

ÁRVORES TROPICAIS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS: ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS MORFOANATÔMICAS DA ESPÉCIE *Myrsine coriacea*

Peter Ferraz Caon; Bárbara de Oliveira Ramaldes; Maria Eduarda Capacia Leandro; Letícia Lima Muniz Maia; Paulo Cezar Cavatte.

Universidade Federal do Espírito Santo – UFES (Campus Alegre), Alto Universitário, S/N - Guararema - 29500-000 - Alegre - ES, Brasil, Laboratório de Botânica, Centro de Ciências Exatas, Naturais e da Saúde, Universidade Federal do Espírito Santo; ferrazcaonpeter@gmail.com, barbara.ramaldes@gmail.com, maria.leandro@ufes.edu.br, leticialmmaia@gmail.com, paulo.cavatte@ufes.com.br.

Resumo

O atual cenário climático tem gerado incertezas sobre as respostas das espécies vegetais, já que a rapidez das mudanças pode dificultar a capacidade das plantas responderem às pressões ambientais. Assim, objetivou-se investigar estratégias adaptativas na morfoanatomia de estômatos e do xilema em *Myrsine coriacea* (Primulaceae), espécie tropical modelo pela sua ampla distribuição. Para isso, estabeleceu-se um jardim comum com plantas de quatro populações nativas, oriundas de um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica (657-2019 m). Variações estomáticas ocorreram apenas nas populações de menor altitude, sugerindo estratégias distintas em relação às demais. Apesar disso, não houve diferença na capacidade de condutância e trocas gasosas. Na anatomia do xilema, apenas a população de 2019 m diferenciou, possivelmente influenciando a eficiência hidráulica. Ajustes de regressão indicaram efeito direcional do gradiente de altitude sobre a maioria das características analisadas. Populações de diferentes altitudes podem ter respostas diferenciada às pressões ambientais, levando à vulnerabilidade desigual frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Adaptação. Anatomia vegetal. Gradiente de altitude. Jardim comum. Temperatura.

Área do Conhecimento: Ciências Biológicas > Botânica

Introdução

A rapidez das mudanças climáticas relacionadas ao aquecimento global dificulta processos evolutivos e adaptativos naturais (Barnosky *et al.*, 2011), podendo levar as espécies a migrarem para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas mais próximas da condição natural (Malhi *et al.*, 2010). Nesse cenário, destaca-se estudos em gradientes altitudinais para avaliar a capacidade de sobrevivência de uma espécie vegetal, em função da plasticidade fenotípica e/ou de alelos adaptativos, impulsionada pela filtragem climática (Pigliucci, 2001). Existem limitações para estudos que visam identificar respostas adaptativas em plantas decorrentes das mudanças climáticas utilizando condições naturais em gradientes de altitude, o que pode ser superado com experimentos em jardim comum. Este modelo permite estudar a interação entre a expressão gênica e o ambiente (Berend; Haynes; Mackenzie, 2019), bem como identificar e distinguir a expressão de estratégias adaptativas (McDonough; Primack; Miller-Rushing, 2018).

O efeito da altitude sobre a vegetação é resultado de diversos fatores que variam ao longo do gradiente (McCain; Grytnes, 2010), afetando vários processos fisiológicos (Wang *et al.*, 2017). Diante dessas variações, as plantas têm o potencial de ajustar características estomáticas de curto e de longo prazo (e.g. condutância e densidade estomática; Caldera *et al.*, 2017; Franks *et al.*, 2017), visando melhor eficiência hídrica. Em resposta à altitude, temperatura e umidade, o xilema também pode alterar tamanho e número dos vasos (Hacke *et al.*, 2006) para manter a condutância hidráulica (García-Cervigón *et al.*, 2020). Assim, análises anatômicas estomáticas e no feixe vascular de folhas ao longo de um gradiente de altitude fazem-se relevantes.

A espécie arbórea *Myrsine coriacea* (Sw.) R. Br. ex Roem & Schult (Primulaceae) é pantropical, dioica e nativa da Floresta Atlântica (Otegui, 1998). No Brasil, indivíduos da espécie podem ser encontrados em diversas formações florestais (Carrijo *et al.*, 2017), sendo uma das poucas espécies

que colonizam desde áreas de restinga a campos de altitude (Carvalho, 2003). Recentemente, Pereira *et al.* (2022) observaram que matrizes de *M. coriacea* de altitudes mais elevadas apresentaram estômatos menores, em maior densidade, e maior eficiência no uso da água (EUA). No entanto, não se distinguiu se essas respostas eram devido a plasticidade fenotípica ou adaptação local, nem se avaliou características dos vasos condutores do xilema, o que é importante para o estudo do uso eficiente de água (Ruiz, 2023).

Nesse viés, o presente estudo objetivou investigar estratégias adaptativas na morfoanatomia de estômatos e do xilema em *M. coriacea*. Foram testadas as seguintes hipóteses: 1) sob condições de jardim comum, ocorrem diferenças na morfologia dos estômatos entre as populações; 2) as árvores provenientes de elevada altitude (2019m) apresentam na nervura central da folha menor diâmetro e maior densidade de vasos do xilema, favorecendo a EUA, em relação às outras populações; 3) as respostas ligadas à eficiência hidráulica estão associadas, principalmente, a modificações genéticas (adaptação local).

Metodologia

Em fragmentos da Floresta Atlântica, quatro populações nativas de *M. coriacea* foram selecionadas em diferentes altitudes (657, 930, 1229, 2019 m a.s.l.). Mudanças foram produzidas e, em 2019, foi estabelecido um jardim comum (Marechal Floriano-ES, 20°25'38,41" / 40°51'29,08", 914 m a.s.l.) contendo aproximadamente 160 plantas, sendo 40 de cada população. Quatro anos após o cultivo, de quatro árvores adultas por população, seis folhas foram coletadas por indivíduo. A amostra foi fixada em formalina-ácido acético-álcool (FAA50; Johansen, 1940; 48 hs) e armazenadas em álcool etílico 70%. Parte da amostra (n=3) foi submetida à desidratação em série crescente de etanol (70, 90, 95 e 100%) e emblocadas em metacrilato de hidroxietila (Leica®, Alemanha). Os blocos foram seccionados transversalmente com espessura de 10 µm em micrótomo rotativo. As seções foram coradas com azul de toluidina a 0,05% em tampão acetato, pH 4,3 (O'Brien *et al.*, 1964) e montadas em resina sintética Entellan®.

De outra parte da amostra (n=3), foi extraído um fragmento da porção mediana de cada folha, evitando a nervura principal. Os fragmentos foram tratados com solução de hidróxido de sódio 10% (2h a 60°C); quatro lavagens em água destilada (30 min cada); clarificado em solução aquosa de hipoclorito de sódio 0,5% (~12h); submetido a três lavagens adicionais (30 min); e desidratado com álcool 30% e 70% (10 min cada). Os fragmentos foram corados submersos em Safranina aquosa absoluta seguindo imediatamente para lavagem em água destilada. A montagem das lâminas histológicas foi feita com gelatina glicerizada (Martins *et al.*, 2014).

Todas as lâminas foram fotomicrografadas em microscópio de luz (Leica DM2500 LED, Wetzlar, Alemanha) acoplado a uma câmera digital (Leica MC 170-HD, Wetzlar, Alemanha). Imagens de 20x foi analisada para determinar o diâmetro de vasos (DVA, µm), frequência de vasos (FVA, vasos / mm²) e a densidade estomática (DES; estômatos mm²). Com o aumento de 40x, analisou-se o comprimento da célula guarda (CCG; µm) e do poro estomático (CPE; µm) em 10 estômatos de três campos de visão (Sack & Buckley, 2016). Todas as medições foram feitas usando o programa ImageJ (v1.54g, Research Services Branch, Maryland, USA).

A partir dos dados de DES, CCG e CPE, calculou-se o índice de área de poro estomático (IPE; adimensional; Sack *et al.*, 2003) e a condutância estomática máxima (g_{wmax} ; mol H₂O m⁻² s⁻¹; Martins *et al.*, 2014). As diferenças entre populações foram testadas por análise de variância (ANOVA) seguida do teste de Tukey ($p \leq 0,05$). A relação entre altitude e as variáveis morfoanatômicas foi avaliada por regressão linear simples, utilizando o *software* R versão 4.5.1 (R Core Team, 2025).

Resultados

As populações demonstraram respostas distintas na anatomia em jardim comum (Tabela 1).

Tabela 1 – Características estomáticas e de vasos do xilema de quatro populações de *Myrsine coriacea* provenientes de um gradiente de altitude da Floresta Atlântica e cultivadas em jardim comum (914m a.s.l.). Valores seguidos da mesma letra não se diferenciam significativamente ($p \leq 0,05$; teste de Tukey).

Altitude (m)	DES	CCG	LCG	CPE	LPE	g_{wmax}	IPE	DVA	FVA
--------------	-----	-----	-----	-----	-----	------------	-----	-----	-----

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

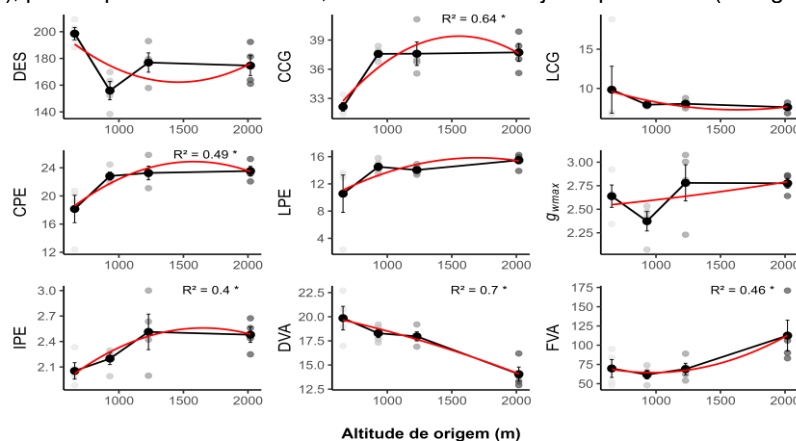
2019	174.66 ±7.42 ab	37.73 ±0.91 a	7.61 ±0.28 a	23.54 ±0.66 a	15.48 ±0.53 a	2.78 ±0.05 a	2.48 ±0.09 a	14.06 ±0.74 b	112.50 ±20.09 a
1229	176.93 ±7.23 ab	37.59 ±1.22 a	8.04 ±0.31 a	23.27 ±0.97 a	14.04 ±0.38 a	2.78 ±0.19 a	2.51 ±0.21 a	17.97 ±0.47 a	69.00 ±7.52 a
930	155.94 ±6.85 b	37.58 ±0.36 a	7.92 ±0.10 a	22.83 ±0.57 ab	14.51 ±0.56 a	2.37 ±0.10 a	2.20 ±0.07 a	18.29 ±0.46 a	61.75 ±5.51 a
657	198.56 ±4.63 a	32.13 ±0.45 b	9.84 ±2.99 a	18.15 ±1.95 b	10.56 ±2.74 a	2.64 ±0.12 a	2.05 ±0.10 a	19.86 ±1.22 a	69.75 ±11.65 a
Média	176,66	36,26	8,35	21,95	13,65	2,64	2,31	17,55	78,25
CV	9,88	7,59	12,07	11,61	15,71	7,31	9,63	14,05	29,54

Fonte: Produção do próprio autor.

CV (%) = Coeficiente de variação; DES (estômatos / mm²) = Densidade estomática; CCG (μm) = Comprimento da célula guarda; CPE (μm) = Comprimento do poro estomático; IPE (adimensional) = Índice de poro estomático; g_{wmax} (mol H₂O m⁻² s⁻¹) = Condutância estomática máxima; DVA (μm) = Diâmetro dos vasos; FVA (vasos / mm²) = Frequência dos vasos.

A DES variou com respostas opostas entre as populações de 657 e 930 m. Maior DES e menores CCG e CPE na população 657 m se expressam em estômatos pequenos e em maior quantidade por área. Apesar dessas variações, não foi encontrada diferença entre as populações na capacidade de condutância e nas trocas gasosas (g_{wmax} e IPE). DVA foi significativamente menor na população de 2019 m, enquanto FVA permaneceu estável entre as populações. Essa resposta evidencia a expressão de estratégia adaptativa distinta em relação às demais populações.

Figura 1 - Características estomáticas e de vasos do xilema de quatro populações de *Myrsine coriacea* de um gradiente altitudinal da Floresta Atlântica e cultivadas em jardim comum (914 m a.s.l.). Pontos cinza: valores individuais (n = 4); pontos pretos: médias ± EP; linhas vermelhas: ajuste polinomial (R^2 significativo indicado).



Fonte: Produção do próprio autor

Apesar de diferenças sutis entre populações, ajustes de regressão indicaram relação com a altitude (valores de R^2 entre 0.4 e 0.7; Fig. 1), sugerindo efeito direcional positivo ou negativo do gradiente. g_{wmax} , LPE e LCG tenderam à estabilização ou redução, mas sem significância estatística.

Discussão

As características estomáticas observadas nas matrizes nativas não foram mantidas (Pereira *et al.* 2022) ao serem removidas as pressões seletivas específicas da altitude de origem, e, portanto, o fenótipo observado nas condições de origem não é completamente fixado geneticamente. Essas características morfofisiológicas alteradas em resposta às condições do ambiente constituem a plasticidade fenotípica (Bradshaw, 1965; Nicotra, 2010). Sendo assim, a hipótese de adaptação local (modificação genética) estomática, em função das condições de origem, não seria suportada.

Por outro lado, ajustes estomáticos significativos ocorreram na população de 657m, com maior DES em relação à 930 e menores CCG e CPE em relação às demais populações. O fato de que, no ambiente nativo, não houve diferença significativa em DES (Pereira *et al.*, 2022) sugere que as diferenças

observadas em jardim comum são relacionadas a respostas plásticas ao novo ambiente do que a adaptações locais fixas. Como, no jardim comum, todas as populações estavam sujeitas às mesmas condições ambientais, as mudanças significativas na população 657 sinalizam um ajuste às condições do ambiente e otimização no uso de recursos (e.g. água, luz, CO₂).

Valores similares em IPE entre as populações e a falta de diferenças significativas em g_{wmax} indicam que, apesar das variações na densidade e no tamanho do poro estomáticos, o potencial total de troca gasosa e a capacidade de condutância máxima entre todas as populações foi similar. Vale destacar que, mesmo com IPE e g_{wmax} similares, a população 657 pode estar operando com maior eficiência em condições de demanda evaporativa, pois uma maior densidade estomática e estômatos menores podem permitir maior controle na regulação da abertura estomática (Franks; Farquhar, 2007), o que pode impactar positivamente a eficiência no uso da água (EUA).

A população 2019 com diâmetro de vasos significativamente menores que as demais é um indicativo de adaptação em resposta ao local de origem. Yang *et al.* (2020) constata que árvores montanhosas, de regiões de baixa temperatura e secas sazonais, quando comparadas às outras provenientes de altitudes menores, com maior disponibilidade de água, possuem diâmetro de vasos menores, possivelmente por serem mais resistentes à cavitação, que tem mais chance de ocorrer em regiões mais frias e secas (García-Cervigón *et al.*, 2020). A presença desse atributo na população proveniente de matrizes de elevada altitude sugere a herança dos alelos adaptativos dessa população, podendo ser algo fixado geneticamente.

Conclusão

A identificação de variações interpopulacionais em *M. coriacea* ao longo do gradiente altitudinal demonstrou, mesmo sob condições de cultivo em jardim comum, ajustes morfoanatômicos distintos. Esses resultados reforçam a importância de, ao se avaliar a capacidade de resposta de espécies frente a pressões ambientais, considerar as estratégias adaptativas que atuam na manutenção do desempenho funcional em ambientes variáveis.

Variações estomáticas apenas nas populações de menor altitude sugerem expressão de estratégias distintas em relação às demais. Apesar disso, a falta de diferença na capacidade de condutância e trocas gasosas indica que esse equilíbrio entre as populações possivelmente foi sustentado pelas variações morfoanatômicas. A diferenciação na anatomia do xilema apenas na população de 2019 m possivelmente indica estratégia adaptativa diferencial, com potencial efeito na eficiência hidráulica, porém, estudos do xilema das matrizes nativas são necessários para aprofundar essa discussão para a identificação das estratégias adaptativas atuantes.

O efeito direcional do gradiente de altitude sobre a maioria das características analisadas indica que as populações de diferentes altitudes podem ter respostas diferenciadas às pressões ambientais. Assim, Os resultados encontrados não apenas colaboram para inferir os limites adaptativos da espécie, mas também para elaborar estratégias de conservação mais eficazes, o que se torna especialmente relevante diante do atual cenário climático do planeta.

Referências

BARNOSKY, A. D. *et al.* Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? **Nature**, v. 471, n. 7336, p. 51–57, Mar. 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nature09678>.

BEREND, K.; HAYNES, K.; MACKENZIE, C. M. Common garden experiments as a dynamic tool for ecological studies of alpine plants and communities in northeastern north america. **Rhodora**, v. 121, n. 987, p. 174–212, 11 out .2019. Disponível em: <https://doi.org/10.3119/18-16>.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. **Advances in Genetics**, California, v. 13, p. 115-155, 1965.

CALDERA, H. I. U. *et al.* Effects of elevated carbon dioxide on stomatal characteristics and carbon isotope ratio of *Arabidopsis thaliana* ecotypes originating from an altitudinal gradient. **Physiologia Plantarum**, v. 159, n. 1, p. 74–92, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/pp1.12486>.

A Ciência do NANO e seu impacto transformador no MACRO

CARRIJO, T. T. *et al.* Flora do Espírito Santo: Primulaceae. **Rodriguésia**, v. 68, n. 5, p. 1829–1856, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/2175-7860201768518>.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies arbóreas brasileiras**. Brasília: Embrapa, 2003.

FRANKS, P. J. *et al.* Stomatal Function across Temporal and Spatial Scales: Deep-Time Trends, Land-Atmosphere Coupling and Global Models. **Plant Physiology**, v. 174, p. 583–602, 2017.

FRANKS, P. J.; FARQUHAR, F. D., The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. **Plant Physiology**, Camberra, v. 143, n. 1, p. 78–87, 2007.

GARCÍA-CERVIGÓN, A. I. *et al.* Xylem anatomy needs to change, so that conductivity can stay the same: xylem adjustments across elevation and latitude in *Nothofagus pumilio*. **Annals of Botany**, v. 125, n. 7, p. 1101–1112, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa042>.

HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; WHEELER, J.K.; CASTRO, L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. **Tree Physiology**, v. 26, p. 689–701, 2006.

JOHANSEN, D.A. Plant microtechnique. 2. ed. **Mc-Graw-Hill**, New York, p. 523, 1940.

MALHI, Y. *et al.* Introduction: Elevation gradients in the tropics: Laboratories for ecosystem ecology and global change research. **Global Change Biology**, v. 16, n. 12, p. 3171–3175, 2010.

MARTINS, S. C. V. *et al.* Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: Bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, p. 1–10, 2014.

MCDONOUGH, M. C.; PRIMACK, R. B.; MILLER-RUSHING, A. J. Local environment, not local adaptation, drives leaf-out phenology in common gardens along an elevational gradient in Acadia National Park, Maine. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 6, p. 986–995, 2018.

MCCAIN, C. M.; GRYTNES, J. Elevational Gradients in Species Richness. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1–10, 2010.

NICOTRA, A. B. *et al.* Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, Canberra, v. 15, n. 12, p. 684–92, 2010. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368–373, 1964.

OTEGUI, M. Sinopsis del género *Myrsine* L. (Myrsinaceae) en el Cono Sur de América del Sur. **Candollea**, v. 53, n. 10, p. 133–157, 1998.

PEREIRA, J. P. *et al.* Lack of coordination between stomatal and vein traits provides functional benefits to the dioecious tropical tree *Myrsine coriacea*. **Physiol. Plant.**, v. 174, n. 3, p. 1–15, 2022.

PIGLIUCCI, M. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. **JHU Press**, p. 2001, 2001.

R CORE TEAM. R: **A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>. 2025.

RUIZ, K. G. **Hidráulica e anatomia do xilema no gênero *Rubus* spp.** Tese (Doutorado em Ciências) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal de Pelotas, 2023.

SACK, L. *et al.* The 'hydrology' of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 1343–1356, 2003.

A Ciência do **NANO** e seu impacto transformador no **MACRO**

SACK, L.; BUCKLEY, T. N. The developmental basis of stomatal density and flux. **Plant Physiology**, v. 171, n. 4, p. 2358–2363, 2016. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.16.00476>.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. Leaf hydraulics. **Annual Review of Plant Biology**, v. 57, p. 361–381, 2006. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144141>.

WANG, H. *et al.* Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles. **New Phytologist**, v. 213, n. 3, p. 976–982, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/nph.14332>.

YANG, Da *et al.* Variation in Stem Xylem Traits is Related to Differentiation of Upper Limits of Tree Species along an Elevational Gradient. **Forests**, v. 11, n. 3, p. 349, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/f11030349>. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/f11030349>.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. À Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) pela infraestrutura, e à Fundação de Amparo à Pesquisa e Inovação do Espírito Santo (FAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo fornecimento de bolsas.