

ANATOMIA ECOLÓGICA DO LENHO DE *Richeria grandis* VAHL (PHYLLANTHACEAE) DE FLORESTA ATLÂNTICA E AMAZÔNICA

João Carlos Ferreira de Melo Júnior & Maick Willian Amorim

Universidade da Região de Joinville, Departamento de Ciências Biológicas,
Laboratório de Anatomia Vegetal-Rua Paulo Maschitzki, 10, CEP 89219-710,
Joinville, SC, Brasil. jcmelo_wood@hotmail.com

RESUMO

A espécie *Richeria grandis* é uma árvore de ampla distribuição geográfica neotropical, ocorrendo em quatro biomas brasileiros ao longo de 22 estados. O objetivo desse estudo é comparar ecologicamente a anatomia da madeira de *R. grandis* ocorrente em Floresta Atlântica e Amazônica. A caracterização anatômica baseou-se em coleta feita na Floresta Atlântica e dados de literatura para a Floresta Amazônica, seguindo o protocolo da IAWA. As principais diferenças observadas foram: presença de camadas de crescimento, menor diâmetro tangencial e maiores frequência e comprimento dos vasos e raios mais robustos na Floresta Atlântica em detrimento de camadas de crescimento ausentes, vasos de maior diâmetro tangencial e menor frequência e comprimento na Floresta Amazônica. Maior índice de condutividade hídrica e maior vulnerabilidade à embolismos foram observados para *R. grandis* em Floresta Amazônica. Os resultados obtidos evidenciam caracteres plásticos associados ao transporte hídrico em função das distintas condições ambientais.

PALAVRAS-CHAVE

Anatomia da madeira, Floresta tropical, Hidráulica, *Richeria grandis*.

ECOLOGICAL WOOD ANATOMY OF *Richeria grandis* VAHL (PHYLLANTHACEAE) OF ATLANTIC AND AMAZONIAN FORESTS

ABSTRACT

The species *Richeria grandis* is a tree of great neotropical geographic distribution, occurring in four Brazilian biomes through 22 states. The objective of this study is to compare the anatomy of *R. grandis* wood in Atlantic and Amazonian forests. The anatomical characterization was based on collections made in the Atlantic Forest and literature data for the Amazon Forest, following the IAWA protocol. The main differences observed were: presence of growth rings, smaller tangential diameter and greater frequency and length of vessels and more robust rays in the Atlantic Forest, to the detriment of absent growth rings, vessels with greater tangential diameter and lower frequency and length in the Amazonian Forest. A higher water conductivity index and greater vulnerability to embolism were observed for *R. grandis* in the Amazon Forest. The results obtained evidenced plastic traits associated with water transport in function of the different environmental conditions.

KEYWORDS

Wood anatomy, Hidraulic, Tropical forest, *Richeria grandis*.

INTRODUÇÃO

A família Phyllanthaceae foi recentemente desmembrada de Euphorbiaceae *s.l.* (APG 2003) em função desta última não ser considerada um grupo monofilético por evidências moleculares (Chase 1993). Possui aproximadamente 2.000 espécies organizadas em 59 gêneros entre ervas, arbustos e árvores com distribuição em todo o globo (Samuel *et al.* 2005). Seus representantes são desprovidos de látex, têm gineceu com lóculos biovulados, frutos capsulares e sementes sem carúncula (Silva e Sales 2007), o que os diferencia de Euphorbiaceae (Martins e Lima 2011).

Na região Neotropical é composta por 19 gêneros e cerca de 1.168 espécies assim distribuídas: *Amanoa* Aubl. (13 spp.), *Andrachne* L. (1 sp.), *Astrocasia* B.L. Rob. & Greenm. (6 spp.), *Breynia* G. & F. Forster (30 spp.), *Celianella* Jablonski (1 sp.), *Chascotheca* Urban (2 spp.), *Chonecentrum* Pierre ex Pax & Hoffmann (1 sp.), *Didymocistus* Kuhl. (1 sp.), *Discocarpus* Klotzsch (4 spp.), *Flueggea* Willd.

(13 spp.), *Gonatogyne* Muell. Arg. (1 sp.), *Hieronyma* Allemão (20 spp.), *Jablonskia* Webster (1 sp.), *Leptopus* Descaine (10 spp.), *Margaritaria* L.f. (14 spp.), *Meineckia* Baillon (20 spp.), *Phyllanthus* L. (1.000 spp.), *Richeria* Vahl (5 spp.) e *Savia* Willd. (25 spp.) (Silva 2009). Estudo filogenético baseado na análise de sequências de DNA cloroplastidial de 10 tribos e 51 gêneros atribuídos a Phyllanthaceae e linhagens biovuladas de Euphorbiaceae lato sensu evidenciou que *Richeria* compõe um clado juntamente com os gêneros *Aporosa*, *Baccaurea* e *Maesobotrya* (Wurdack *et al.* 2004).

As espécies de *Richeria* estão distribuídas nas Américas, mas apenas *R. grandis* Vahl é amplamente distribuída em mata ciliar do Neotrópico (Silva 2009). No Brasil, é registrada a ocorrência de *R. dressleri* Webster, restrita ao noroeste da Amazônia, e *R. grandis* (Secco *et al.* 2015), de ampla distribuição geográfica nos domínios fitogeográficos da Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Dos 26 estados nacionais, não tem registro de ocorrência em apenas quatro (RS, PI, RN e PA). Habita diferentes tipos de vegetação, dentre as quais as florestas de Igapó, de Terra Firme, de Várzea, Ombrófila Densa, de Galeria, o Cerrado e a Restinga. É caracterizada como uma planta nativa, não endêmica do Brasil que possui hábitos arbustivo ou arbóreo, sendo conhecida popularmente como margonçalo-de-várzea (Secco *et al.* 2015).

A caracterização anatômica das madeiras de Euphorbiaceae lato sensu é amplamente tratada na literatura científica. Trabalhos de cunho sistemático ou ecológico realizados exclusivamente com representantes da flora brasileira descreveram a anatomia do lenho de espécies dos gêneros *Alchornea* Sw., *Croton* L., *Hieronyma* Allemão, *Joannesia* Vell., *Mabea* Aubl., *Maprounea* Aubl., *Pachystroma* Müll. Arg., *Pera* Mutis, *Pogonophora* Miers ex Benth., *Sapium* Jacq., *Sebastiania* Spreng. e *Senefeldera* Mart. (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000); *Alchornea* e *Pera* (Barros *et al.* 2006), *Sebastiania* (Cosmo *et al.* 2010); *Bernardina* Baldo, *Colliguaya* Rehb., *Croton*, *Euphorbia* L., *Gymnanthes* Sw., *Hieronyma*, *Phyllanthus* L., *Sapium* e *Sebastiania* (Siegloch *et al.* 2013); *Bernardina*, *Croton*, *Euphorbia* e *Sapium* (Siegloch 2014).

Estudos anatômicos de maior amplitude sobre as madeiras de espécies contidas na antiga circunscrição de Euphorbiaceae foram realizados por Westra e Koek-Noorman (2004), em forma de um atlas a partir de um inventário de 393 espécies realizado na coleção do Nationaal Herbarium of Nederland, e por Mennega (2005), que complementa o estudo anterior com a adição de mais 34 gêneros e 82 espécies de Euphorbiaceae de diferentes floras do mundo. *Richeria* é representado apenas no primeiro estudo pelas espécies *R. racemosa* (Poepp.) Pax & K. Hoffm. e *R. submembranacea* Steyererm. (sinonímias de *R.*

grandis), provenientes do Brasil e Peru, respectivamente, por meio da seção transversal do lenho (Westra e Koek-Noorman 2004). Anéis de crescimento raramente expressivos demarcados por espessamento de fibras, tendência de distribuição radial dos vasos, vasos múltiplos com frequência de 5 a 150 por mm², parênquima axial em linhas e raios numerosos e 1-2 seriados são tidas como atributos que caracterizam a madeira de suas espécies (Westra e Koek-Noorman 2004). Uma descrição mais detalhada da anatomia da madeira de *R. grandis* é apresentada por Détienne e Jacquet (1983) no atlas de madeiras da Amazônia, cujos dados estão disponíveis e referenciados na base de dados InsideWood (InsideWood 2004).

A partir do exposto, constata-se que os aspectos ecológicos da madeira de *Richeria grandis* ainda são pouco conhecidos em função da sua ampla distribuição geográfica no país e da ausência de estudos comparativos que envolvam a anatomia ecológica da madeira dessa espécie. O presente estudo visa comparar anatomicamente a estrutura da madeira de *R. grandis* ocorrente em Floresta Atlântica e Floresta Amazônica.

MATERIAL E MÉTODOS

A espécie estudada (*Richeria grandis* - Phyllanthaceae) foi coletada em um remanescente de Floresta Atlântica, subformação Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, localizado no município de Balneário Barra do Sul (coordenadas 26°25' S e 48°38' W), Santa Catarina, região sul do Brasil. A região apresenta clima Cfa na classificação de Köppen, caracterizado como mesotérmico, com verão quente e sem estação seca definida. A temperatura média anual é de 21°C, com média mínima de 17 °C e média máxima de 25 °C. A precipitação média anual é de 1.759 mm. No estado de Santa Catarina não estação seca definida, apesar do outono ser comumente menos chuvoso que as demais estações. O material tomado como base de comparação é procedente da Floresta Amazônica, formação de Várzea, e foi descrito por Détiene e Jacquet (1983) e complementado na base de dados InsideWood. A Floresta Amazônica apresenta clima Am-Af na classificação de Köppen (clima tropical úmido e superúmido, respectivamente), temperatura média anual entre 24 e 26°C e pluviosidade média anual 2.300 mm (INPE 2017). Trabalho de variabilidade climática da região amazônica mostra, para o período compreendido entre 1980-1985, um regime de chuvas equivalente a aproximadamente 2.000 mm anuais e temperatura média anual de 26,12°C (Franca e Mendonça 2016), o que reflete uma condição climática similar ao período de realização das coletas feitas em Floresta Atlântica.

Amostra de madeira de caule foi coletada à altura do peito do tronco de indivíduos arbóreos com média de 8 m de altura e 23 cm de diâmetro (DAP). As coletas foram incluídas na coleção de referência da Xiloteca JOIw (Melo Júnior *et al.* 2014). Corpos de prova, retirados próximos ao câmbio vascular para evitar a juvenildade do lenho, com aresta de 2 cm foram amolecidos por cozimento em água glicerizada e seccionados em micrótomo de deslize Zeiss nos planos transversal, longitudinal radial e longitudinal tangencial com espessura de 15 μm (Sass 1951). Os cortes foram clarificados em hipoclorito de sódio, lavados em água destilada, corados com safranina aquosa, desidratados em série etílica crescente (Kraus e Arduin 1997) e montados em resina sintética do tipo verniz vitral (Paiva *et al.* 2006). Material dissociado foi obtido pela imersão da madeira em solução de Franklin modificada e aquecida em estufa a 60 °C (Kraus e Arduin 1997). A caracterização anatômica foi baseada, em grande parte, na terminologia da IAWA Committee (IAWA 1989). Atributos quantitativos do lenho como: comprimento e diâmetro tangencial dos vasos (μm), tamanho das pontoações intervasculares (μm), comprimento e espessura da parede das fibras (μm), altura e largura dos raios (μm) foram mensurados com $n = 30$. As microfotografias foram capturadas com fotomicroscópio Olympus CX-31. As mensurações foram feitas por meio do software Dino Eye 2.0.

Para todos os atributos quantitativos da madeira foram calculados as médias e os respectivos desvios-padrão. Índices ecológicos foram calculados para a caracterização hidráulica da madeira de *R. grandis*, tais como o índice de condutividade (IC) = $(r)^4/F$ (raio médio dos elementos de vasos na quarta potência dividido pela frequência média dos vasos) (Zimmermann 1983), o índice de vulnerabilidade (IV) = D/F (diâmetro tangencial médio dos vasos dividido pela frequência média dos vasos), o índice de Colapso (ICo) = E_p/D (Espessura da parede contígua do vaso dividido pelo diâmetro tangencial do vaso) (Hacke *et al.* 2001) e o de mesomorfia (IM) = $IV \times C$ (índice de vulnerabilidade multiplicado pelo comprimento médio dos elementos de vaso) (Carlquist 1977, 2001).

RESULTADOS

A anatomia da madeira de *Richeria grandis* com distribuição na Floresta Atlântica do estado de Santa Catarina possui como características marcantes as camadas de crescimento demarcadas por poucas camadas de fibras radialmente achatadas e de paredes pouco espessadas e pouco evidentes, a presença de vasos múltiplos radiais (2-7), o parênquima axial reticulado em linhas unisseriadas, fibras com paredes muito espessas e raios com células perfuradas. Na anatomia

da madeira de *R. grandis* da Floresta Amazônica se destacam as camadas de crescimento ausentes ou indistintas, vasos simples ou múltiplos radiais (2-3), parênquima axial difuso em agregados, fibras com paredes muito espessas e células perfuradas de raio. A Tabela I apresenta de forma comparada as características anatômicas quali-quantitativas de *R. grandis* para os dois ambientes de ocorrência da espécie considerados neste estudo. As Figs. 1 e 2 ilustram a anatomia descrita. Maior condutividade hidráulica e vulnerabilidade ao embolismo foram verificadas no espécime da Floresta Amazônica, assim como maior tendência à mesomorfia (Tabela II).

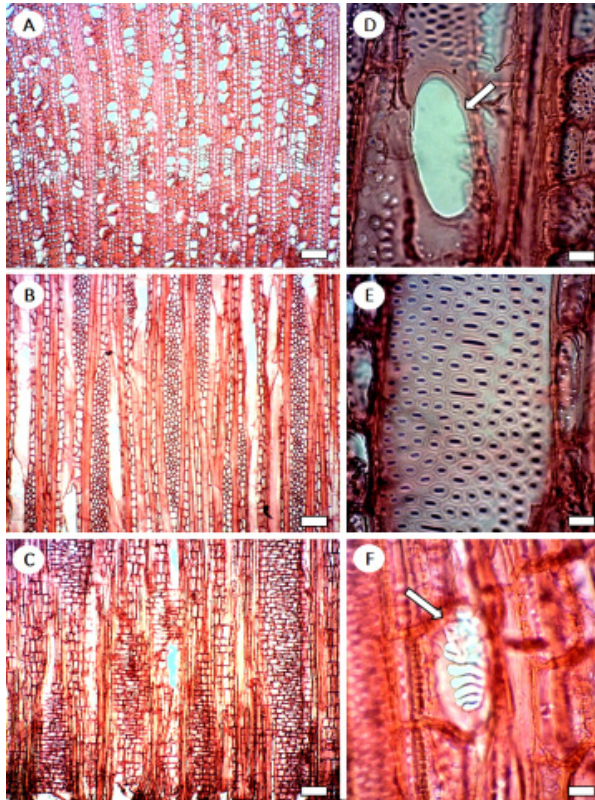


Fig. 1. Anatomia da madeira de *Richeria grandis* (Phyllanthaceae). A. porosidade difusa em secção transversal. B. raios multisseriados em secção longitudinal tangencial. C. raio heterogêneo compostos por células procumbentes, eretas e quadradas em secção longitudinal radial. D. placa de perfuração simples (seta). E. pontoação intervascular alternada e poligonal. F: célula perfurada de raio com perfuração escalariforme (seta). Barras de escala: A-C = 200 μm e D-F = 20 μm .

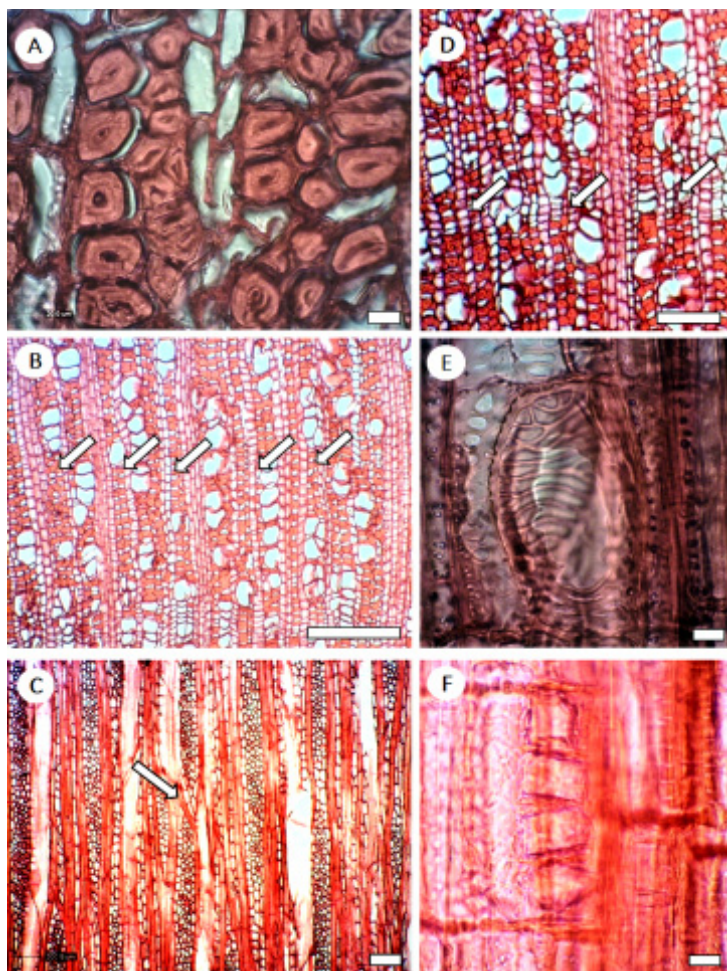


Fig. 2. Anatomia da madeira de *Richeria grandis* (Phyllanthaceae). A. fibras com paredes muito espessas em secção transversal. B. parênquima axial reticulado em linhas unisseriadas em secção transversal. C. raio agregado (seta) em secção longitudinal tangencial. D. camada de crescimento (setas). E. célula perfurada de raio com perfuração reticulada. F. cristais prismáticos em células do parênquima axial. Barras de escala: A-C = 200 μm e D-F = 20 μm .

Tabela I. Características anatômicas da madeira de *Richeria grandis* (Phyllanthaceae) de Floresta Atlântica e Floresta Amazônica e respectivos índices de condutividade, vulnerabilidade hidráulica, colapso e mesomorfia do xilema.

Características	Ambiente	
	Floresta Atlântica	Floresta Amazônica*
Camadas de crescimento	Pouco distintas, demarcadas por poucas camadas de fibras radialmente achatadas e de paredes pouco espessadas.	Indistintas ou ausentes
Vasos		
Porosidade	Difusa	Difusa
Arranjo	Difuso	**
Agrupamento	Múltiplos radiais 2-7, racemiformes e raros solitários.	Solitários e múltiplos radiais 2-3
Diâmetro tangencial (μm)	26,14 (33,82 \pm 8,64)	110 - 150
Frequência (n./mm ²)	12 (27,14 \pm 4,63)	15 - 20
Comprimento (μm)	962,12 (1.252,78 \pm 199,53) 1.689,56	> 800
Placa de perfuração	Simple e oblíquas	Simple
Pontoção intervascular	Alternas, poligonais, médias, (8,26 μm \pm 0,52)	8 - 11
Pontoção radio-vascular	Com bordas reduzidas a aparentemente simples, horizontais (escalariforme).	Com bordas reduzidas a aparentemente simples, horizontais (escalariforme) a verticais.
Fibra		
Fibra septada	Ausente	Ausente
Comprimento (μm)	1.545,63 (2.320,22 \pm 493,52) 3.198,31	> 1.600
Espessura da parede (μm)	2,17 (2,98 \pm 0,38)	**
Parede	Muito espessa	Muito espessa
Pontoção	Areolada	Com bordas distintas

Tabela I. Continuação.

Características	Ambiente	
	Floresta Atlântica	Floresta Amazônica*
Parênquima axial	Reticulado em linhas unisseriadas	Difuso em agregados
Série fusiforme	Mais de 8 células	6 - 8
Raio		
Composição	Heterogêneo, formado por células procumbentes, eretas e quadradas misturadas	Heterogêneo, com corpo formado por células procumbentes e camada marginal de células eretas e quadradas
Altura (n. de células)	33 (72 ± 31,07) 115	**
Altura (µm)	914,07 (1.318,02 ± 168,41) 1.738,76	**
Largura (n. de células)	Multisseriado 1 (5) 7	Multisseriado 1 - 4
Largura (µm)	22,08 (40,15 ± 5,96) 61,09	**
Raio agregados	Presentes	Ausentes
Células perfuradas de raio	Presentes com perfuração reticulada	Presentes
Cristais prismáticos	Séries curtas presentes em células subdivididas do parênquima axial	Cristais em células do raio e do parênquima axial

*dados gerados a partir da descrição de Détiene e Jacquet (1983), **dados não informados. Legenda: valor mínimo (média ± desvio-padrão) valor máximo.

Tabela II. Índices de condutividade, vulnerabilidade hidráulica, colapso e mesomorfia do xilema da madeira de *Richeria grandis* (Phyllanthaceae) de Floresta Atlântica e Floresta Amazônica.

Características	Ambiente	
	Floresta Atlântica	Floresta Amazônica
Condutividade	3.012,76	1.020.035,71
Vulnerabilidade	0,62	3,71
Colapso	0,40	-
Mesomorfia	776	2968

DISCUSSÃO

A estrutura anatômica do lenho de *R. grandis* ocorrente nos ambientes florestais da Amazônia e da Mata Atlântica evidenciaram características próprias da Família Phyllantaceae (Denardi 2013). Porém, as diferenças estruturais marcantes na arquitetura do xilema entre os dois biomas, como a presença ou a ausência da camada de crescimento, a frequência e o diâmetro dos vasos, a distribuição do parênquima axial e a largura dos raios, podem ser indicadoras de adaptações anatômicas às diferentes variáveis ambientais que mais exercem influência nos ambientes de desenvolvimento da espécie, tais quais a temperatura e a pluviosidade.

As camadas de crescimento são resultantes da influência da sazonalidade climática sobre a atividade do câmbio vascular (Dickison 2000) e, embora a sua formação não seja comum para a maioria das espécies tropicais (Alves e Angyalossy-Alfonso 2000) em razão da menor variação nos climas tropicais, algumas espécies formam camadas de crescimento demarcadas por zonas fibrosas, espessamento da parede radial das fibras, parênquima marginal, variação no diâmetro dos vasos e achatamento radial das fibras (Aizim e Okada 2014), sendo este último marcador encontrado em *R. grandis* de Floresta Atlântica. Por outro lado, a ausência de camadas de crescimento em *R. grandis* de Floresta Amazônica corrobora a relação negativa relacionada à ambientes superúmidos encontrada por Alves e Angyalossy-Alfonso (2000).

Diversos autores têm demonstrado a existência de um *trade-off* entre segurança e eficiência no transporte hídrico, levando em consideração as características dos vasos (Baas 1982, Carlquist 1975, Baas e Carlquist 1985, Carlquist e Hoekman 1985). Vasos de maior diâmetro são mais eficientes no transporte, no entanto, apresentam menor segurança, pois são mais vulneráveis à formação de embolismos por cavitação, os quais provocam quebra da coesão da coluna de água sob forte pressão negativa. Já, vasos de menor diâmetro são mais seguros, pois geralmente estão presentes em maior frequência fazendo com que os embolismos não incapacitem o sistema de condução. Além disso, a força de tensão dentro dos vasos menores é maior que nos vasos maiores, reduzindo o risco de embolismos (Zimmermann 1983). Esse *trade-off* explica a tendência geral de encontrarmos vasos com diâmetro e comprimento menor com a diminuição da disponibilidade hídrica (Carlquist 1966, 1977, Carlquist e Hoekman 1985), o que pode estar relacionado diretamente à diferença no regime de chuvas dos ambientes aqui tratados.

A presença de parênquima axial é constante nas espécies de Euphorbiaceae *lato sensu*, com predomínio do parênquima apotraqueal reticulado, como o aqui observado, e do padrão difuso em agregado (Mennega 2005). Muito embora, o parênquima axial contribua com a ascensão longitudinal da água, tipos primitivos de parênquima axial nas madeiras das angiospermas apresentam forte correlação com elementos de vasos igualmente primitivos, como elementos de com placas de perfuração oblíquas e de elevado comprimento (Dickison 2000), como o observado na madeira de *R. grandis*.

Embora não haja consenso em relação à funcionalidade ecológica dos raios parenquimáticos do xilema secundário, para alguns autores a largura dos raios está relacionada à disponibilidade hídrica dos ambientes em que as plantas se desenvolvem (Luchi 2004, Luchi *et al.* 2005, Bosio *et al.* 2010). Assim, em ambientes com menor disponibilidade hídrica no solo é observada a formação de raios unisseriados (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002), tendência oposta ao encontrado em *R. grandis*. Raios com maior largura, como os encontrados em *R. grandis* de Floresta Atlântica, são encontrados com mais facilidade em regiões que apresentam sazonalidade climática e estão ligados a eficiência no transporte radial do floema para o xilema (Alves e Angyalossy-Alfonso 2002) potencializando o fornecimento de metabólitos para o câmbio vascular no início do período de maior atividade (Dória 2014).

As similaridades anatômicas observadas na madeira de *R. grandis* de Floresta Atlântica e Amazônica correspondem, de forma geral, aos caracteres estruturais do lenho das Euphorbiaceae *lato sensu* espécies (Westra e Koek-Noorman 2004). Em Phyllanthaceae, sua nova circunscrição, características como vasos de pequeno diâmetro dispostos em múltiplo radiais observadas em *Phyllanthus sellowianus* Müll. Arg. (Denardi *et al.* 2013) também se configuram como convergências estruturais. Dentre as características que não mostraram variação, destacam-se as células perfuradas de raio e a presença de cristais.

Células perfuradas de raio são uma característica frequente em Euphorbiaceae, família da qual se derivou Phyllanthaceae (Mennega 2005). Esse tipo de célula tem sido descrito por diversos autores, para vários táxons, tais como *Tetrorchidium rubrivenium* Poepp. (Euphorbiaceae) (León e Chavarri 2006), *Maprounea guianensis* Aubl. (Euphorbiaceae) e *Phyllanthus salvifolius* Kunth (Phyllanthaceae) (Chavarri e León 2006). Botosso e Gomes (1982) observaram séries de células perfuradas de raio e de conexões radiais curtas entre dois segmentos de vaso em Annonaceae. Ceccantini e Angyalossy-Afonso (2000) observaram-nas em *Bathysa meridionalis* L.B. Sm. & Downs (Rubiaceae), nas camadas de células quadradas e eretas. Ocorrem ainda em *Tabebuia cassinoides*

(Lam.) DC. (Bignoniaceae) (Kuniyoshi 1993) e em *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae) (Ceccantini 1996). Joffily *et al.* (2007) relatam a ocorrência de células perfuradas de raio em nove espécies de *Maytenus* Molina (Celastraceae), presentes inclusive na raiz de *M. brasiliensis* Mart. e *M. obtusifolia* Mart., e sugerem que esta característica tenha valor taxonômico para o gênero.

A implicação fisiológica desta estrutura ainda é discutida, mas acredita-se que as células perfuradas de raio podem representar um aumento no transporte da água no sentido tangencial e proporcionar maior interação entre vasos e raios. Além disso, o contato de duas células perfuradas ou mais em um mesmo vaso podem formar um contínuo de vasos ao longo do xilema, o que aumentaria a eficiência na condução hídrica (Cosmo *et al.* 2010).

A ocorrência de cristais pode ter valor diagnóstico para alguns grupos vegetais, principalmente de espécies lenhosas (IAWA Committee 1989) e é relatado como um atributo comum para espécies brasileiras (Angyalossy *et al.* 2005). Sugere-se que esta característica pode estar relacionada ao estresse hídrico ambiental (Marcatti e Angyalossy 2005), servir como reserva de substâncias a serem incorporadas no ciclo metabólico da planta quando necessário (Metcalf e Chalk 1989) e funcionar como defesa contra herbivoria (Nakata 2003).

As relações de transporte hídrico no xilema, considerando a resistência ao fluxo de água e a vulnerabilidade dos vasos, são mediadas pela arquitetura hidráulica desse tecido secundário (Marques *et al.* 2012). Plantas são capazes de transportar água à grandes alturas em razão da pressão negativa a qual a seiva está sujeita dentro dos vasos condutores (Holbrook *et al.* 1995). Porém, as plantas enfrentam continuamente problemas no transporte como a cavitação e o embolismo, os quais podem comprometer o fornecimento de água em locais de trocas gasosas, provocando a morte de ramos ou até mesmo atingir níveis de letalidade da árvore (Choat *et al.* 2012). Os índices de vulnerabilidade e mesomorfia desenvolvidos por Carlquist (1977) demonstram relações entre os vasos e o ambiente, sendo, para o índice de vulnerabilidade valores abaixo de 1, indicadores de que a planta apresenta segurança no transporte hídrico e é menos susceptível à cavitação em altas pressões negativas. Sendo assim, a menor chance de interrupção do fluxo de água no xilema ocorre nas árvores de *R. grandis* do ambiente atlântico. Embora *R. grandis* tenha apresentado valores superiores a 1 em ambas as florestas, a maior vulnerabilidade no transporte está associada à Floresta Amazônica. Para o índice de mesomorfia, que demonstra o quanto uma planta é xeromórfica, os elevados valores obtidos para *R. grandis* indicam a condição de mesomorfia para essa espécie. Desta forma, é possível

inferir que as condições climáticas da Floresta Amazônica, especialmente o maior regime de chuvas, favorece o desenvolvimento de uma arquitetura hidráulica do xilema mais pujante e capaz de elevar, potencialmente, o volume de seiva a ser transportado neste sistema.

Em síntese, pode-se afirmar que muitas características anatômicas da madeira de *R. grandis* permaneceram constantes entre os ambientes florestais apesar das condições físico-climáticas diferirem muito entre eles, o que mostra a grande homogeneidade estrutural do lenho dessa espécie. Em contrapartida, algumas características mostraram grande variação e, por conseguinte, o potencial plástico associado, principalmente, à eficiência na condução hídrica do xilema, demonstrada pelo elevado índice de condutividade obtido para o ambiente amazônico quando comprado ao atlântico.

REFERÊNCIAS

- Aizim, A.A.A. and N. Okada. 2014. Occurrence and anatomical features of growth rings in tropical rainforest trees in Peninsular Malaysia: a preliminary study. *Tropics* 23: 15-31.
- Alves, E.S. and V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. I: Growth rings and vessels. *IAWA J.* 21: 3-30.
- Alves, E.S. and V. Angyalossy-Alfonso. 2002. Ecological trends in wood anatomy of some Brazilian species. II: Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA J.* 23: 391-418.
- Angyalossy-Alfonso, V., E. Amano and E.S. Alves. 2005. Madeiras utilizadas na fabricação de arcos de instrumentos de corda: aspectos anatômicos. *Acta Bot. Bras.* 19: 819-834.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436.
- Baas, P. and S. Carlquist. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA Bull.* 6: 349-353.
- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic and ecological wood anatomy - history and perspectives. *In*: Baas, P. (Ed.). *New perspectives in wood anatomy*. The Hague: Martinus Nijhoff Publishers. Amsterdam, Netherlands. 252 p.

- Barros, C.F., M.L. Marcon-Ferreira, C.H. Callado, H.R.P. Lima, M. Cunha, O. Marquete e C.G Costa. 2006. Tendências ecológicas na anatomia da madeira de 30 espécies da comunidade arbórea da Reserva Biológica de Poço das Antas. *Rodriguésia* 57: 443-460.
- Bosio, F., P. Soffiatti and M.R.T. Boeger. 2010. Ecological wood anatomy of *Miconia sellowiana* (Melastomataceae) in three vegetation types of Paraná state, Brazil. *IAWA J.* 31: 179-190.
- Botosso, P.C. and A.V. Gomes. 1982. Radial vessel and series of perforated rays cells in Annonaceae. *IAWA Bull.* 3: 103-182.
- Carlquist, S. 1966. Wood anatomy of Compositae: a summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso* 6: 25-44.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies in xylem evolution. University of California Press. Berkeley, USA. 245 p.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Am. J. Bot.* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer. New York, USA. 379 p.
- Carlquist, S. and D.A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern California flora. *IAWA Bull.* 6: 319-348.
- Ceccantini, G. 1996. Anatomia ecológica do lenho de espécies de cerrado e mata: *Casearia sylvestris* Sw. e *Machaerium villosum* Vog. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 105 p.
- Ceccantini, G.C.T. and V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Perforated ray cells in *Bathysa meridionalis* (Rubiaceae). *IAWA J.* 21: 77-82.
- Chase, M.W. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528-580.
- Choat, B., S. Jansen, T.J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S.J. Bucci, T.S. Feild, S.M. Gleason, U.G. Hacke, A.L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martínez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P.J. Mitchell, A.

- Nardini, J. Pittermann, B. Pratt, J.S. Sperry, M. Westoby, I. Wright and A.E. Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491:752–755.
- Cosmo, N.L., A.C. Nogueira, J.G. Lima e Y.S. Kuniyoshi. 2010. Morfologia de fruto, semente e plântula de *Sebastiania commersoniana*, Euphorbiaceae. *Floresta* 40: 419-428.
- Denardi, L., R. Trevisan, E.R. Perrando, F.J. Sutili, T. Baldin e J.N.C. Marchiori. 2013. Anatomia da madeira de *Phyllanthus sellowianus* Müll. Arg. (Phyllanthaceae). *Cienc. Florest.* 23: 503-509.
- Détienne, P. et P. Jacquet. 1983. Atlas d'identification de bois de l'amazonie et des régions voisines. Centre Technique Forestier Tropical. Nogent-sur-Marne, France. 640 p.
- Dickison, W.C. 2000. Integrative plant anatomy. Academy Press. California, USA. 533 p.
- Dória, L.C. 2014. Anatomia comparada do lenho de *Tabebuia aurea* (Bignoniaceae) e *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) que ocorrem no cerrado e na caatinga. Dissertação de Mestrado. Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. Botucatu, Brasil. 116 p.
- Hacke, U.G., J. Sperry, W. Pockman, S.D. Davis and K.A. McCullow. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecol.* 126: 457-461.
- Holbrook, N.M., M.J. Burns and C.B. Field. 1995. Negative xylem pressures in plants: a test of the balancing pressure technique. *Science* 270: 1193-1194.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* 10: 219-332.
- INPE - Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (17 de fevereiro de 2017). Clima [on line]. <http://climanalise.cptec.inpe.br/~reclimanl/boletim/cliesp10a/fish.html>.
- InsideWood (17 de fevereiro de 2017). The insidewood database. [on line]. <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>.

- Joffily, A., D.F. Domingues and R.C. Vieira. 2007. Perforated ray cells in the root and stem of *Maytenus* (Celastraceae-Celastraceae). IAWA J. 28: 311-314.
- Kraus, J.E. e M. Arduin. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR. Rio de Janeiro, Brasil. 198 p.
- Kuniyoshi, Y.S. 1993. Aspectos morfo-anatômicos do caule, raiz e folha de *Tabebuia cassinoides* (Lam.) DC. (Bignoniaceae) em diferentes fases sucessionais no litoral do Paraná. Tese de Doutorado. Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Brasil. 131 p.
- Luchi, A.E., L.C.P. Silva e M.A. Moraes. 2005. Anatomia comparada do lenho de *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart. em áreas de cerrado e de plantação de *Pinus elliottii* Engelm. Rev. Bras. Bot. 28: 809-820.
- Luchi, A.E. 2004. Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. Rev. Bras. Bot. 27: 271-280.
- Marques, P.A., C.H. Callado, C.F. Barros and C.G. Costa. 2012. Variação intraespecífica do lenho de *Eugenia uniflora* L. em duas diferentes fitofisionomias do complexo vegetacional Atlântico. Floram. 19: 483-496.
- Marcati, C.R. e V. Angyalossy-Alfonso. 2005. Seasonal presence of acircular calcium oxalate crystals in the cambial zone of *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae). IAWA J. 26: 93-98.
- Martins, E.R. e L.R. Lima. 2011. Sinopse do gênero *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) do Estado de São Paulo. Hoehnea 38: 123-133.
- Melo Júnior, J.C.F., M.W. Amorim e E.R. Silveira. 2014. A xiloteca (coleção Joinvillea - JOIw) da Universidade da Região de Joinville. Rodriguésia. 65: 1.057-1.060.
- Mennega, A.M.W. 2005. Wood anatomy of the subfamily Euphorbioideae. A comparison with subfamilies Crotonoideae and Acalyphoideae and the implications for the circumscription of the Euphorbiaceae. IAWA J. 26: 1-68.
- Metcalf, C.R. and L. Chalck. 1989. Anatomy of the dicotyledons. 2nd ed. Oxford Science Publications. Oxford, England. 1988 p.
- Nakata, P.A. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plant. Plant Sci. 164: 901-909.

- Paiva, J.G.A., S.M. Fank-de-Carvalho, M.P. Magalhães e D. Graciano-Ribeiro. 2006. Verniz vitral incolor 500: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Bot. Bras.* 20: 257-264.
- Samuel, R., H. Kathriarachchi, P. Hoffmann, M.H.J. Barfuss, K.J. Wurdack, C.C. Davis and M.W. Chase. 2005. Molecular phylogenetics of Phyllanthaceae: evidence from plastid *MATK* and nuclear *PHYC* sequences. *Am. J. Bot.* 92: 132-141.
- Sass, J.E. 1951. *Botanical microtechnique*. 2nd ed. Iowa State College Press. Ames, USA. 228 p.
- Siegloch, A.M. 2014. Anatomia do lenho de espécies de Euphorbiaceae nativas e cultivadas no Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado. Santa Maria, RS: Engenharia Florestal, Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria, Brasil. 100 p.
- Secco, R., I. Cordeiro, E.R. Martins e D. Zappi (20 de fevereiro de 2017). Phyllanthaceae. *In*: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. [on line]. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB38579>
- Siegloch, A.M., J.N.C. Marchiori e S.R. Santos. 2013. Anatomia da madeira de dezesseis espécies de Euphorbiaceae lato sensu, com base na análise de agrupamento de caracteres anatômicos. *Balduinia* 40: 09-17.
- Silva, M.J. (20 de fevereiro de 2017). Neotropical Phyllanthaceae. *In*: Milliken, W., B. Klitgård and A. Baracat. Neotropikey-Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. 2009. [on line]. <http://www.kew.org/neotropikey/Phyllanthaceae.htm>.
- Silva, M.J. e M.F. Sales. 2007. *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) em Pernambuco, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 21: 79-98.
- Westra, L.Y.T. and J. Koek-Noorman. 2004. Wood atlas of the Euphorbiaceae s.l. *IAWA J.* 4: 1-110.
- Wurdack, K.J., P. Hoffmann, R. Samuel, A. Bruijn, M. Bank and M.W. Chase. 2004. Molecular phylogenetic analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae pro parte, Euphorbiaceae *sensu lato*) using plastid *rbcL* DNA sequences. *Am. J. Bot.* 91: 1882-1900.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 257 p.