dos atributos do que *E. pulchrum*, aparentemente pode apresentar maior variação em resposta a diferentes fitofisionomias. Assim, nossos resultados mostraram diferentes respostas espécie-específicas e que não há convergência de estratégias entre as duas espécies mais representativas nas duas

fitofisionomias analisadas. Portanto, as condições ambientais podem modular as características hidráulicas de espécies que crescem sob diferentes fitofisionomias, porém, cada espécie pode apresentar diferentes níveis de ajustes para se adaptar às mudanças nas condições ambientais. Este aspecto é de grande relevância para as florestas tropicais que abrigam a maior diversidade do planeta e pode ser um bom preditor de como diferentes espécies e/ou grupos taxonômicos podem responder aos impactos da degradação dos ambientes naturais e, possivelmente, às previsões de futuras aquecimento global.

REFERÊNCIAS

- ARAUJO, D. S. D. de; OLIVEIRA, R. R. de. Reserva biológica estadual da Praia do Sul (Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro): lista preliminar da flora. *Acta Botanica Brasilica*, v. 1, n. 2 suppl 1, p. 83–94, 1987.
- ASSUMPTÃO, J.; NASCIMENTO, M. T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 14, n. 3, p. 301–315, 2000.
- BAAS, P. et al. FUNCTIONAL TRAITS in WOOD ANATOMY. *IAWA Journal*, v. 37, n. 2, p. 124–126, 2016.
- BARROS, F. de V. et al. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytologist*, v. 223, n. 3, p. 1253–1266, 2019.
- BATES, D. et al. Parsimonious Mixed Models. n. 2000, 2015. Disponível em: <<http://arxiv.org/abs/1506.04967>>.
- BEECKMAN, H. WOOD ANATOMY and TRAIT-BASED ECOLOGY. *IAWA Journal*, v. 37, n. 2, p. 127–151, 2016.
- BELLARD, C. et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, v. 23, n. 12, p. 1376–1386, 2014.
- BELMONTE, E.; ARRIAZA, B.; ARISMENDI, M. the Atacama Desert, Chile. p. 1–11, 2022.
- BITTENCOURT, P.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. Pneumatic Method to Measure Plant Xylem Embolism. *Bio-Protocol*, v. 8, n. 20, p. 1–14, 2018.
- BITTENCOURT, P. R. de L. et al. Divergence of hydraulic traits among tropical forest trees across topographic and vertical environment gradients in Borneo. *New Phytologist*, v. 235, n. 6, p. 2183–2198, 2022.
- BONA, C. et al. Functional traits reveal coastal vegetation assembly patterns in a short edaphic gradient in southern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 271, n. July, p. 151661, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151661>>.
- BURGER, L. M.; H. G. RICHTER. Anatomia da madeira. Nobel, São Paulo, Brazil. 1991.
- CALLADO, C. H.; M. P. BASTOS. O ambiente da Ilha Grande, 93–146. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 2009.
- CALLADO, C. H.; C. Y. G. MANÃO. Mata Atlântica. In M. S. Cadei, J. G. Aguiar, A. L. T. Oliveira [Organizadores], Saberes, estratégias e metodologias: construindo programas de educação ambiental, Vol. 2, Sociedade atual e os desafios socioambientais, 85–90. Instituto Estadual do Ambiente [INEA], Rio de Janeiro, Brasil. 2022.
- CARLQUIST, S. Vessel Grouping in Dicotyledon Wood: Significance and Relationship to Imperforate Tracheary Elements. *Aliso*, v. 10, n. 4, p. 505–525, 1984.
- CARLQUIST, S.; SCHNEIDER, E. L. Vessels in ferns: Structural, ecological, and evolutionary significance. *American Journal of Botany*, v. 88, n. 1, p. 1–13, 2001.
- CASTELAR, J. V. et al. Sympatric and phenotypic variation between two representative species of the Atlantic Forest: an analysis of the hydraulic system. p. 1–7, 2022.

CASTILHORI, M. F. Inventário das Fabaceae arbustivo-arbóreas da Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ, Brasil: em destaque às paisagens de Restinga. 2023.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHOAT, B. et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, v. 491, n. 7426, p. 752–755, 2012.

COCHARD, H.; CASELLA, E.; MENCUCCINI, M. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, v. 27, n. 12, p. 1761–1767, 2007.

COSME, L. H. M. et al. The importance of hydraulic architecture to the distribution patterns of trees in a central Amazonian Forest. *New Phytologist*, v. 215, n. 1, p. 113–125, 2017.

CORADIN, V. T. R.; MUÑIZ G. I. Normas de procedimentos em estudos de anatomia da madeira: I. Angiospermae II. Gimnospermae. Série Técnica vol. 15. IBAMA, Laboratório de Produtos Florestais, Brasília, Brasil. 1992.

DA CUNHA, et al. Laticifer system of *Chamaesyce thymifolia*: a closed host environment for trypanosomatids. *Biocell* 24: 123-132, 2000.

DÓRIA, L. C. et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 224, n. December 2018, p. 244–251, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.09.002>>.

DÓRIA, L. C. et al. Insular woody daisies (*Argyranthemum*, Asteraceae) are more resistant to drought-induced hydraulic failure than their herbaceous relatives. *Functional Ecology*, v. 32, n. 6, p. 1467–1478, 2018.

EMBRAPA. Manual de métodos de análise de solo. Serviço Nacional de Levantamento e Conservação de Solos. Empresa Brasileira De Pesquisa Agropecuária [EMBRAPA]. Rio de Janeiro, Brasil. 1979.

FONTES, C. G. et al. Dry and hot: The hydraulic consequences of a climate change–type drought for Amazonian trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 373, n. 1760, 2018.

Flora do Brasil. 2020. REFLORA. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. Website <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/> [accessado 19 Junho 2020].

FRANKLIN, G. L. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites and a new macerating method for wood. *Nature* 155: 51, 1945.

FYLLAS, N. M. et al. Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian Forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, v. 6, p. 2677–2708, 2677. Disponível em: <www.biogeosciences.net/6/2677/2009/>.

GUILLEMOT, J. et al. Small and slow is safe: On the drought tolerance of tropical tree species. *Global Change Biology*, v. 28, n. 8, p. 2622–2638, 2022.

HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001.

HACKE, U. G. et al. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell and Environment*, v. 40, n. 6, p. 831–845, 2017.

- HACKE, U. G.; SPERRY, J. S.; PITTERMANN, J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, v. 1, n. 1, p. 31–41, 2000.
- HEINEMAN, K. D.; TURNER, B. L.; DALLING, J. W. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *The New phytologist*, v. 211, n. 2, p. 440–454, 2016.
- H.-O. PÖRTNER, D.C. ROBERTS, M. TIGNOR, E.S. POLOCZANSKA, K. MINTENBECK, A. ALEGRÍA, M. CRAIG, S. LANGSDORF, S. LÖSCHKE, V. MÖLLER, A. OKEM, B. R. IPCC, 2022: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. [s.l: s.n.]
- HUBER, L. L.; NEISWANDE C. R. The European corn borer and ecological habitats. *Journal of Economic Entomology* 20: 337–341, 1927.
- JOHANSEN, D.A. Plant microtechnique. McGraw-Hill, NY, NY, USA, 1940.
- KAWAI, K. et al. Parenchyma underlies the interspecific variation of xylem hydraulics and carbon storage across 15 woody species on a subtropical island in Japan. *Tree Physiology*, v. 42, n. 2, p. 337–350, 2022.
- KELECOM, A. et al. A multidisciplinary approach to the study of the fluminense vegetation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 74, n. 1, p. 171–181, 2002.
- KLUGE, M.; TING, I. P. Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation. *Springer Science & Business Media*, Heidelberg, Germany. 2012.
- KRAUS, J. E.; A. ARDUIN. Basic manual of methods in plant morphology. Editoria da Universidade Rural [EDUR], Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil. 1997.
- LAUGHLIN, D. C. et al. The Net Effect of Functional Traits on Fitness. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 35, n. 11, p. 1037–1047, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.07.010>>.
- LEMAIRE, C. et al. Plasticity of the xylem vulnerability to embolism in *Populus tremula* x *alba* relies on pit quantity properties rather than on pit structure. *Tree Physiology*, v. 41, n. 8, p. 1384–1399, 2021.
- LENS, F. et al. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, v. 190, n. 3, p. 709–723, 2011.
- LENS, F. et al. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 16, n. 3, p. 287–292, 2013.
- LENS, F. et al. Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. *New Phytologist*, v. 236, n. 6, p. 2019–2036, 2022.
- LI, S. et al. INTERVESSEL PIT MEMBRANE THICKNESS AS A KEY DETERMINANT of EMBOLISM RESISTANCE in ANGIOSPERM XYLEM. *IAWA Journal*, v. 37, n. 2, p. 152–171, 2016.
- LIRA-MARTINS, D. et al. Tropical tree branch-leaf nutrient scaling relationships vary with sampling location. *Frontiers in Plant Science*, v. 10, n., 2019.
- LIRA-MARTINS, D. et al. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, n. April, p. 1–15, 2022.
- LÓPEZ, L.; RODRÍGUEZ-CATÓN, M.; VILLALBA, R. Convergence in growth responses of tropical trees to climate driven by water stress. *Ecography*, v. 42, n. 11, p. 1899–1912, 2019.

- LÜDECKE, D.; WAGGONER, P.; MAKOWSKI, D. insight: A Unified Interface to Access Information from Model Objects in R. *Journal of Open Source Software*, v. 4, n. 38, p. 1412, 2019.
- MANÃO, CARLA Y' GABÁU. Composição Florística e Estrutura da Comunidade Arbóreo-Arbustiva de um trecho de Floresta Submontana na Vertente Sudeste Do Parque Estadual da Ilha Grande, Angra dos Reis/RJ. 2011. 148 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia Roberto Alcantara Gomes, Universidade Estadual do Rio de Janeiro,
- MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. et al. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, v. 96, n. 8, p. 1388–1398, 2009.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. et al. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany*, v. 98, n. 5, p. 915–922, 2011.
- MATALLANA, G. et al. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany*, v. 92, n. 9, p. 1513–1519, 2005.
- MELO JÚNIOR, J. C. F.; TORRES BOEGER, M. R. Leaf Traits and Plastic Potential of Plant Species in a Light-Edaphic Gradient from Restinga in Southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana*, v. 21, n. 1, p. 51–62, 2015.
- MELO JÚNIOR, et al. Wood functional anatomy of *Chiococca alba* Hitch. (Rubiaceae) from cerrado. *Acta Biológica Catarinense* 4: 52–61, 2017.
- Melo Júnior, et al. Anatomia e condutividade hidráulica da madeira de *Nectandra oppositifolia* (Lauraceae): subsídios para o manejo silvicultural, Vol. 1. *Editores Científicos Digital*, São Paulo, SP, Brasil. 2022.
- MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, v. 93, n. 11, p. 2397–2406, 2012.
- MESSIER, J. et al. Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, v. 40, n. 6, p. 685–697, 2017.
- OLIVEIRA, R. R. de; COELHO-NETTO, A. L. Captura de nutrientes atmosféricos pela vegetação na Ilha Grande, RJ. *Pesquisas. Botanica*, n. 51, p. 31–49, 2001. Disponível em: <<http://biblat.unam.mx/en/revista/pesquisas-botanica/articulo/captura-de-nutrientes-atmosfericos-pela-vegetacao-na-ilha-grande-rj>>.
- OLIVEIRA, R. S. et al. Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist*, v. 221, n. 3, p. 1457–1465, 2019.
- OLIVEIRA, R. S. et al. Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, v. 230, n. 3, p. 904–923, 2021a.
- OLIVEIRA, R. S. et al. Linking plant hydraulics and the fast–slow continuum to understand resilience to drought in tropical ecosystems. *New Phytologist*, v. 230, n. 3, p. 904–923, 2021b.
- OLSON, M. E. From Carlquist's ecological wood anatomy to Carlquist's Law: why comparative anatomy is crucial for functional xylem biology. *American Journal of Botany*, v. 107, n. 10, p. 1328–1341, 2020a.
- OLSON, M. E. From Carlquist's ecological wood anatomy to Carlquist's Law: why comparative anatomy is crucial for functional xylem biology. *American Journal of Botany*, v. 107, n. 10, p. 1328–1341, 2020b.

PAMMENTER, N. W.; WILLIGEN, C. Vander. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, v. 18, n. 8–9, p. 589–593, 1998.

PATIÑO, S. et al. Branch xylem density variations across the Amazon Basin. *Biogeosciences* 6.4: 545-568, 2009.

PERCOLLA, M. I. et al. Hydraulic function and conduit structure in the xylem of five oak species. *IAWA Journal*, v. 42, n. 3, p. 279–298, 2021.

PEREIRA, L. et al. Plant pneumatics: Stem air flow is related to embolism - new perspectives on methods in plant hydraulics. *New Phytologist*, v. 211, n. 1, p. 357–370, 2016.

PEREIRA, L. et al. Is embolism resistance in plant xylem associated with quantity and characteristics of lignin? *Trees - Structure and Function*, v. 32, n. 2, p. 349–358, 2018.

PEREIRA, A. R., N. A. VILLA-NOVA; SEDIYMA G. C. Evapotranspiração. FEALQ, Piracicaba, São Paulo, Brazil. 1997.

PIREDA, S. et al. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany*, v. 164, n. February, p. 190–202, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.05.012>>.

PLAVCOVÁ, L. et al. Nobody's perfect: Can irregularities in pit structure influence vulnerability to cavitation? *Frontiers in Plant Science*, v. 4, n. NOV, p. 1–6, 2013.

PLAVCOVÁ, L.; HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Linking irradiance-induced changes in pit membrane ultrastructure with xylem vulnerability to cavitation. *Plant, Cell and Environment*, v. 34, n. 3, p. 501–513, 2011.

POORTER, H.; LAMBERS, H.; EVANS, J. R. Trait correlation networks: A whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytologist*, v. 201, n. 2, p. 378–382, 2014.

PRATT, R. B.; JACOBSEN, A. L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant Cell and Environment*, v. 40, n. 6, p. 897–913, 2017.

REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, v. 16, n. 4, p. 208–214, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>>.

ROSADO, B. H. P.; DE MATTOS, E. A. Temporal variation of morphological leaf traits in ten species from Restinga of Jurubatiba National Park, Macaé, Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 21, n. 3, p. 741–752, 2007.

ROSAS, T. et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, v. 223, n. 2, p. 632–646, 2019.

ROSAS, T. et al. Are leaf, stem and hydraulic traits good predictors of individual tree growth? *Functional Ecology*, v. 35, n. 11, p. 2435–2447, 2021.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a neotropical deciduous forest. *New Zealand Journal of Botany*, v. 51, n. 4, p. 242–251, 2013. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.2013.795904>>.

Sass, J. E. Botanical microtechnique, 2nd ed. Iowa State College Press, Ames, IA, USA. 1951.

SALGADO, C.M.; VASQUEZ, N.D. Clima. In O ambiente da Ilha Grande (M.P. Bastos & C.H. Callado, eds.). Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.7-20, 2009.

- SCARANO, F. R. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic rainforest. *Annals of Botany*, v. 90, n. 4, p. 517–524, 2002.
- SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.
- SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, v. 4, n. MAR, p. 1–12, 2013.
- SIMIONI, P. et al. Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savannah? *Plant Biosystems*, v. 155, n. 3, p. 498–509, 2021. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1762782>>.
- SIMIONI, P. F. et al. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB PLANTS*, v. 15, n. 3, p. 1–16, 2023.
- SKELTON, R. P. et al. Low vulnerability to xylem embolism in leaves and stems of north american oaks. *Plant Physiology*, v. 177, n. 3, p. 1066–1077, 2018.
- SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, v. 93, n. 10, p. 1490–1500, 2006.
- STRATTON, L.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: Their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment*, v. 23, n. 1, p. 99–106, 2000.
- TNG, D. Y. P. et al. Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution*, v. 8, n. 24, p. 12479–12491, 2018.
- TRUEBA, S. et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant Cell and Environment*, v. 40, n. 2, p. 277–289, 2017.
- TYREE, M. T.; M. H. ZIMMERMANN. Hydraulic architecture of whole plants and plant performance. In *Xylem structure and the ascent of sap*, 175–214. *Springer*, Heidelberg, Germany. 2002.
- UHLAND, R. E. Rapid method for determining soil moisture. *Soil Science Society of America Journal* 15: 391–93, 1951.
- VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007.
- VIOLLE, C.; JIANG, L. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, v. 2, n. 2, p. 87–93, 2009.
- VITÓRIA, A. P.; ALVES, L. F.; SANTIAGO, L. S. Atlantic Forest and leaf traits: an overview. *Trees - Structure and Function*, v. 33, n. 6, p. 1535–1547, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s00468-019-01864-z>>.
- WARTON, D. I. et al. smatr 3- an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 3, n. 2, p. 257–259, 2012.
- WHEELER, E. A.; P. BAAS; P. E. GASSON [eds.]. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin, new series* 10: 219–332, 1989.
- WILLIAMSON, G. B.; WIEMANN, M. C. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany*, v. 97, n. 3, p. 519–524, 2010.

ZHANG, S. Bin; ZHANG, J. L.; CAO, K. F. Divergent hydraulic safety strategies in three Co-occurring anacardiaceae tree species in a Chinese savanna. *Frontiers in Plant Science*, v. 7, n. January, p. 1–10, 2017.

ZIEMIŃSKA, K. et al. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, v. 5, p. 1–14, 2013.

ZIEMIŃSKA, K. et al. Wood day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy across 30 temperate tree species. *Plant Cell and Environment*, v. 43, n. 12, p. 3048–3067, 2020.

4. RELAÇÃO ENTRE OS ATRIBUTOS ANATÔMICOS DE ESPÉCIES EM DIFERENTES FITOFISIONOMIAS DA MATA ATLÂNTICA

Introdução

A Mata Atlântica é um mosaico complexo com diferentes condições ambientais que influenciam diretamente a formação vegetacional desse bioma, considerado *hotspot* mundial de biodiversidade, riqueza e endemismo de espécies (SCARANO; CEOTTO, 2015; SOS MATA ATLÂNTICA, 2020; MASSANTE; GASTAUER, 2023). Este é o bioma mais antigo do Brasil, com cerca de 70 milhões de anos e é resultado de diversos processos geológicos que afetaram as linhagens de espécies (LEITÃO-FILHO, 1987; REZENDE et al., 2018). Conectado a essa complexidade, as condições ambientais se diferenciam influenciada tanto pela variação da temperatura quanto no regime pluviométrico. No entanto, mesmo diante de toda essa variabilidade, a composição de espécies se distribui de maneira contínua ao longo dos principais gradientes do domínio atlântico (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; EISENLOHR; OLIVEIRA-FILHO, 2015).

No estado do Rio de Janeiro, a maioria dos remanescentes florestais de Mata Atlântica está sob relevo acidentado ou no contato com o mar, onde ocorrem ilhas continentais, como, por exemplo, a Ilha Grande (PEREIRA, 2009). A Ilha Grande trata-se de um maciço litorâneo montanhoso da Serra do Mar, que abriga um continuum florestal de diferentes fitofisionomias, caracterizando uma heterogeneidade de ambientes e favorecendo a diversidade de vários grupos de plantas com diferentes formas de vida (CALLADO et al. 2009). Assim, a paisagem da Ilha Grande é constituída por diferentes estágios sucessionais de regeneração, formada pelo gradiente altitudinal da Floresta Ombrófila Densa (das Terras Baixas, Submontana e Montana), pelos Afloramentos rochosos e pela vegetação com influência marinha ou fluviomarina como: Restinga, Manguezal e Mata Alagadiça (OLIVEIRA, 2002; CALLADO et al. 2009). Esse conjunto de aspectos determinam atributos ecológicos na morfologia, fisiologia e anatomia das espécies vegetais que se se distribuem em ambientes distintos da Ilha Grande (SANTOS et al., 2019; CASTELAR et al., 2023).

No que se refere à anatomia ecológica da madeira, os trabalhos de CARLQUIST (por exemplo 1966, 1975; 1977; CARLQUIST; SCHNEIDER, 2001) fundamentaram a observação e a mensuração dos atributos anatômicos do xilema secundário em relação à forma de crescimento e ao habitat da planta. Até os dias atuais, estes estudos se mostram

importantes na determinação da variação desses atributos em espécies lenhosas submetidas a diferentes filtros ambientais devido a heterogeneidade climática impostas por diferentes ambientes ou pela plasticidade fenotípica (ANDEREGG, 2015; EWERS; JACOBSEN; LÓPEZ-PORTILLO, 2023; OLSON, 2023). Grande parte do conhecimento acerca da variação e da interação dos atributos anatômicos do xilema secundário sob a perspectiva de diferentes ambientes se baseia em comparações interespecíficas (LENS et al., 2004; PFAUTSCH et al., 2016a). Porém, é necessário cautela em estudos multiespécies, uma vez que o xilema secundário proveniente de diferentes ambientes pode ser influenciado por questões filogenéticas ou por efeitos ontogenéticos relacionados a idade ou ao tamanho das árvores, além das adaptações fenotípicas às condições locais (RUNGWATTANA; HIETZ, 2018).

Estudos desta natureza envolvem a comparação de áreas ou flóculas e visam a caracterização de diferentes formações vegetais por meio de caracteres anatômicos, de maneira independente dos grupos taxonômicos analisados (por exemplo: CARLQUIST, 1977; BARAJAS-MORALES 1985; NOSHIRO et al. 1995; CALLADO et al. 1997; BARROS et al. 2006; DÓRIA et al., 2022; SIMIONI et al., 2023). Esses estudos evidenciam caracteres anatômicos do xilema secundário que estão relacionados ao transporte hídrico sob condições ambientais específicas, visto que as características hidráulicas do xilema estão intimamente relacionadas com o ambiente em que a planta se desenvolve (ZHANG et al., 2023). Por exemplo, espécies que habitam ambientes com menor disponibilidade hídrica e temperaturas elevadas, tendem a apresentar um conjunto de atributos hidráulicos específicos para garantir maior segurança no transporte e resistência mecânica, como vasos de diâmetro reduzido em maior frequência e agrupamento (CARLQUIST & HOECKMAN, 1985; TYREE & ZIMMERMANN, 2002; SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006). Neste sentido, a disponibilidade hídrica do ambiente se destaca por apresentar maior capacidade de promover variação nos atributos anatômicos do xilema secundário em diferentes gradientes de disponibilidade (BLAGITZ; NOGUEIRA; MARCATI, 2021). No entanto, cada espécie pode responder de maneira própria a um mesmo habitat e a distintos habitats mesmo sendo simpátricas em cada um deles (CASTELAR et al., 2022, 2023).

As plantas podem ajustar seus *trade-off* entre condutividade hidráulica e resistência ao embolismo de diferentes maneiras, uma vez que às propriedades da madeira sustentam múltiplas funções, desde as funções hidráulicas até o balanço de carbono, e estão diretamente relacionadas à distribuição e sobrevivência das espécies nos diferentes ambientes (ADAMS et

al., 2017; DÓRIA et al., 2022). Essas diversas funções do xilema secundário estão associadas aos diferentes tipos celulares que o compõem. Os vasos são responsáveis principalmente pelo transporte de água, enquanto os parênquimas axial e radial assumem o armazenamento de nutrientes, por sua vez, as paredes secundárias de vasos e fibras desempenham funções mecânicas (CALLADO, C.H.; CORADIN, V.T.R; COSTA, C.G. 2022). Vasos de menor diâmetro permitem que as plantas transportem água e nutrientes de maneira segura e mais lenta em condições de baixa disponibilidade hídrica, e vasos mais largos apresentam maior condutividade hidráulica, porém com maior propensão à embolia (CARLQUIST 1975). Dessa forma, a estrutura dos vasos nos permite entender como os diferentes grupos taxonômicos de plantas ajustam essas células para garantir o transporte hidráulico (ZHANG et al., 2022). As células de parênquima, além de armazenamento, exercem uma importante função na reversão do embolismo, liberando água no fluxo de transpiração durante a seca e na resistência à embolia, uma vez que espécies mais vulneráveis tendem a apresentar maior quantidade de parênquima (KIORAPOSTOLOU et al., 2019; TRIFILO et al., 2019; PRATT et al., 2021). Além disso, a densidade da madeira é considerada uma característica chave que afeta diretamente o desempenho mecânico e fisiológico da planta e está associado ao espessamento das paredes secundárias das fibras e dos vasos (CHAVE et al., 2009; ZIEMIŃSKA et al., 2013).

Neste contexto, entender como as plantas ajustam a estrutura anatômica do xilema secundário para responder às variações climáticas, se torna uma importante ferramenta para prever, por exemplo, a vulnerabilidade das espécies, visto que se relacionam diretamente com as condições ambientais (SMITH-MARTIN et al., 2022). No entanto, cada espécie apresenta diferentes estratégias para garantir sua sobrevivência e distribuição (POCKMAN; SPERRY, 2000; SANTIAGO et al., 2018). As pesquisas que abordam a adaptação de espécies de ocorrência natural da Mata Atlântica nas suas diferentes fitofisionomias ainda são escassas (BARROS et al., 2006; CAMPBELL; RABELO; DA CUNHA, 2016; SILVA DA COSTA et al., 2020; SILVA et al., 2021). O preenchimento desta lacuna, poderá proporcionar valiosas respostas para prever como as espécies e as fitofisionomias deste ameaçado Bioma irão responder em um cenário cada vez mais real das mudanças climáticas, com elevação da temperatura e maior espaçamento das chuvas (IPCC, 2021).

Diante deste cenário, o presente estudo busca entender os diferentes níveis de ajustes dos atributos funcionais relacionados à arquitetura hidráulica do xilema secundário, das espécies que compõem a flórua de diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica na Ilha Grande.

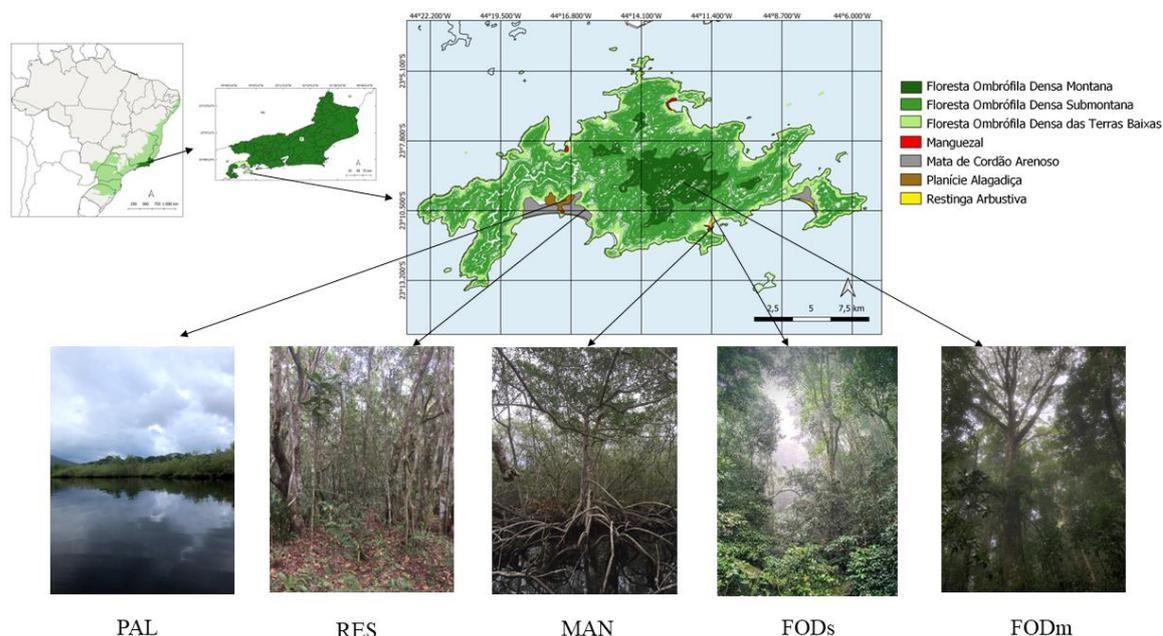
Além de contribuir para o melhor conhecimento da diversidade funcional das espécies, partindo do princípio de que as condições ambientais impostas pelas fitofisionomias podem modular adaptações anatômicas integradas em espécies lenhosas, uma vez que a variação destes atributos impacta diretamente na distribuição e sobrevivência das mesmas. Dessa forma, a compreensão dos fatores que determinam como as plantas lidam com fatores ambientais, além de identificar atributos anatômicos relacionados a estresses ambientais se tornam ferramentas úteis para inferir sobre a sobrevivência das espécies em diferentes habitats. Para isso, visamos responder as seguintes perguntas: (i) Apesar das diferenças filogenéticas, os atributos funcionais do xilema secundário nos permitem definir padrões para as diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica? (ii) As fitofisionomias são capazes de modular ajustes nos atributos anatômicos das espécies ou elas se agrupam pelo fator filogenético? (iii) É possível relacionar ajustes entre os atributos anatômicos das espécies analisadas para garantir eficiência/segurança no transporte hídrico e resistência mecânica?

4.1 Material e Métodos

Área de estudo

A Ilha Grande está localizada na costa sul do Estado do Rio de Janeiro, na Baía da Ilha Grande, município de Angra dos Reis (23°04'31" - 23°13'36" S; 44°05'27" - 44°22'43" W. Figura 1). Supõe-se que a última conexão entre a Ilha Grande e o continente tenha ocorrido há cerca de 5.100 anos A.P. (GAMA et al. 2009) e seu ponto mais próximo ao continente está a cerca de 2 km de distância. A Ilha está a aproximadamente 100 km do centro da cidade do Rio de Janeiro e 250 km do centro da cidade de São Paulo. A face norte da Ilha é voltada para o continente enquanto a sul para o oceano, ambas separadas por uma cadeia de montanhas, onde se destacam os Picos da Pedra d'Água e do Papagaio, com 1035 e 982 m de altitude, respectivamente (GAMA et al. 2009). O clima da Ilha Grande é caracterizado como tropical (Af) quente e úmido, segundo a classificação de Köppen, sem estação seca definida. A distribuição pluviométrica na região é desigual variando de 1.245 mm até 4.531, em áreas de encostas (OLIVEIRA & COELHO NETO, 2001). A temperatura média varia de 20 e 26 °C, podendo atingir médias extremas de 39 °C no verão e 15 °C no inverno (SALGADO & VASQUEZ, 2009).

Figura 8: Mapa destacando América do Sul, Estado do Rio de Janeiro e os locais de coleta na Ilha Grande, município de Angra dos Reis



Legenda: PAL = Planície Alagadiça; RES = Restinga; MAN = Manguezal; FODs = Floresta Ombrófila Densa Submontana; FODm = Floresta Ombrófila Densa Montana

Espécies selecionadas para o estudo

A seleção de espécies foi baseada em inventários florísticos e fitossociológicos previamente realizados (ARAÚJO & OLIVEIRA, 1988; CALLADO et al. 2009; MANÃO, 2011; ROSA, 2013; CASTILHORI em andamento). Foram selecionadas 16 espécies representativas em cinco fitofisionomias da Ilha Grande: Floresta Ombrófila Densa Montana, Floresta Ombrófila Submontana, Restinga, Manguezal e Mata Alagadiça. Três espécies ocorrem em mais de uma fitofisionomia: *Erythroxylum pulchrum* (2 fitofisionomias), *Tapirira guianensis* (3 fitofisionomias) e *Vochysia bifalcata* (2 fitofisionomias). A Tabela 4 apresenta as espécies selecionadas e organizadas por fitofisionomia investigada.

Tabela 4: Lista de espécies representativas nas fitofisionomias analisadas na Ilha Grande.

Família	Espécies (Floresta Ombrófila Densa Montana)	Altura*	DAP*	Densidade da Madeira*	Descrição fitofisionômica	*
Rubiaceae	<i>Bathysa mendoncaeii</i> K. Schum.	11.6	11.8	0.482	Áreas de relevo montanhoso com elevação superior a 600 metros de altitude. Bem conservada com áreas clímax e rápido processo de regeneração (ALHO et al., 2002). Ocupa 21% da Ilha. (Figura 9)	Valores médios dos indivíduos referentes às espécies.
Rubiaceae	<i>Rustia formosa</i> (Cham. & Schltdl.) Klotzsch	13.6	36.2	0.478		
Vochysiaceae	<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	23.6	76.2	0.446		
Annonaceae	<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	20	36.25	0.442		
Família	Espécies (Floresta Ombrófila Submontana)					
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana laeta</i> Mart.	14.2	44.2	0.492	Floresta de Encosta, formação que ocorre entre 50 e 600 metros de altitude. Modificada pelos diversos ciclos econômicos, áreas em diferentes estágios de regeneração. Ocupa 75% da Ilha. (Figura 10)	
Melastomataceae	<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	17.4	55.6	0.525		
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	10	27.2	0.535		
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pulchrum</i> A.St.-Hil.	8	32.8	0.694		
Vochysiaceae	<i>Vochysia bifalcata</i> Warm.	20	80.5	0.356		
Família	Espécies (Mata de Restinga)					
Ochnaceae	<i>Ouratea cuspidata</i> (A.St.-Hil.) Engl.	4.5	13.75	0.719	Formação pioneira de influência marinha, sobre solos arenosos. Ocupa 1.5% da Ilha. (Figura 11)	
Aquifoliaceae	<i>Ilex theezans</i> Mart. ex Reissek	8.4	13.6	0.559		
Myrtaceae	<i>Myrcia ilheosensis</i> Kiaerk.	6.5	18.8	0.599		
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	9.6	26.4	0.569		
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum pulchrum</i> A.St.-Hil.	9.4	33.2	0.712		
Família	Espécies (Manguezal)					
Combretaceae	<i>Lagunculária racemosa</i> (L.) C.F.Gaertn	5.4	18.6	0.581	Formação pioneira de influência fluviomarinha. Permanentemente inundada. Ocupa 0.5% da Ilha. (Figura 12)	
Annonaceae	<i>Annona glabra</i> L.	3.8	14.8	0.391		
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.	4.6	16.6	0.699		
Família	Espécies (Mata Alagadiça)					
Myrtaceae	<i>Eugenia astringens</i> Cambess.	6.4	16.4	0.602	Formação pioneira de influência fluviomarinha que ocorre sob substrato úmido e bem encharcado. Permanentemente inundada. (Figura 13)	
Myrsinaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	5.2	19.6	0.445		
Anacardiaceae	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	10.4	31.8	0.493		

Amostragem e processamento do xilema secundário

Para a análise e caracterização estrutural do xilema secundário, utilizamos amostras de cinco indivíduos de cada espécie selecionada para estudo, nas cinco diferentes fitofisionomias investigadas na Ilha Grande (Tabela 4), totalizando 100 árvores amostradas. As amostras do caule foram obtidas por método não destrutivo, com auxílio de Sondas de Pressler, a 1,30 m do solo (nível da aferição do Diâmetro a Altura do Peito - DAP). Dessas amostras foram confeccionados corpos de prova orientados nos planos transversal, longitudinal radial e longitudinal tangencial (CORADIN; MUNIZ, 1992). Os corpos de prova foram seccionados em micrótomo de deslize Leica SM2010R, com espessura de 15 a 20 μm . Em sequência, as seções histológicas foram processadas segundo técnicas usuais de anatomia da madeira seguindo as etapas de clarificação, desidratação, dupla coloração por Azul de Astra e Safranina aquosa e, montagem em lâminas permanentes com Entellan® (Merck) (JOHANSEN, 1940; SASS, 1958; BURGER; RICHTER, 1991). Parte dos fragmentos da madeira foi dissociada e macerada pelo método de Franklin modificado (KRAUS; ARDUIN, 1997). Após estas etapas, os macerados foram submetidos à coloração por Safranina 1% em Etanol 50% e montados em Glicerina 50%. As lâminas semipermanentes e permanentes foram analisadas em microscópio óptico de campo claro (Axioplan, ZEISS, Alemanha), com captura de imagem por câmera (Power Shot A640, CANON, Japão) acoplada ao microscópio. As imagens foram utilizadas para as descrições qualitativas e análise quantitativa, efetuadas com o software Image-Pro Plus. As descrições, contagens e mensurações celulares seguiram as normas da IAWA (WHELLER et al. 1989).

Para verificar a possível influência do ambiente sobre a estrutura do xilema secundário, foram calculados os índices de vulnerabilidade, mesomorfia (CARLQUIST, 1977; CARLQUIST; SCHNEIDER, 2001; ZIMMERMANN, 1983, modificada por FAHN et al. 1990), condutividade hidráulica teórica e Potencial teórico de resistência a implosão (SCHOLZ et al., 2013).

Análise da densidade da madeira

A densidade da madeira foi calculada em corpos de prova de 1 cm^3 . O volume fresco das amostras de madeira foi calculado pelo deslocamento de coluna d'água. As amostras foram imersas em um Becker contendo água sobre uma balança digital. O volume da amostra foi o peso da água deslocada (e.g., 1g = 1 cm^3). A massa seca foi obtida por desidratação das

amostras em estufa a 100 °C por 72 h (WILLIAMSON; WIEMANN, 2010). O cálculo da densidade da madeira foi dado por:

$$DM = Ms/Vd$$

DM= Densidade da madeira (g.cm-3), Ms = massa seca, Vd = volume deslocado.

Condutividade Hidráulica Teórica

A condutividade hidráulica teórica (K_{th}) foi calculada para cada indivíduo amostrado através da área do lúmen do vaso usando a equação de Hagen-Poiseuille:

$$K_{th} = (\pi p_w / 128 \eta) \cdot FV \cdot D^4$$

Onde K_{th} = condutividade hidráulica teórica em $kg \cdot m^{-1} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$, p_w = densidade da água em 20 °C ($998.2 \text{ kg} \cdot m^{-3}$), η = viscosidade da água em 20 °C ($1.002 \times 10^{-3} \text{ Pa} \cdot s$), FV = frequência dos elementos de vaso (vasos/ mm^2) e D = diâmetro do vaso hidraulicamente ponderado em mm.

Como as seções transversais não são círculos perfeitos, a área do lúmen será usada para calcular o diâmetro equivalente do vaso (d) (Scholz et al. 2013) como:

$$d = \sqrt{4A \cdot \pi}$$

Onde A = área do lúmen do vaso.

O diâmetro ponderado do vaso (D) foi calculado como:

$$D = (\sum d^4 / N)^{0.25}$$

Onde d = diâmetro equivalente do vaso em mm, e N = número de vasos mensurados.

Resistência teórica a implosão do vaso

A resistência teórica a implosão dos vasos foi determinada através da razão entre a espessura da parede de dois vasos contíguos e o diâmetro máximo do lume do elemento de vaso (SCHOLZ, et al., 2013).

$$RI = (E_{PV} / D_{MAX})^2$$

Onde E_{PV} = espessura da parede do vaso e D_{MAX} = diâmetro máximo do vaso.

Índice de vulnerabilidade

O índice de vulnerabilidade foi calculado usando a equação proposta por Carlquist (1977):

$$IV = D/F_V$$

Onde D = diâmetro do vaso em mm e F_V = frequência do vaso em mm^2 .

Índice de Mesomorfia

O índice de mesomorfia foi calculado usando a equação proposta por Carlquist (1977):

$$IM = IV * C_V$$

Onde IV = índice de vulnerabilidade e C_V = comprimento do vaso em μm .

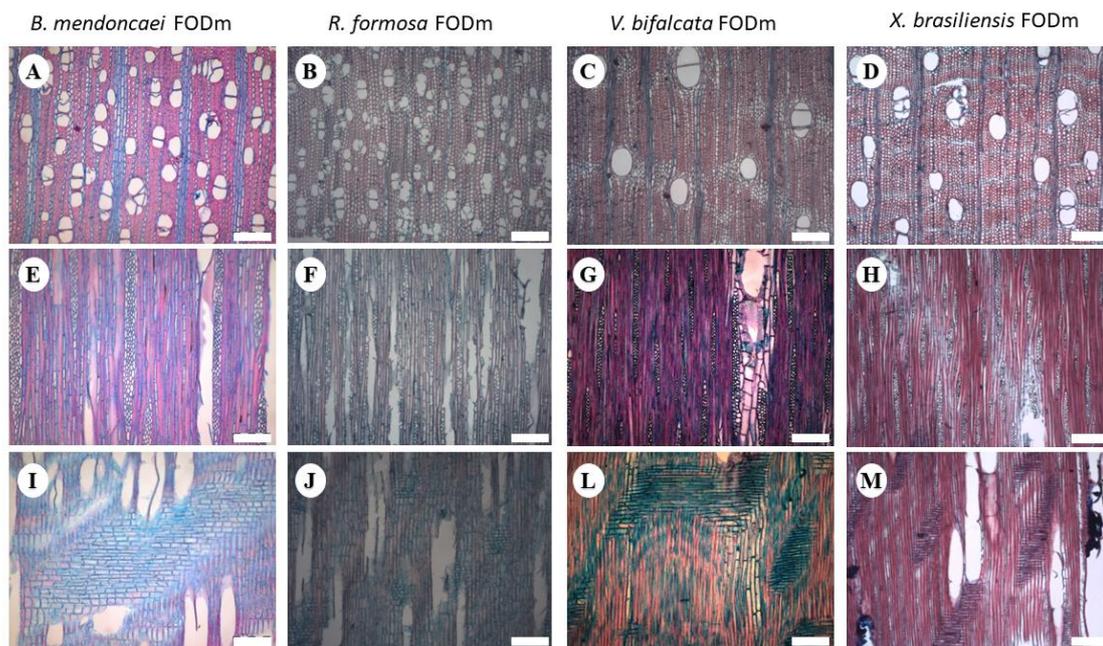
Análises estatísticas

Preparamos uma matriz com as variáveis anatômicas e morfológicas do lenho obtidas para cada árvore amostrada. As variáveis da matriz foram padronizadas através da função *scale*. Em seguida, utilizamos esta matriz para calcular a distância euclidiana entre os grupos com base na dissimilaridade entre os atributos medidos das espécies em cada fisionomia. Para isso, realizamos uma análise de agrupamento hierárquico que agrupa as espécies com base em sua similaridade, formando um dendrograma que mostra a estrutura hierárquica dos grupos com base em uma ligação completa (*complete linkage*), que considera a maior distância entre os pares de amostras nos grupos formados. Assim é possível obter um dendrograma para visualizar e identificar grupos similares. Como um próximo passo, realizamos a partição de variância dos atributos avaliados. Para isso, utilizamos um modelo multilevel com intercepto randômico para vegetações e espécies (Lira-Martins et al., 2022). Para isso, usamos uma transformação de \log_{10} nos dados brutos e empregamos o pacote *lmer*. Um modelo misto com as fitofisionomias como variáveis fixas também foi rodado para cada atributo, a fim de avaliarmos diferenças entre as fitofisionomias. Nestes modelos, apenas as espécies foram utilizadas como termos randômicos. Em seguida, avaliamos a correlação entre os componentes específicos (efeito randômico das espécies) para compreender associações e “*trade-offs*” entre atributos ao longo das espécies uma vez retirado o efeito da diferença entre os ambientes, como indicado no modelo multilevel.

4.2 Resultados

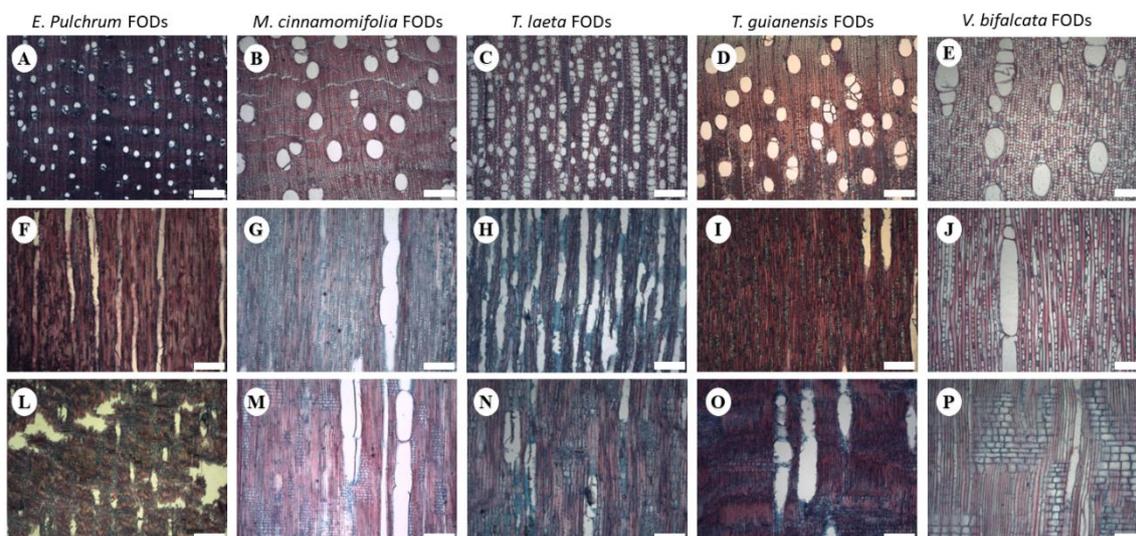
As figuras 9-13 evidenciam os atributos anatômicos do xilema secundário das espécies avaliadas. Na análise de distribuição dos atributos anatômicos do xilema secundário em relação a cada uma das fitofisionomias, observa-se que dos 19 atributos analisados, 15 apresentaram diferenças entre as fitofisionomias (Ver planilha suplementar - comparação par a par). Entretanto, algumas tendências de ajustes foram identificadas para alguns atributos da FODm e da FODs, com valores mais elevados para características, como, condutividade hidráulica teórica (K_{th}), comprimento do elemento de vaso (CV) e índice de mesomorfia (IM). As espécies do MAN e PAL apresentaram variação nos atributos, como menores valores do diâmetro do vaso (DV) e diâmetro do pontoação intervascular (Pint), além de valores mais elevados para espessura da parede do vaso (EPV) e resistência teórica a implosão dos vasos (RI). Enquanto a RES, apresentando maiores valores para densidade da madeira (DM), espessura da parede da fibra (EPF), frequência dos vasos (FV), e menores valores de K_{th} e índice de vulnerabilidade (IV) (Figura 14).

Figura 9. Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Floresta Ombrófila Densa Montana (FODm), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. As imagens evidenciam a variação dos atributos anatômicos, mostrando não haver um claro padrão de ajustes em relação a fitofisionomia.



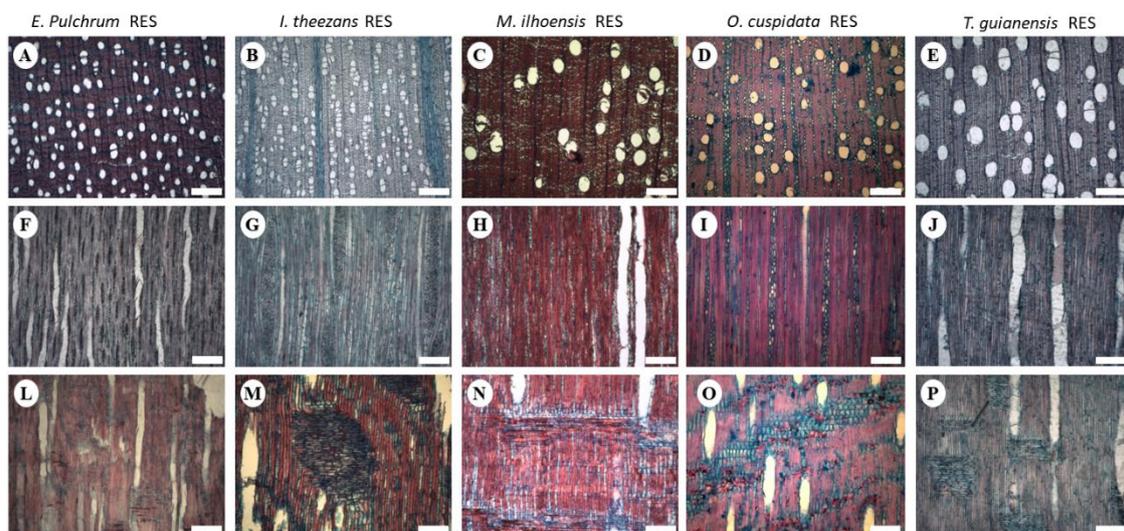
Legenda: *Bathysa mendoncaei* (A, E e I), *Rustia formosa* (B, F e J), *Vochysia bifalcata* (C, G e L), *Xylopia brasiliensis* (D, H e M). A-D Secções transversais; E-H Secções longitudinais tangenciais; I-M Secções longitudinais radiais. Barras: 200 μ m.

Figura 10. Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Floresta Ombrófila Densa Submontana (FODs), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. As imagens evidenciam a variação dos atributos anatômicos, mostrando não haver um claro padrão de ajustes em relação a fitofisionomia.



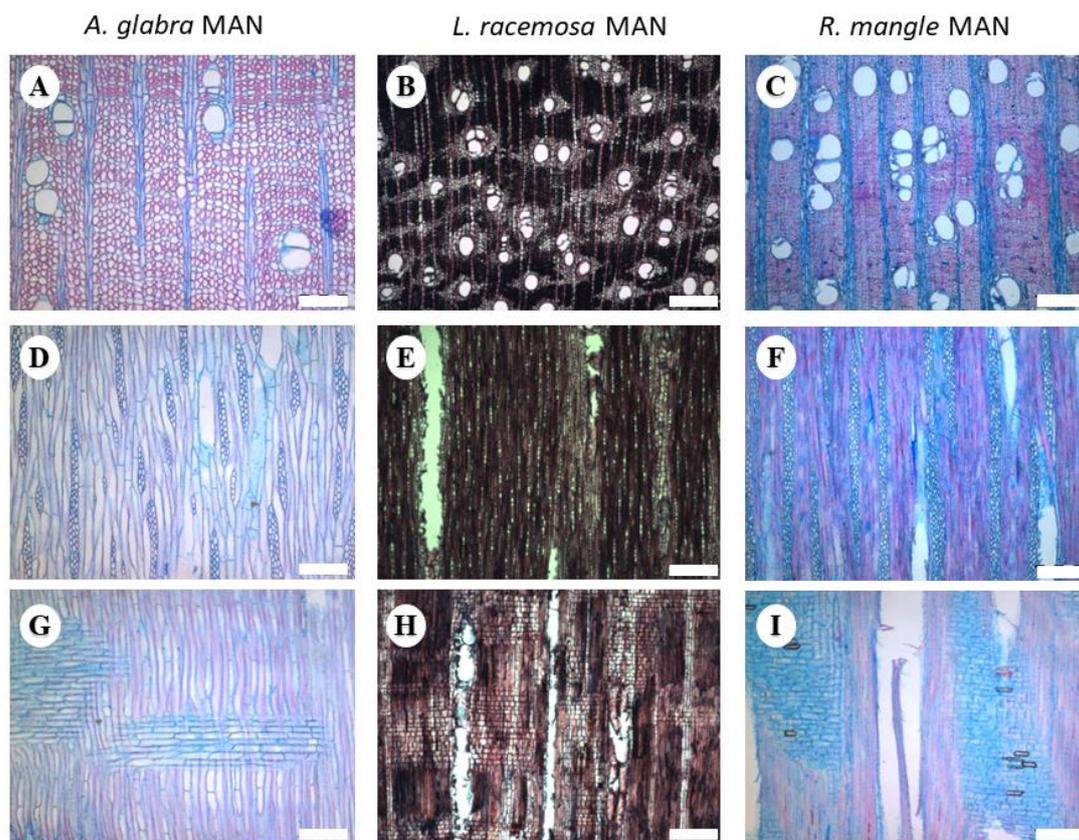
Legenda: *Erythroxylum pulchrum* (A, F e L), *Miconia cinnamomifolia* (B, G e M), *Tabernaemontana laeta* (C, H e N), *Tapirira guianensis* (D, I e O), *Vochysia bifalcata* (E, J e P). A-E Secções transversais; F-J Secções longitudinais tangenciais; L-P Secções longitudinais radiais. Barras: 200 μ m.

Figura 11. Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Restinga (RES), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. As imagens evidenciam a variação dos atributos anatômicos, mostrando não haver um claro padrão de ajustes em relação a fitofisionomia.



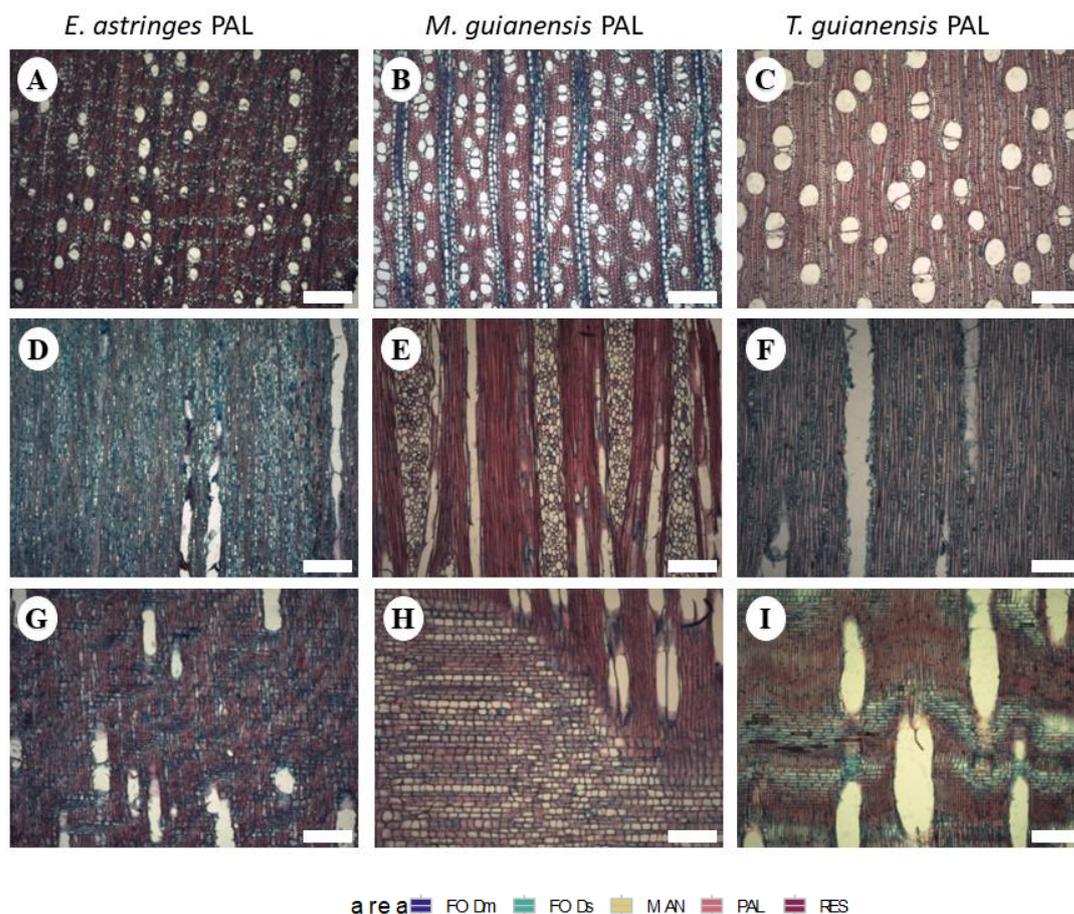
Legenda: *Erythroxylum pulchrum* (A, F e L), *Ilex theezans* (B, G e M), *Myrcia ilheosensis* (C, H e N), *Ouratea cuspidata* (D, I e O), *Tapirira guianensis* (E, J e P). A-E Secções transversais; F-J Secções longitudinais tangenciais; L-P Secções longitudinais radiais. Barras: 200 μ m.

Figura 12. Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Manguezal (MAN), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. As imagens evidenciam a variação dos atributos anatômicos, mostrando não haver um claro padrão de ajustes em relação a fitofisionomia.



Legenda: *Annona glabra* (A, D e G), *Laguncularia racemosa* (B, E e H), *Rhizophora mangle* (C, F e I). A-C Secções transversais; D-F Secções longitudinais tangenciais; G-I Secções longitudinais radiais. Barras: 200 μ m.

Figura 13. Anatomia do xilema secundário de cinco espécies da Planície Alagadiça (PAL), nos planos transversal, longitudinal tangencial e longitudinal radial. As imagens evidenciam a variação dos atributos anatômicos, mostrando não haver um claro padrão de ajustes em relação a fitofisionomia.



Legenda: *Eugenia astringens* (A, D e G), *Myrsine guianensis* (B, E e H), *Tapirira guianensis* (C, F e I). A-C Secções transversais; D-F Secções longitudinais tangenciais; G-I Secções longitudinais radiais. Barras: 200 μ m.

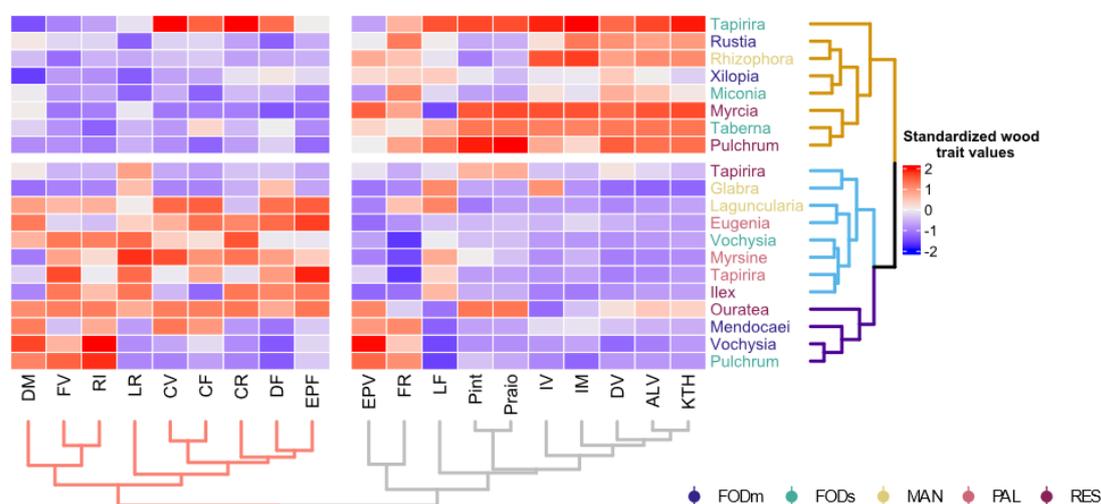
Figura 14. Variação dos atributos anatômicos do xilema secundário pela mediana, nas diferentes fitofisionomias da Ilha Grande.

Legenda: ALV=Área do lúmen do vaso; CF=Comprimento da fibra; CR=Comprimento do Raio; CV=Comprimento do elemento de vaso; DF=Diâmetro da fibra; DM=Densidade da madeira; DV= Diâmetro do Vaso; EPF= Espessura da parede da fibra; EPV=Espessura da parede do vaso; FR=Frequência dos Raios; FV=Frequência de vasos; IM=Índice de Mesomorfia; IV=Índice de Vulnerabilidade; K_{th} =Condutividade hidráulica teórica; LF=Lúmen da fibra; LR=Largura do Raio; Pint=Pontoação intervascular; Praio=Pontoação Raiovascular; RI=Resistência teórica a implosão do vaso.

A análise dos atributos anatômicos do xilema secundário de diferentes grupos taxonômicos em diferentes fitofisionomias, não evidenciou padrões de separação de acordo com a fitofisionomias. Dessa forma, as espécies estudadas em cada uma das fitofisionomias

se espalharam ao longo dos agrupamentos, não havendo uma distinção clara entre os ambientes. Os atributos avaliados se separaram em dois “clusters” com atributos que seguem padrões similares de variação dentro desses “clusters”. O primeiro grupo apresentou valores mais elevados atributos anatômicos, de K_{th} , IM, IV e menor conectividade de vasos FV e RI. Enquanto o segundo apresentou valores mais elevados para EPV, EPF, DM, FV, RI. As espécies não formaram “clusters” de acordo com as fitofisionomias, mas sim por semelhanças taxonômicas. (Figura 15).

Figura 15. Gráfico de heatmap com dendrograma indicando agrupamento das espécies com base na dissimilaridade de atributos anatômicos do xilema secundário

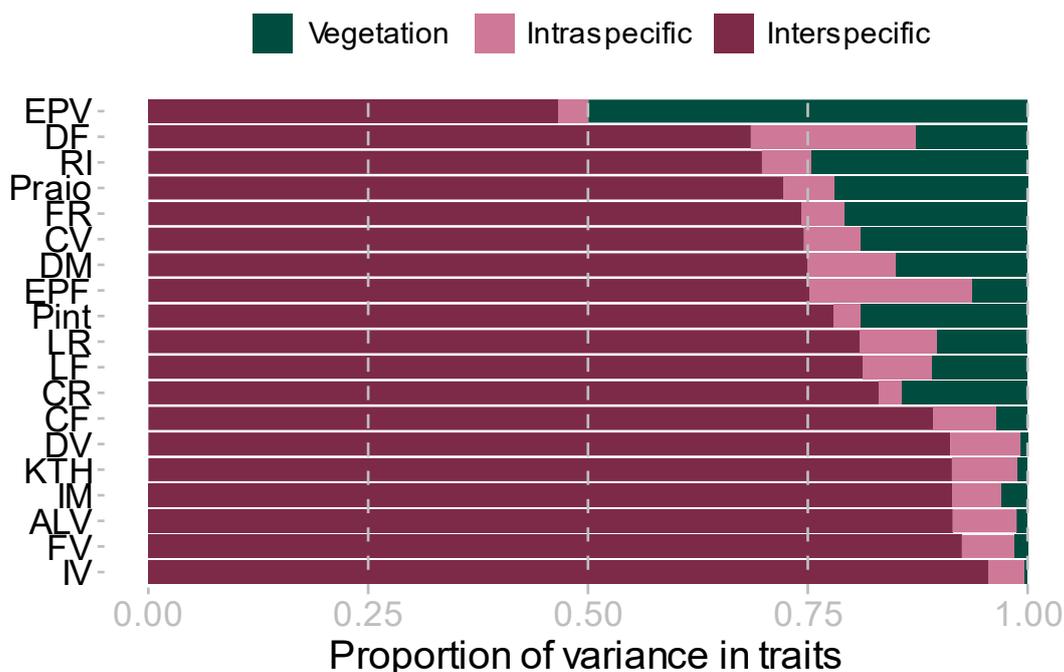


Legenda: As cores das espécies representam suas respectivas fitofisionomias. No heatmap, cores mais quentes representam valores padronizados mais elevados dos atributos e cores mais frias representam valores mais baixos. DM=Densidade da madeira; FV=Frequência de vasos; RI=Resistência teórica a implosão do vaso; LR=Largura do Raio; CV=Comprimento de vasos; CF=Comprimento da fibra; CR=Comprimento do Raio; DF=Diâmetro da fibra; EPF= Espessura da parede da fibra; EPV=Espessura da parede do vaso; FR=Frequência dos Raios; LF=Lúmen da fibra; Pint=Pontoação intervascular; Praio=Pontoação Raiovascular; ; IV=Índice de Vulnerabilidade; IM=Índice de Mesomorfia; DV= Diâmetro do Vaso; ALV =Área do lúmen do vaso; K_{th} =Condutividade hidráulica teórica.

A análise de variância não identificou os efeitos das diferentes fitofisionomias sobre os atributos anatômicos das espécies, evidenciando apenas que a maior parte da variância foi explicada pelas diferenças taxonômicas envolvendo as diferentes espécies analisadas. Assim, a grande maioria dos atributos analisados apresentou variação interespecífica, com destaque para DM, K_{th} , IM e IV, que apresentaram maior proporção dessa variação. Os efeitos

ambientais das fitofisionomias mostram uma significativa influência apenas sobre a espessura da parede do vaso, aproximadamente 0.5 da variação total (Figura 16).

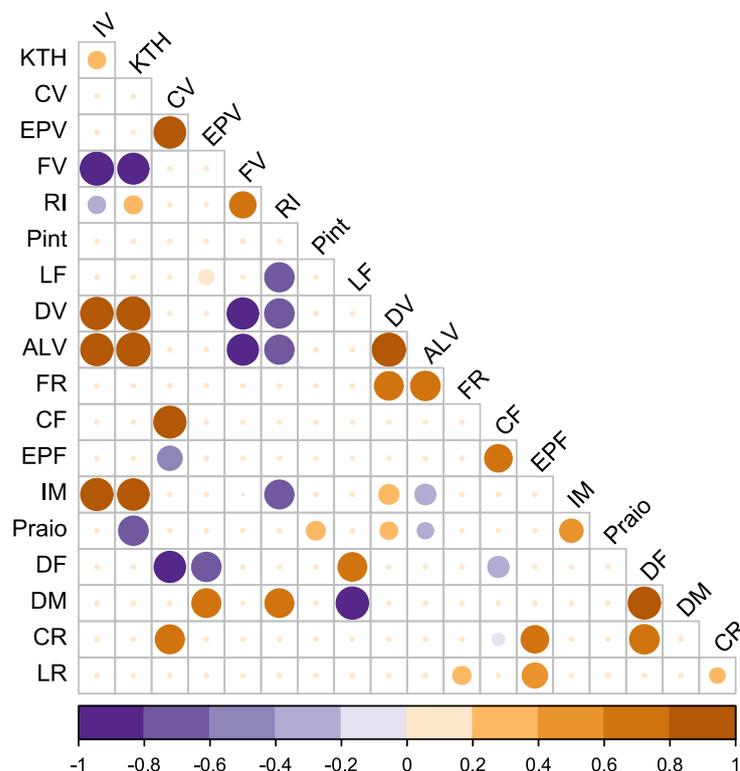
Figura 16. Partição de variância dos atributos anatômicos avaliados de acordo com a fitofisionomia, variação intraespecífica e interespecífica.



Legenda: Os atributos estão apresentados em ordem crescente em relação à variação interespecífica. EPV=Espessura da parede do vaso; DF=Diâmetro da fibra; RI=Resistência teórica a implosão do vaso; Praio=Pontoação Raiovascular; FR=Frequência dos Raios; CV=Comprimento de vasos; DM=Densidade da madeira; EPF= Espessura da parede da fibra; Pint=Pontoação intervacular; LR=Largura do Raio; LF=Lúmen da fibra; CR=Comprimento do Raio; CF=Comprimento da fibra; DV= Diâmetro do Vaso; K_{th}=Condutividade hidráulica teórica; IM=Índice de Mesomorfia; ALV =Área do lúmen do vaso; FV=Frequência de vasos; IV=Índice de Vulnerabilidade.

A análise de correlação mostrou associações coordenadas entre os atributos anatômicos do xilema secundário das espécies, nas diferentes fitofisionomias (espécies e fitofisionomias como variável randômica). Evidenciando covariações e *trade-offs* importantes no entendimento dos mecanismos entre os diferentes atributos, como podemos observar na correlação positiva entre DM com RI e IM com K_{th}, e da correlação negativa da FV com o IV e K_{th} (Figura 17).

Figura 17. Matriz de correlações interespecíficas entre atributos com base nos modelos multilevel.



Legenda: O tamanho dos círculos representa a força das correlações enquanto as cores representam os sinais das correlações sendo cores frias correlações negativas e quentes correlações positivas. Kth=Condutividade hidráulica teórica; CV=Comprimento de vasos; EPV=Espessura da parede do vaso; FV=Frequência de vasos; RI=Resistência teórica a implosão do vaso; Pint=Pontoação intervascular; LF=Lúmen da fibra; DV= Diâmetro do Vaso; ALV=Área do lúmen do vaso; FR=Frequência dos Raios; CF=Comprimento da fibra; EPF= Espessura da parede da fibra; IM=Índice de Mesomorfia; Praio=Pontoação Raiovascular; DF=Diâmetro da fibra; DM=Densidade da madeira; CR=Comprimento do Raio; LR=Largura do Raio; IV=Índice de Vulnerabilidade;

4.3- Discussão

De maneira geral, nossos resultados revelaram diferentes estratégias hidráulicas de espécies lenhosas da Mata Atlântica, as quais não necessariamente estão relacionadas à fitofisionomia onde se desenvolvem, mas sim relacionadas à história evolutiva de cada táxon. A análise dos atributos anatômicos das árvores não revelou um claro padrão de ajustes que pudessem estar diretamente associados às diferenças ambientais das fitofisionomias em que as espécies se desenvolvem. Em vez disso, observamos um agrupamento das espécies por semelhança nos atributos anatômicos de origem filogenética. No entanto, uma série de ajustes foram observados entre os atributos anatômicos avaliados e as fitofisionomias. Na FODm e FODs, verificou-se a existência de um conjunto de atributos anatômicos como vasos de maior

calibre e em menor frequência, que estão relacionados a uma maior capacidade de transporte de volume de água por unidade de área, e podem ser indicadores de mesomorfia (CARLQUIST, 1977; SONSIN et al., 2012; PFAUTSCH et al., 2016b; EWERS; JACOBSEN; LÓPEZ-PORTILLO, 2023). Em RES, PAL e MAN, considerados ambientes estressantes com condições limitantes de disponibilidade hídrica, alta salinidade influenciada por inundações periódicas das marés, ou com seca sazonal (ROBERT et al., 2009; MELO JÚNIOR; TORRES BOEGER, 2015), encontramos, de modo geral, vasos mais estreitos, em frequência elevada, e com maior espessura da parede. Esses atributos revelam um certo grau de xeromorfia e estão relacionados à maior segurança no transporte e resistência mecânica (TYREE & ZIMMERMANN, 2002; SPERRY, 2006). Na RES, as espécies precisam realizar adaptações funcionais dos atributos anatômicos para lidar com a alta irradiância solar e déficits hídrico e nutricional do solo (PIREDA et al., 2019; MELO-JÚNIOR et al., 2020). Enquanto no MAN, e na PAL, a alta salinidade ou amplitude de variação da mesma, e o baixo potencial hídrico do solo devido a hipoxia levam a uma diminuição do potencial hídrico da planta para garantir a absorção das raízes, faz com que em sequência a condutividade hidráulica do xilema secundário seja reduzida (REEF; LOVELOCK, 2015; JANTSCH et al., 2018). Dessa maneira, embora possamos afirmar que espécies de vasos largos são mais vulneráveis, espécies de vasos estreitos apresentam uma ampla variação quanto a vulnerabilidade (HACKE; JACOBSEN; PRATT, 2022). Portanto, é necessário cautela para inferir sobre a resistência à embolia no transporte de água das espécies lenhosas considerando apenas o diâmetro médio dos vasos.

As espécies apresentaram diferentes padrões de ajustes quanto aos atributos dos elementos de vasos e das fibras, não se agrupando pelas fitofisionomias. Dois grupos foram formados com base no conjunto de atributos anatômicos em comum. O primeiro cluster apresentou espécies com atributos anatômicos que configuram eficiência no transporte, como por exemplo, vasos com maior diâmetro, que têm capacidade de transportar um maior volume de água e estão relacionados diretamente com a maior condutividade hidráulica teórica (MRTÍNEZ-VILATA et al., 2002; SPERRY; HACKE; WHEELER, 2005). O segundo cluster com vasos estreitos e em maior frequência, além de maiores valores de densidade da madeira e de potencial de resistência teórica a implosão, podem estar associados a maior segurança no transporte (HACKE et al., 2001) e indicativos de maior resistência mecânica (SPERRY; HACKE; PITTERMANN, 2006). Em contrapartida, indivíduos de uma mesma espécie podem apresentar características fenotípicas distintas ou semelhantes sob um gradiente de

disponibilidade hídrica ou condições de estresse (SILVA DA COSTA et al., 2020; SIMIONI et al., 2023). *Tapirira guianensis*, que ocorre simultaneamente em três fitofisionomias, apresentou na FODs características de maior condutividade hidráulica, como por exemplo vasos de maior diâmetro e menos frequentes, em relação as que ocorrem na PAL e RES, enquanto o oposto foi encontrado para *Erythroxylum pulchrum* ocorrendo na FODs e RES. Enquanto *Vochysia bifalcata* apresentou características semelhantes ocorrendo na FODm e FODs. Castelar et al. (2023) encontraram diferentes características espécies-específicas em espécies coocorrendo em diferentes fitofisionomias, porém podem responder de maneira própria, sendo impulsionadas pelas características filogenéticas.

Quanto ao parênquima radial, não se observou nenhum tipo de ajuste estrutural que indicassem um padrão ou uma tendência relacionada as fitofisionomias. Embora a literatura já tenha constatado ajustes na largura e frequência por milímetro linear deste tecido relacionados a disponibilidade hídrica do ambiente (ALVES; ANGYALOSSY-ALFONSO, 2002; SONSIN et al., 2012) e ao suporte mecânico do xilema (ZHENG; MARTÍNEZ-CABRERA, 2013). Além disso, o parênquima radial associado aos vasos, parece contribuir para a segurança hidráulica ao reparar embolias e garantir a manutenção do fluxo hídrico, uma vez que colaboram no armazenamento de água (BORCHERT; POCKMAN, 2005; BRODERSEN; MCELDRONE, 2013). Wheeler; Baas; Rodgers, (2007) não encontraram padrões de ajustes estrutural relacionados às diferentes condições ambientais e LENS et al., (2004), analisando características anatômicas de 115 espécies e 35 gêneros da subfamília Vaccinioideae, não encontraram correlação entre a largura e comprimento dos raios com a variação da latitude, indicando que esse atributo pode apresentar um certo grau de conservadorismo em relação ao ambiente e seja influenciado pelo fator filogenético.

Grande parte dos atributos anatômicos analisados apresentaram maior variação relacionada à questão taxonômica. Cochard; Casella; Mencuccini, (2007) mostraram que a questão adaptativa das espécies em ambientes distintos está integrada à variabilidade genotípica das espécies. Neste sentido, enxergar essas diferenças e admiti-las como plásticas ao ambiente ainda é um desafio, por conta do “ruído” filogenético (LENS et al., 2004; PFAUTSCH, 2016). Contudo, a variação dos atributos relacionados aos elementos de vaso observada nas espécies se desenvolvendo em diferentes fitofisionomias, pode ser decorrente de adaptações funcionais a zonas climáticas e ambientes com gradientes distintos de disponibilidade hídrica, refletindo na eficiência condutiva e segurança hidráulica das espécies (DÓRIA et al., 2016; SIMIONI et al., 2021). Nossos resultados mostraram que a espessura da

parede do vaso (EPV) varia de acordo com as diferentes fitofisionomias, sugerindo que este atributo pode apresentar um certo grau de plasticidade independente do componente filogenético em relação aos demais atributos analisados. A espessura da parede do vaso é um atributo estrutural importante para a relação resistência-vulnerabilidade do vaso, haja visto que plantas mais resistentes tendem a suportar pressões mais negativas e para isso precisam de paredes reforçadas (HACKE et al., 2001), além disso, podem ser determinadas por características estruturais independentes (JANSEN et al., 2001). Portanto, relacionar a variabilidade dos atributos anatômicos ao longo de diferentes gradientes ambientais e diferentes níveis organizacionais (família, espécie, população, indivíduo) podem nos ajudar a entender como os atributos respondem a variação ambiental, e assim melhorar os modelos baseados nestes atributos (ROSAS et al., 2019).

Quando analisamos o conjunto das espécies e as fitofisionomias randomicamente através da matriz de correlação, buscamos identificar a coordenação de diferentes atributos anatômicos relacionados a características hidráulicas e mecânicas do xilema secundário. Encontramos correlações interessantes que reforçam os *trade-off* entre eficiência no transporte e resistência mecânica, verificamos a correlação positiva da densidade da madeira (DM) com a espessura da parede do vaso (EPV) e densidade da madeira (DM) com o potencial de resistência teórica a implosão dos vasos (RI). Estudos anteriores também encontraram atributos anatômicos se correlacionando positivamente com atributos indicadores de resistência mecânica (CHEN et al., 2020). Paredes celulares mais espessas conferem maior segurança ao transporte hídrico sob tensões mais elevadas (TYREE & ZIMMERMANN, 2002), além disso, a densidade da madeira confere maior capacidade de resistência a implosão dos vasos (SPERRY; HACKE; WHEELER, 2005). Dessa forma, a relação entre os atributos anatômicos e a densidade da madeira é moldada pelas múltiplas funções do xilema secundário (armazenamento, suporte mecânico e transporte de água) e se inter-relacionam, sendo afetadas por restrições filogenéticas que covariam frente às variáveis ambientais (CHAVE et al., 2009; MARTÍNEZ-CABRERA et al., 2009).

As correlações negativas entre a frequência dos vasos (FV) e a condutividade hidráulica teórica (K_{th}) e entre o diâmetro dos vasos (DV) e RI, indicam ajustes relacionados a eficiência/segurança no transporte. Assim, observa-se que à medida que se aumenta frequência dos vasos a tendência é que eles sejam mais estreitos e agrupados e com isso diminua o potencial de condutividade hidráulica, além de transportar o fluxo de água para rotas alternativas em caso de embolismo (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008). O

diâmetro, o comprimento e a frequência (vasos/mm²) dos elementos de vaso, estão intimamente associados ao volume de água que eles são capazes de transportar e visto que as suas relações com a disponibilidade hídrica do ambiente, seguem sendo atributos anatômicos relevantes tanto para a descrição qualitativa quanto para a quantificação da função e ecologia da planta (EWERS; JACOBSEN; LÓPEZ-PORTILLO, 2023). Neste contexto, OLSON (2023) apresenta uma interessante discussão, fundamentada nas ideias de Carlquist (1966, 1975; 1977), sobre a conexão entre a vulnerabilidade-diâmetro do vaso e a existência de um padrão global de variação, e que até o momento, não há evidências anatômicas que contrariem essa relação com a vulnerabilidade. Apesar de existirem atributos fisiologicamente mensuráveis, como a condutividade específica do xilema (K_s) e a resistência a embolia P_{50} , que atualmente são considerados métodos mais precisos para compreender os mecanismos envolvidos no processo hidráulico das plantas (TYREE; EWERS, 1991; BITTENCOURT; PEREIRA; OLIVEIRA, 2018), o alto custo financeiro, o tempo e a capacitação técnica requerida para essas metodologias precisam ser avaliados. Neste contexto, torna-se relevante explorar e analisar atributos teoricamente mais simples de se mensurar e que possam ser relacionados com os mecanismos de resistência-vulnerabilidade das espécies. Essa abordagem visa produzir novos conhecimentos que permitam mitigar os efeitos das mudanças climáticas sobre as florestas tropicais. Além disso, ao adotar métodos mais acessíveis, também será possível incentivar a preservação e restauração das espécies de maneira mais ampla e eficiente.

4.4- Conclusão

No presente estudo, buscamos entender se existem padrões nos atributos anatômicos do xilema secundário das espécies que se desenvolvem em diferentes fitofisionomias da Mata Atlântica, verificando os possíveis ajustes estruturais que as espécies podem expressar sob diferentes condições impostas pelas fitofisionomias. Além disso, foram analisados os mecanismos de compensação que as espécies utilizam para lidar com a eficiência e segurança na condução de água. Os resultados demonstraram que as diferenças nos atributos anatômicos das espécies não se estabeleceram por conta da influência das diferentes fitofisionomias. A maior parte da variação ocorreu devido às características filogenéticas, onde as espécies apresentaram ajustes estruturais particulares nas diferentes fitofisionomias, não permitindo verificar a existência de um padrão relacionado ao ambiente. Foi possível identificar apenas

um atributo que pode ter sido influenciado pela questão fitofisionômica, Além da existência de coordenação nos atributos que revelam *trade-offs* entre eficiência/segurança no transporte e resistência mecânica. A partir da abordagem utilizada nesta pesquisa, será possível melhorar o entendimento das respostas das florestas tropicais às mudanças ambientais, abrindo caminho para estratégias de manejo mais eficazes e sustentáveis. Dessa forma, torna-se necessário priorizar estudos que busquem soluções inovadoras e viáveis para proteger e conservar a rica biodiversidade desses ecossistemas tão importantes para o equilíbrio do nosso planeta.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- A anatomia comparada de *T. guianensis* e *E. pulchrum*, ocorrendo simultaneamente em FODs e RES, evidenciou que cada espécie apresenta diferentes estratégias em cada uma das duas fitofisionomias analisadas.
- *T. guianensis* apresentou variação dos atributos anatômicos, enquanto em *E. pulchrum* manteve similaridade dos atributos anatômicos. A maior variabilidade dos atributos anatômicos ocorreu em *T. guianensis* que é uma espécie de ampla distribuição geográfica, ocorrendo em diferentes Biomas. Por outro lado, *E. Pulchrum*, com atributos conservativos, é restrita apenas à Mata Atlântica.
- Esses resultados evidenciaram um aspecto importante da biodiversidade tropical que são as diversas respostas espécie-específica. Essas respostas revelaram que os ajustes ambientais podem ocorrer em diferentes níveis de acordo com a espécie.
- O estudo comparativo dos atributos anatômicos interespecíficos nas cinco principais fitofisionomias da Mata Atlântica na Ilha Grande não identificou um padrão claro de variação dos atributos anatômicos do xilema secundário que refletisse cada uma das fitofisionomias em que as espécies se desenvolvem. Assim, o agrupamento por semelhança nos atributos anatômicos refletiu a origem filogenética das espécies.
- O atributo anatômico do xilema secundário que apresentou maior plasticidade em relação ao ambiente foi a espessura da parede do vaso (EPV), tanto nas comparações intra como interespecíficas.
- Encontramos *trade-offs* relacionados a eficiência/segurança no transporte hídrico e a resistência mecânica, quando avaliamos todas as espécies e fitofisionomias
- No geral, nossos resultados apontam diferentes estratégias hidráulicas das espécies lenhosas da Mata Atlântica, que não necessariamente estão relacionadas à fitofisionomia em que se desenvolvem, mas relacionado com a história evolutiva das próprias espécies.
- Os resultados obtidos fornecem valiosos *insights* para pesquisas relacionadas a respostas das florestas tropicais às mudanças climáticas globais, que até o presente momento ainda apresentam lacunas de conhecimento dentro da anatomia funcional da madeira. Além de auxiliar no desenvolvimento de medidas de mitigação e restauração dos impactos antrópicos, como preservação de áreas naturais, educação e conscientização ambiental e manejo sustentável de recursos naturais.

- Este aspecto é de grande relevância para as florestas tropicais que abrigam a maior diversidade do planeta e pode ser um bom preditor de como diferentes espécies e/ou grupos taxonômicos podem responder aos impactos da degradação dos ambientes naturais e, possivelmente, às previsões futuras de aquecimento global, com aumento médio das temperaturas e alterações no padrão das chuvas.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, H. D. et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology and Evolution*, v. 1, n. 9, p. 1285–1291, 2017. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/s41559-017-0248-x>>.
- ALHO, C. J. R.; SCHNEIDER, M.; VASCONCELLOS, L. A. Degree of threat to the biological diversity in the Ilha Grande State Park (RJ) and guidelines for conservation. *Brazilian Journal of Biology* 62: 375-385, 2002.
- ALVES, E. S.; ANGYALOSSY-ALFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal*, v. 23, n. 4, p. 391–418, 2002.
- ANDEREGG, W. R. L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist*, v. 205, n. 3, p. 1008–1014, 2015.
- ARAÚJO, D. S. D. de; OLIVEIRA, R. R. de. Reserva biológica estadual da Praia do Sul (Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro): lista preliminar da flora. *Acta Botanica Brasilica*, v. 1, n. 2 suppl 1, p. 83–94, 1987.
- ATLÂNTICA, F. S. M. Mata Atlântica. 2020. Disponível em: <<https://www.sosma.org.br/>>.
- BITTENCOURT, P.; PEREIRA, L.; OLIVEIRA, R. Pneumatic Method to Measure Plant Xylem Embolism. *Bio-Protocol*, v. 8, n. 20, p. 1–14, 2018.
- BLAGITZ, M.; NOGUEIRA, A.; MARCATI, C. R. Differences of the stem vascular system across populations of two tropical species under contrasting water conditions. *IAWA Journal*, v. 21, n. 1, p. 20–41, 2021.
- BORCHERT, R.; POCKMAN, W. T. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, v. 25, n. 4, p. 457–466, 2005.
- BRODERSEN, C. R.; MCELDRONE, A. J. Maintenance of xylem network transport capacity: A review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, v. 4, n. APR, p. 1–11, 2013.
- BURGER, L. M.; H. G. RICHTER. Anatomia da madeira. Nobel, São Paulo, Brazil. 1991.
- CALLADO, C. H.; M. P. BASTOS. O ambiente da Ilha Grande, 93–146. Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil. 2009.
- CALLADO, C. H.; CORADIN, V. T. R.; COSTA, C. G. XILEMA - 4a edição revista e atualizada. In: Appezzato-da-Glória, B.; Carmello-Guerreiro, S.M. (Org.). Anatomia Vegetal. 4ed. Viçosa: Editora UFV, v. 1, p. 130-155, 2022
- CAMPBELL, G.; RABELO, G. R.; DA CUNHA, M. Ecological significance of wood anatomy of *Alseis pickelii* Pilg. & Schmale (Rubiaceae) in a tropical dry forest. *Acta Botanica Brasilica*, v. 30, n. 1, p. 124–130, 2016.

CARLQUIST, S. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany Wood Anatomy of Compositae: A Summary, With Comments on Factors Controlling Wood Evolution*. v. 6, n. 2, 1966.

CARLQUIST, S. *Ecological Factors in Wood Evolution: A Floristic Approach* Author (s): Sherwin Carlquist Published by: Wiley Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/2442382> REFERENCES Linked references are available on JSTOR for this article: You may need to log in. *American Journal of Botany*, v. 64, n. 7, p. 887–896, 1977.

CARLQUIST, S.; SCHNEIDER, E. L. Vessels in ferns: Structural, ecological, and evolutionary significance. *American Journal of Botany*, v. 88, n. 1, p. 1–13, 2001.

CARLQUIST, S. *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press, Berkeley, CA, USA. 1975.

CARNAVAL, A. C. et al. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 281, n. 1792, 2014.

CASTELAR, J. V. et al. Original article Sympatric and phenotypic variation between two representative species of the Atlantic Forest: an analysis of the hydraulic system. p. 1–7, 2022.

CHAVE, J. et al. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, v. 12, n. 4, p. 351–366, 2009.

CHEN, C. et al. Structure–property–function relationships of natural and engineered wood. *Nature Reviews Materials*, v. 5, n. 9, p. 642–666, 2020. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/s41578-020-0195-z>>.

COCHARD, H.; CASELLA, E.; MENCUCINI, M. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, v. 27, n. 12, p. 1761–1767, 2007.

CORADIN, V. T. R.; MUÑIZ G. I. Normas de procedimentos em estudos de anatomia da madeira: I. Angiospermae II. Gimnospermae. Série Técnica vol. 15. IBAMA, Laboratório de Produtos Florestais, Brasília, Brasil. 1992.

DE OLIVEIRA, R. R. Ação antrópica e resultantes sobre a estrutura e composição da Mata Atlântica na Ilha Grande, RJ. *Rodriguesia*, v. 53, n. 82, p. 33–57, 2002.

DÓRIA, L. C. et al. Do woody plants of the Caatinga show a higher degree of xeromorphism than in the Cerrado? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 224, n. December 2018, p. 244–251, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.09.002>>.

DÓRIA, L. C. et al. Functional trade-offs in volume allocation to xylem cell types in 75 species from the Brazilian savanna Cerrado. *Annals of Botany*, v. 130, n. 3, p. 445–456, 2022.

EISENLOHR, P. V.; DE OLIVEIRA-FILHO, A. T. Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica*, 47(6), 689–701, 2015. doi:10.1111/btp.12254

- EWERS, F. W.; JACOBSEN, A. L.; LÓPEZ-PORTILLO, J. Carlquist's indices for vulnerability and mesomorphy of wood: Are they relevant today? *IAWA Journal*, v. 24, n. 7, p. 1–13, 2023.
- HACKE, U. G. et al. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, v. 126, n. 4, p. 457–461, 2001.
- HACKE, U. G.; JACOBSEN, A. L.; PRATT, R. B. Vessel diameter and vulnerability to drought-induced embolism: within-tissue and across-species patterns and the issue of survivorship bias. *IAWA Journal*, v. 105, n. 3, p. 1–16, 2022.
- H.-O. PÖRTNER, D.C. ROBERTS, M. TIGNOR, E.S. POLOCZANSKA, K. MINTENBECK, A. ALEGRÍA, M. CRAIG, S. LANGSDORF, S. LÖSCHKE, V. MÖLLER, A. OKEM, B. R. *IPCC, 2022: Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. [s.l: s.n.]
- JANSEN, S. et al. Contributions to the wood anatomy of the Rubioideae (Rubiaceae). *Journal of Plant Research*, v. 114, n. 3, p. 269–289, 2001.
- JANTSCH, A. et al. Wood anatomy of *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) in mangrove and transitional forest, Southern Brazil | Anatomía de la madera de *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) en manglar y bosque de transición en el sur de Brasil. *Revista de Biología Tropical*, v. 66, n. 2, p. 647–657, 2018.
- JOHANSEN, D.A. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, NY, NY, USA, 1940.
- KIORAPOSTOLOU, N. et al. Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperms but not in gymnosperms. *Tree Physiology*, v. 39, n. 10, p. 1675–1684, 2019.
- KRAUS, J. E.; A. ARDUIN. *Basic manual of methods in plant morphology*. Editoria da Universidade Rural [EDUR], Seropédica, Rio de Janeiro, Brasil. 1997.
- LEITÃO FILHO, H.F. "Considerações sobre a florística de florestas tropicais e subtropicais do Brasil." *Ipef* 35.35: 41-46, 1987.
- LENS, F. et al. Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (Ericaceae s.l.). *Flora*, v. 199, n. 4, p. 309–319, 2004.
- LIRA-MARTINS, D. et al. Wood Nutrient-Water-Density Linkages Are Influenced by Both Species and Environment. *Frontiers in Plant Science*, v. 13, n. April, p. 1–15, 2022.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. et al. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, v. 96, n. 8, p. 1388–1398, 2009.
- MASSANTE, J. C.; GASTAUER, M. Evolutionary history of marginal habitats regulates the diversity of tree communities in the Atlantic Forest. *Annals of Botany*, v. 131, n. 2, p. 261–274, 2023.

- MELO JÚNIOR, J. C. F.; TORRES BOEGER, M. R. Leaf Traits and Plastic Potential of Plant Species in a Light-Edaphic Gradient from Restinga in Southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana*, v. 21, n. 1, p. 51–62, 2015.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T.; Fontes, M.A.L. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica*, 32(4b), 793–810, 2000. doi:10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x
- OLIVEIRA, R. R. de; COELHO-NETTO, A. L. Captura de nutrientes atmosféricos pela vegetação na Ilha Grande, RJ. *Pesquisas. Botânica*, n. 51, p. 31–49, 2001. Disponível em: <<http://biblat.unam.mx/en/revista/pesquisas-botanica/articulo/captura-de-nutrientes-atmosfericos-pela-vegetacao-na-ilha-grande-rj>>.
- OLSON, M. E. A skeptic's guide to Sherwin Carlquist's inferences of xylem function. *IAWA Journal*, v. 5, n. 1, p. 1–17, 2023.
- PEREIRA, A. B. Mata Atlântica: Uma Abordagem Geográfica. *Nucleus*, v. 6, n. 1, p. 27–52, 2009.
- PFAUTSCH, S. et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecology Letters*, v. 19, n. 3, p. 240–248, 2016a.
- PFAUTSCH, S. et al. Vessel diameter and related hydraulic traits of 31 *Eucalyptus* species arrayed along a gradient of water availability. *Ecology*, v. 97, n. 6, p. 1626, 2016b.
- PFAUTSCH, S. Hydraulic Anatomy and Function of Trees—Basics and Critical Developments. *Current Forestry Reports*, v. 2, n. 4, p. 236–248, 2016. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1007/s40725-016-0046-8>>.
- PIREDA, S. et al. Acclimatization capacity of leaf traits of species co-occurring in restinga and seasonal semideciduous forest ecosystems. *Environmental and Experimental Botany*, v. 164, n. February, p. 190–202, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.05.012>>.
- POCKMAN, W. T.; SPERRY, J. S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany*, v. 87, n. 9, p. 1287–1299, 2000.
- PRATT, R. B. et al. Trade-offs among transport, support, and storage in xylem from shrubs in a semiarid chaparral environment tested with structural equation modeling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 118, n. 33, p. 1–8, 2021.
- REEF, R.; LOVELOCK, C. E. Regulation of water balance in Mangroves. *Annals of Botany*, v. 115, n. 3, p. 385–395, 2015.
- REZENDE, C. L. et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, v. 16, n. 4, p. 208–214, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>>.

- ROBERT, E. M. R. et al. A safe hydraulic architecture as wood anatomical explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*. *Functional Ecology*, v. 23, n. 4, p. 649–657, 2009.
- ROSAS, T. et al. Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, v. 223, n. 2, p. 632–646, 2019.
- RUNGWATTANA, K.; HIETZ, P. Radial variation of wood functional traits reflect size-related adaptations of tree mechanics and hydraulics. *Functional Ecology*, v. 32, n. 2, p. 260–272, 2018.
- SALGADO, C.M.; VASQUEZ, N.D. Clima. In *O ambiente da Ilha Grande* (M.P. Bastos & C.H. Callado, eds.). Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.7-20, 2009.
- SASS, J. E. Botanical microtechnique, 2nd ed. Iowa State College Press, Ames, IA, USA. 1951.
- SANTIAGO, L. S. et al. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist*, v. 218, n. 3, p. 1015–1024, 2018.
- SANTOS, D. G. dos et al. Intra and interspecific analysis of the wood of two dioecious species of the restingas of Southeastern Brazil. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, v. 250, n. November 2018, p. 1–8, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.11.009>>.
- SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodiversity and Conservation*, v. 24, n. 9, p. 2319–2331, 2015.
- SCHOLZ, A. et al. How to quantify conduits in wood? *Frontiers in Plant Science*, v. 4, n. MAR, p. 1–12, 2013.
- SILVA DA COSTA, W. et al. Intraspecific variation in functional wood anatomy of tropical trees caused by effects of forest edge. *Forest Ecology and Management*, v. 473, n. June, p. 118305, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118305>>.
- SILVA, M. dos S. et al. Expanding the wood anatomy economics spectrum: the correlates of vessel element lengths and pit apertures sizes in tropical forest trees. *Plant Ecology and Diversity*, v. 14, n. 5–6, p. 279–291, 2021. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/17550874.2022.2053600>>.
- SIMIONI, P. et al. Do anatomical wood traits suggest adjustments in the hydraulic architecture of dominant species in Amazonian savannah? *Plant Biosystems*, v. 155, n. 3, p. 498–509, 2021. Disponível em: <<https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1762782>>.
- SIMIONI, P. F. et al. Anatomical traits related to leaf and branch hydraulic functioning on Amazonian savanna plants. *AoB PLANTS*, v. 15, n. 3, p. 1–16, 2023.
- SMITH-MARTIN, C. M. et al. Lianas and Trees from a Seasonally Dry and a Wet Tropical Forest Did Not Differ in Embolism Resistance but Did Differ in Xylem Anatomical Traits in the Dry Forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, v. 5, n. April, p. 1–14, 2022.

SONSIN, J. O. et al. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s.s. and adjacent gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 170, n. 2, p. 257–276, 2012.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; PITTERMANN, J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, v. 93, n. 10, p. 1490–1500, 2006.

SPERRY, J. S.; HACKE, U. G.; WHEELER, J. K. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment*, v. 28, n. 4, p. 456–465, 2005.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, v. 31, n. 5, p. 632–645, 2008.

TRIFILÒ, P. et al. Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 139, n. March, p. 513–520, 2019. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.04.013>>.

TYREE, M. T.; EWERS, F. W. Tansley Review No. 34 The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, v. 119, n. 3, p. 345–360, 1991.

TYREE, M. T.; M. H. ZIMMERMANN. Hydraulic architecture of whole plants and plant performance. In *Xylem structure and the ascent of sap*, 175–214. *Springer*, Heidelberg, Germany. 2002.

WHEELER, E. A.; BAAS, P.; RODGERS, S. Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal*, v. 28, n. 3, p. 229–258, 2007.

WILLIAMSON, G. B.; WIEMANN, M. C. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany*, v. 97, n. 3, p. 519–524, 2010.

ZHANG, K. Y. et al. Vessel dimorphism and wood traits in lianas and trees among three contrasting environments. *American Journal of Botany*, v. 110, n. 4, 2023.

ZHANG, Y. B. et al. Higher water and nutrient use efficiencies in savanna than in rainforest lianas result in no difference in photosynthesis. *Tree Physiology*, v. 42, n. 1, p. 145–159, 2022.

ZHENG, J.; MARTÍNEZ-CABRERA, H. I. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: Evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany*, v. 112, n. 5, p. 927–935, 2013.

ZIEMIŃSKA, K. et al. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, v. 5, p. 1–14, 2013.