



UnB

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica
Laboratório de Fisiologia Vegetal

**RELAÇÕES HÍDRICAS E MORFO-ANATOMIA DO CAULE EM PARES
CONGENÉRICOS DO CERRADO E MATA DE GALERIA: UM ESTUDO
COMPARATIVO**

BRUNA MENDES DINIZ

Orientador: Prof. PhD. AUGUSTO CÉSAR FRANCO

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós- Graduação
em Botânica, Departamento de
Botânica, Universidade de
Brasília, como requisito para a
obtenção do Título de Mestre
em Botânica

Brasília-DF

27 de março de 2009

**Relações Hídricas e Morfo-Anatomia do Caule em Pares Congenéricos do
Cerrado e Mata de Galeria: Um Estudo Comparativo**

Bruna Mendes Diniz

Dissertação apresentada ao Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Botânica. Este trabalho foi realizado sob a orientação do Prof. Dr. Augusto Cesar Franco, como parte do projeto “Dynamics at Forest Savanna Boundaries”.

Aprovado por:

Prof. Augusto César Franco, PhD.
Orientador

Prof. Dra. Vera Teresinha Rauber Coradin
Membro Titular Externo

Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho
Membro Titular Externo

Prof. Dra. Sueli Maria Gomes
Membro Suplente Interno

SUMÁRIO

Dedicatória	iv
Agradecimentos	v
Lista de figuras	vii
Lista de tabelas	x
Lista de abreviaturas	xi
Resumo	xii
Abstract	xiv
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 A transição entre savanas e florestas tropicais	1
1.2 Savanas e florestas do Brasil Central	2
1.3 Relações hídricas de árvores do cerrado e mata	5
1.4 Relações hídricas: aspectos relacionados ao estoque de água	6
1.5 Composição da casca e da madeira	7
1.6 Anatomia do xilema: aspectos que influenciam o estoque de água no caule	9
2 OBJETIVOS E HIPÓTESES	12
2.1 Objetivo geral	12
2.2 Hipóteses	12
3 MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 Área de estudo	15
3.2 Espécies estudadas	15
3.3 Potencial hídrico do caule e dos ramos	17

3.4	Espessura da casca interna e da casca externa	17
3.5	Conteúdo relativo de água e potencial hídrico	18
3.6	Capacitância	19
3.7	Curvas pressão-volume	20
3.8	Anatomia da madeira	22
3.9	Análise estatística	24
4	RESULTADOS	25
4.1	Potencial hídrico de ramos cobertos (ensacados) e expostos	27
4.2	Conteúdo relativo de água e potencial hídrico	30
4.3	Capacitância	33
4.4	Curvas Pressão volume	40
4.5	Anatomia da madeira	44
5	DISCUSSÃO	56
5.1	Espessura da casca viva e casca morta	56
5.2	Potencial hídrico de ramos cobertos e expostos	56
5.3	Capacitância	58
5.4	Curvas de pressão-volume	62
5.5	Anatomia da madeira	64
6	CONCLUSÕES	69
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	71

DEDICATÓRIA

Dedico a Deus
“Porque Dele, Por Ele e Para Ele
São todas as coisas.”

Romanos 11:36

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo Dom da vida, pela força e pela capacitação.

Aos meus pais, Carlos Alberto (Betim) e Neusa, e irmã, Natália, pelo apoio, companheirismo, amor e por sempre acreditar.

Ao meu noivo, André, pela paciência e compreensão, pela disposição e sobretudo, pelo amor.

Ao meu orientador, professor Dr. Augusto César Franco, pela orientação, dedicação e exemplo de profissionalismo.

A professora Dra. Sueli Gomes, pela orientação em Anatomia da Madeira e pelos conselhos.

Ao Dr. William Hoffmann, pela disponibilização de equipamentos, pelo auxílio e pelos ensinamentos compartilhados.

Aos professores da Pós-Graduação em Botânica, pelo ensinamento, pelo apoio e pela amizade.

Aos colegas da Pós-Graduação, pela companhia e amizade.

Aos professores do Laboratório de Fisiologia Vegetal, Sérgio Araújo e Lourdes Amaral, por compartilhar suas experiências de vida e pela contribuição ao meu crescimento acadêmico.

Aos técnicos do Laboratório de Anatomia Vegetal, Dayane e Eli (*in memoriam*) e aos técnicos do Laboratório de Fisiologia Vegetal: Elias e Marinho, pela colaboração.

Aos meus colegas, Sybil Gotsh, Erika Geiger, Davi Rossatto, Marina Teatini, Marina Scalon, Frederico Takahashi e Cristiane Ferreira, pelo auxílio no trabalho de campo e pela participação em várias etapas da realização deste trabalho.

Aos estagiários, Abayomi Mandela, Arthur dos Santos, Giovanna Aguiar e Bruna Costa, pelo apoio, pela dedicação e pela responsabilidade.

Aos colegas da República, pela companhia e diversão, nestes dois anos de mestrado.

A Cibele Neves, pela amizade, pela presença e pelo incentivo.

Aos colegas do grupo familiar, por compartilhar momentos de descontração

A Mariane Carvalho Vidal, pelo exemplo de dedicação e profissionalismo, que sempre me incentivou no caminho da pesquisa.

Ao CNPq, pelo auxílio financeiro.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Representação esquemática de uma porção de caule de uma angiosperma lenhosa com crescimento secundário	9
Figura 2. Exemplo de curva pressão volume	21
Figura 3. Exemplo de curva para determinação do módulo de elasticidade	22
Figura 4. Esquema do xilema secundário dividido em partes: P1, P2 e P3 que são pertencentes ao alburno	26
Figura 5. Potencial hídrico foliar de ramos cobertos e expostos para o conjunto de espécies de mata de galeria e do cerrado, na madrugada e ao meio-dia, no período de seca. (agosto 2008)	28
Figura 6. Relação entre potencial hídrico e conteúdo relativo de água em 4 pares congêneros de espécies de cerrado e de mata	31
Figura 7. Relação entre potencial hídrico e conteúdo relativo de água em 3 pares congêneros de espécies de cerrado e de mata	32
Figura 8. Quantidade cumulativa de água liberada por unidade de volume em função do potencial hídrico de cada tecido	34
Figura 9. Quantidade cumulativa de água liberada por unidade de volume em função do potencial hídrico de cada tecido	35
Figura 10. Capacitância do xilema e da casca interna para cada grupo funcional	36

Figura 11. A. Capacitância do xilema e da casca interna para os gêneros de mata.	
B. Gêneros de cerrado	37
Figura 12. Comparação entre os grupos funcionais (mata e cerrado) quanto aos valores de capacitância. A. Capacitância do xilema para cada gênero.	
B. Capacitância da casca interna para cada gênero	38
Figura 13. Relação entre capacitância do tecido e densidade para o xilema e casca interna das espécies congênicas	39
Figura 14. Relação entre 1- CRA no ponto de perda de turgor e capacitância para o xilema	42
Figura 15. Relação entre ponto de perda de turgor (MPa) e capacitância dentro de cada tecido (xilema e casca) das espécies congênicas	43
Figura 16. Porcentagem (%) média ocupada por vasos, fibras e parênquima na área transversal da madeira das espécies de mata e cerrado. A. Porcentagem média dos vasos. B. Porcentagem média das fibras. C. Porcentagem média de parênquima	45
Figura 17. Relação entre porcentagem (%) da área total da madeira ocupada por fibras e densidade da madeira para os grupos funcionais plotados juntos	46
Figura 18. Relação entre porcentagem (%) da área da madeira ocupada por parênquima e valores de capacitância do xilema para os grupos funcionais plotados juntos	47

Figura 19. Secção transversal da madeira de espécies de <i>Byrsonima</i> . A-C: <i>Byrsonima crassa</i> . D-F: <i>Byrsonima laxiflora</i>	45
Figura 20. Secção transversal da madeira de espécies de <i>Miconia</i> . A-C: <i>Miconia pohliana</i> . D-F: <i>Miconia cuspidata</i>	46
Figura 21. Secção transversal da madeira de espécies de <i>Myrsine</i> . A-C: <i>Myrsine guianensis</i> . D-F: <i>Myrsine ferrugineus</i>	47
Figura 22. Secção transversal da madeira de <i>Guapira areolata</i>	48
Figura 23. Secção transversal da madeira de espécies de <i>Styrax</i> . A-C: <i>Styrax ferrugineus</i> . D-F: <i>Styrax camporum</i>	49
Figura 24. Secção transversal da madeira de espécies de <i>Qualea</i> . A-C: <i>Qualea parviflora</i> . D-E: <i>Qualea dichotoma</i>	50
Figura 25. Plano transversal do género <i>Vochysia</i> . A-C: <i>Vochysia thyrsoidea</i> . D-F: <i>Vochysia tucanorum</i> , F: detalhe das fibras gelatinosas	51
Figura 26. Presença de canais. A: <i>Myrsine guianensis</i> , B: <i>Qualea parviflora</i> , C: <i>Styrax camporum</i> , D: <i>Styrax ferrugineus</i> , E: <i>Vochysia tucanorum</i> , F: <i>Guapira areolata</i>	52

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies dos pares congêneros selecionadas para o presente estudo na Reserva Ecológica do IBGE	16
Tabela 2 – Altura, diâmetro basal e espessura relativa da casca interna e externa das árvores estudadas	26
Tabela 3 – Grau de liberdade (GL), Porcentagem da variância interespecífica (%SQ), que é explicado pela filogenia (gênero) e pelo grupo funcional	29
Tabela 4 – Potenciais osmóticos no turgor pleno e na perda do turgor para xilema e casca interna e o módulo de elasticidade máxima da casca interna obtidos das curvas pressão volume	41

LISTA DE ABREVIATURAS

Anova	análise de variância
BD	brevidecídua
cm	centímetro
CRA	conteúdo relativo de água
D	decídua
ε	módulo de elasticidade
g	grama
h	hora
IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
Kg	quilograma
Km	quilômetro
M	molar
m	metro
MPa	megapascal
min	minuto
mm	milímetro
RECOR	Reserva Ecológica do Roncador
SV	sempreverde
μm	micrometro
Ψ_a	Potencial de água, Potencial hídrico
Ψ_{max}	Potencial hídrico máximo, medido na madrugada
Ψ_{min}	Potencial hídrico mínimo, medido ao meio dia
Ψ_{π}	Potencial osmótico

RESUMO

O Cerrado é composto principalmente por formações savânicas. Formações florestais também estão presentes, algumas delas margeando os rios e formando galeria (matas de galeria). Estes dois tipos de fisionomias coexistem formando regiões de transições, sendo que algumas espécies de mata também sobrevivem no cerrado. Neste estudo foram analisados aspectos das relações hídricas e morfo-anatomia do caule de sete pares congenéricos, cada par consistindo de uma espécie de savana (cerrado) e outra de floresta (mata de galeria) do mesmo gênero. O estudo foi conduzido na Reserva Ecológica do IBGE. Mediu-se a espessura da casca interna e da casca externa dos pares congenéricos e foi verificado que as espécies de cerrado possuem a casca total (externa + interna) duas ou até três vezes mais espessa do que seus respectivos pares congenéricos de mata. Não houve diferença quanto a porcentagem de casca interna em relação ao raio da árvore, mostrando que a diferença em espessura da casca para o grupo funcional é relacionada à maior espessura de casca externa nas espécies de cerrado. A grande diferença nos potenciais hídricos de ramos cobertos (não-transpirando) e ramos expostos (transpirando) medidos no final da estação seca indica que não ocorreu reidratação completa dos compartimentos do caule durante a noite. A capacidade de armazenamento de água no caule (no xilema secundário e na casca interna), das espécies de mata e de cerrado foi medida. A capacitância foi semelhante entre os dois grupos funcionais, tanto para a casca quanto para o xilema. As espécies congenéricas também apresentaram um padrão semelhante de armazenamento e liberação da água armazenada em ambos os tecidos (casca interna e xilema). Curvas pressão-volume foram analisadas e mostraram que as espécies de mata e cerrado não diferiram quanto aos potenciais osmóticos no ponto de saturação

hídrica e nem no ponto de perda de turgor, indicando que as espécies de mata possuem capacidade semelhante às do cerrado em minimizar os efeitos dos déficits hídricos. O estudo da anatomia da madeira (xilema) e sua relação ao armazenamento de água neste tecido no caule também foi analisado. Para o conjunto de espécies, quanto maior a porcentagem de área transversal ocupada por parênquima, maior foi a capacitância do xilema. Apesar dos valores semelhantes de capacitância entre os dois grupos funcionais, as espécies de cerrado possuem uma maior área ocupada por parênquima do que as espécies de mata, provavelmente devido à diferente elasticidade deste tecido entre os dois grupos funcionais. Em termos estruturais, quanto maior a porcentagem de área ocupada pela parede das fibras, maior a densidade da madeira. A porcentagem de área transversal ocupada pelos vasos foi igual para os dois grupos funcionais. As características anatômicas foram em grande parte conservadas dentro do gênero. Portanto, a maioria das características relacionadas ao estoque hídrico de caule não diferem entre os dois grupos funcionais. As variações podem ser atribuídas a diferenças entre os gêneros, com pouca convergência nos atributos relacionados à capacidade de armazenamento de água no caule em nível de grupo funcional.

Palavras-chave: Anatomia da madeira, Capacitância, Cerrado, Curvas pressão-volume, Floresta, Mata de galeria, Savana.

ABSTRACT

The Cerrado is mainly composed of savannas. Forest is also found, some of these forests border rivers and thus are called gallery forests. Both phytophysiognomies coexist in transition zones, in which forest species have established in the savanna. In this study, aspects of water relations and bark morph-anatomy of seven congeneric pairs, each pair consisting of one savanna species and one gallery forest species, were analyzed. The study was performed at the Ecological Reserve of IBGE. The thickness of the inner and outer bark of the congeneric pairs was measured and it was verified that cerrado species have a total (outer + inner) bark thickness two or three times thicker than their respective forest congener. There was no difference in the percentage of inner bark in relation to the radius of the tree, showing that the difference in bark thickness for functional group is related to the greater thickness of the outer bark in cerrado species. The large difference in water potential of covered (non-transpiring) and exposed branches (transpiring) measured at the end of the dry season indicate that complete nighttime rehydration of stem compartments does not occur. The capacity to store water in the stem (in the secondary xylem and in the inner bark) of forest and savanna species was measured. The capacitance was similar in both functional groups, for bark and for xylem. The congeneric species have also showed a similar pattern of storage and release of water stored in both tissues (inner bark and xylem). Analysis of pressure-volume curves revealed that forest and savanna species do not differ in their osmotic potential at the water saturation point or at turgor loss, indicating that forest species and savanna species have similar capacities in minimizing the effect of water deficits. A study of wood anatomy (xylem) and its relation to water storage in this tissue of the stem was also performed. For all species, the larger percentage of transversal area

occupied by parenchyma, the greater the xylem capacitance. Despite similar values of capacitance between the two functional groups, the cerrado species have a larger area occupied by parenchyma than forest species, probably due to the different elasticity of this tissue between the two functional groups. In structural terms, the larger percentage of area occupied by the fibers wall, the larger the wood density. The percentage of transversal area occupied by vessels was the same for the two functional groups. The anatomical characteristics were largely conserved within genus. Therefore, the majority of the characteristics related to water storage in the stem did not differ between functional groups. The variations could be attributed to differences between the genera, with little convergence in the attributes related to capacity of water storage in the stem at the level of functional group.

Keywords: Wood Anatomy, Capacitance, Cerrado, Pressure-volume Curves, Forest, Gallery forest, Savanna.

1 INTRODUÇÃO

1.1 A transição entre savanas e florestas tropicais

Em grandes áreas dos trópicos sazonais, savanas e florestas compõem um mosaico na paisagem e em escala regional, levando a formação de uma zona de transição ou ecótono na interface entre estes dois tipos de vegetação (Longman & Jeník 1992; Hennenberg *et al.* 2006). Regiões ecotonais refletem uma descontinuidade na densidade de árvores e também na composição de espécies, com poucas espécies comuns para savana e floresta (Adejuwon & Adesina 1992; Felfili & Junior 1992), com os limites da transição englobando distâncias de poucos metros (Hoffmann *et al.* 2003; Hennenberg *et al.* 2006). Para compreender os fatores que determinam a posição atual de um ecótono e sua dinâmica é necessária a compreensão das diferenças ecológicas e fisiológicas entre os diferentes grupos funcionais e as respostas a possíveis mudanças ambientais.

Ambientes florestais apresentam dosséis fechados, onde a luz é um dos fatores limitantes ao crescimento de espécies arbóreas (Carswell *et al.* 2000; Montgomery & Chazdon 2002) enquanto um conjunto de fatores, como o regime de fogo, a disponibilidade hídrica, temperatura e fatores edáficos como topografia do solo, presença de concreções no perfil, profundidade do lençol freático, drenagem e disponibilidade de nutrientes podem agir limitando o crescimento e o desenvolvimento do estrato arbóreo nas savanas (Goodland 1971; Coutinho 1990; Haridasan 2000; Klink *et al.* 2002; Hoffmann & Franco 2003).

A queimada é um dos principais fatores que exclui as espécies de florestas dos ambientes de savana (Hoffmann 2000), torna a transição savana-floresta mais abrupta e pode causar a retração da floresta (Hopkins 1992; Swaine *et al.* 1992). O dossel fechado com alta densidade de árvores (internamente úmido) e o estrato

herbáceo pouco desenvolvido tende a tornar a floresta menos inflamável do que a savana (Cochrane & Laurance 2002). Já a presença de um estrato herbáceo bem desenvolvido na vegetação savânica permite a dissipação do fogo por todo esse ambiente, alcançando as regiões ecotonais, e dependendo da frequência e intensidade, o fogo avança em direção ao interior da floresta, ocasionando sua retração (Hennenberg *et al.* 2006).

Conhecer as possíveis diferenças fisiológicas e ecológicas entre espécies de savana e floresta podem auxiliar a entender quais os fatores, além do fogo que podem limitar a expansão das espécies de floresta em direção às savanas.

1.2 Savanas e Florestas do Brasil Central

O Cerrado é o segundo bioma em extensão na América do Sul, cobrindo cerca de 2 milhões de Km² do Brasil Central, representando 22% do território nacional, superado em área apenas pela Amazônia (Oliveira-Filho & Ratter 2002; Klink & Machado 2005). Foi identificado como um dos 32 *hotspots* mundiais de biodiversidade para conservação (Mittermeier *et al.* 2004).

O Cerrado apresenta formações campestres, savânicas e florestais (Ribeiro & Walter 2008), formando um mosaico em escala regional (Eiten 1972). O termo “cerrado” (inicial minúscula) aqui adotado refere-se às formações savânicas no sentido restrito e não florestais do bioma.

O cerrado sentido restrito é uma fisionomia do bioma Cerrado, que caracteriza-se pela presença de um estrato herbáceo bem desenvolvido e contínuo e um arbóreo-arbustivo esparsos de densidade baixa, sem formar dossel fechado (Walter *et al.* 2008). As plantas estão expostas à intensidade luminosa elevada e baixa umidade relativa do ar, principalmente durante a estação seca (Franco &

Lüttge 2002). Os solos são na sua maioria profundos, bem drenados e com baixa disponibilidade de nutrientes. Apesar das condições estressantes ao crescimento e produtividade, possui uma composição florística complexa com muitas espécies arbóreas endêmicas (Klink & Machado 2005; Franco & Haridasan 2008).

Entre as formações florestais encontradas no Cerrado estão: matas estacionais e cerradão, que não possuem associação com os cursos de água; mata ciliar e mata de galeria, que são florestas associadas aos cursos de água (Ribeiro & Walter 2008). As matas estacionais estão associadas a solos recentes, pouco profundos, desenvolvidos a partir de rochas básicas (Nascimento *et al.* 2004; Silva 2007). Estas matas podem ser parcial ou totalmente decíduas e possuem maior similaridade florística com a vegetação com a Caatinga do que com o Cerrado (Franco & Haridasan 2008). O cerradão ocorre sobre solos profundos, distróficos ou mesotróficos, composto por árvores altas formando um dossel fechado com muitas espécies em comum com o cerrado (Franco & Haridasan 2008). As matas de galeria representam uma pequena porção do Cerrado e possuem alta disponibilidade hídrica no seu interior ao longo do ano (Ribeiro & Walter 2008). As matas de galeria compartilham muitas espécies com outros tipos de floresta do Brasil, como a floresta Amazônica e a floresta Atlântica, e também com espécies do cerrado (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

As espécies de mata se diferenciam das espécies de cerrado quanto aos diferentes tipos de limitações impostas pelo ambiente e quanto às estratégias de adaptações aos mesmos, formando grupos funcionais distintos (Hoffmann *et al.* 2005). As espécies de cerrado são adaptadas a responder a estresses hídricos e nutricionais, ao microclima seco e quente e ao fogo freqüente nestas regiões, enquanto que as espécies de mata devem apresentar adaptações com relação à

tolerância ao sombreamento. Dentro das matas, as espécies de cerrado não obtêm sucesso provavelmente devido à intolerância ao sombreamento (Hoffmann & Franco 2003; Hoffmann *et al.* 2004). As espécies de mata, na ausência do fogo, podem se estabelecer em áreas de savana, principalmente nas áreas transicionais entre estas duas fitofisionomias, que são regiões com características savânicas (Coutinho 1990; Hoffmann 2000, Hoffmann *et al.* 2003, 2005; Hoffmann & Franco 2003). Os estudos de características fisiológicas e ecológicas das espécies de mata que estão crescendo em regiões de cerrado podem auxiliar no entendimento de como estas respondem a mudanças ambientais (Hoffmann 2000).

Os estudos das diferenças entre espécies de cada grupo funcional têm sido realizados através de pares de espécies do mesmo gênero (congenéricos), sendo uma espécie típica da formação savânica e outra florestal. Isto facilita o estudo das diferenças adaptativas que podem ter surgido independentemente entre taxas não relacionados, diminuindo a interferência filogenética, uma importante condição para inferência em estudos comparativos (Felsenstein 1985), permitindo assim o estudo da dinâmica do ecossistema numa perspectiva evolutiva.

Estudos comparativos de pares congenéricos têm demonstrado diferenças entre espécies de mata de galeria e de cerrado envolvendo tolerância ao fogo, distribuição de biomassa (Hoffmann 2000; Hoffmann *et al.* 2003, 2005; Hoffmann & Franco 2003), parâmetros relacionados à anatomia foliar, à fotossíntese (Hämmerle 2006; Rossato 2008), à produção de folhas, ao crescimento radial (Rossato 2008) e características relacionadas às propriedades hidráulicas de caules e folhas (Hao *et al.* 2008). Estes resultados demonstram que espécies lenhosas da mata de galeria e do cerrado formam grupos funcionais distintos. No entanto, há necessidade de estudos mais detalhados, especialmente em termos das relações hídricas,

determinantes para garantir a perpetuação de uma espécie vegetal, especialmente nas savanas neotropicais, expostas à forte sazonalidade do regime de chuvas.

1.3 Relações hídricas de árvores do cerrado e da mata de galeria

A região do Cerrado é marcada por uma forte sazonalidade de precipitação e as árvores estabelecidas nestas regiões devem apresentar várias estratégias relacionadas à regulação da utilização da água e balanço hídrico principalmente durante o período seco que se estende de maio a setembro (Meinzer *et al.* 2003). Recentemente Rossato (2008) verificou que não existem diferenças significativas para as espécies de mata e de cerrado quanto aos potenciais hídricos, na madrugada e ao meio-dia, na estação chuvosa e na seca, concluindo que as espécies de mata também exibem um comportamento semelhante ao das espécies de cerrado quando estabelecidas em ambientes de cerrado.

Várias estratégias para a manutenção do balanço hídrico estável são reconhecidas para as espécies de cerrado, porém pouco se sabe sobre as espécies de mata que estão no cerrado. Durante a seca, o forte controle do fluxo transpiratório, através da diminuição da condutância estomática e da redução da área de superfície total por árvore (Miranda *et al.* 1997; Meizer *et al.* 1999; Naves-Barbiero *et al.* 2000; Franco & Lüttge 2002; Bucci *et al.* 2005), a alta resistência à cavitação e o reparo efetivo dos vasos embolizados (Bucci *et al.* 2003) são estratégias já conhecidas para as espécies de cerrado. Hao *et al.* (2008) relataram que não existe diferença na densidade da madeira e nem em aspectos da condutividade hidráulica de folhas entre pares congêneros de mata e cerrado, exceto que a condutividade hidráulica máxima de folhas foi maior para as espécies de cerrado.

A estabilidade do balanço hídrico pode também ser mantida por reservas de água nos órgãos de armazenamento, nas raízes, na casca e no parênquima do caule, que funcionam como capacitores no sistema solo-planta-atmosfera, proporcionando ajustes internos no balanço hídrico (Larcher 2000). Hao *et al.* (2008) compararam espécies de cerrado e de mata quanto à capacidade de armazenamento de água nos tecidos das folhas e verificaram que as espécies de cerrado possuem capacidade de armazenamento semelhante às espécies de mata. Quanto ao armazenamento de água no caule, Scholz *et al.* (2007) estudaram apenas espécies de cerrado e constataram que este pode contribuir com 10 a 30% da água perdida durante o ciclo de 24 horas. Domec e colaboradores (2006) estudando a vulnerabilidade ao embolismo induzido pelo estresse hídrico em raízes de espécies do cerrado mostraram que existe uma relação positiva entre capacidade de armazenamento na raiz e condutividade hidráulica específica.

1.4 Relações hídricas: aspectos relacionados ao estoque de água no caule

O estoque de água em tecidos de plantas é reconhecido como um importante fator nas relações hídricas das plantas e pode contribuir para a transpiração diária total. A capacitância, capacidade de estoque de água em tecidos de plantas, é definida como a quantidade de água que pode ser retirada por uma dada mudança na força propulsora (potencial hídrico) (Holbrook 1995; Goldstein *et al.* 1998; Sperry *et al.* 2008). Componente da arquitetura hidráulica de plantas, a capacitância está envolvida na regulação estomática e no estado hídrico das plantas (Meinzer *et al.* 2008). Vários estudos mostram que a água estocada no caule pode assumir um efeito benéfico contribuindo de 6 a 50% para a transpiração diária e sazonal das plantas arbóreas e suculentas (Goldstein *et al.* 1984; Tyree & Yang 1990; Tyree & Ewers 1991; Goldstein *et al.* 1998; Phillips *et al.* 2003; Meinzer *et al.* 2004, 2006;

Čermák *et al.* 2007; Pratt *et al.* 2007; Scholz *et al.* 2007). A água estocada no tronco da árvore pode ser inexpressiva em termos do total diário movimentado pela planta, mas momentaneamente sua importância é inegável, atenuando flutuações do potencial hídrico que, em outra situação, seriam mais acentuadas. Além disso, a água estocada no caule pode ser importante na contribuição para a floração e brotamento de folhas durante a estação seca como foi constatado em árvores decíduas de florestas secas tropicais (Borchert 1994).

Sabe-se que vários tecidos dentro do caule podem contribuir para a capacitância total ou para o estoque de água nas plantas (Goldstein *et al.* 1984; Holbrook 1995; Pratt *et al.* 2007; Scholz *et al.* 2007; Čermák *et al.* 2007). Em espécies do cerrado, o estoque de água no caule está associado ao xilema e com o tecido parenquimático da casca interna, sendo que este último pode compreender mais que 24% do tecido do caule em muitas espécies do cerrado (Coradin 2000; Scholz *et al.* 2007). Estudos com espécies tropicais mostram valores de capacitância para o tecido do xilema entre 40-500 Kg m⁻³ MPa⁻¹ (Meinzer *et al.* 2003, 2008; Scholz *et al.* 2007) e para a casca viva entre 20-60 Kg m⁻³ MPa⁻¹ (Scholz *et al.* 2007). Esses valores são baseados nas porções iniciais ou em porções de variação do potencial hídrico de 0 a -2 MPa ou -3 MPa de curvas de liberação de umidade, que compreendem a faixa de operação do potencial hídrico *in vivo* (Tyree & Yang 1990; Scholz *et al.* 2007).

1.5 Composição da casca e da madeira

A casca é a porção externa ao xilema, sendo constituída por uma parte predominantemente viva e outra morta, também denominadas de casca interna e externa (Figura 1). A casca interna é formada pelo floema e feloderme; o floema possui elementos condutores, células companheiras, parenquimáticas e grupos de

fibras (Raven *et al.* 2001; Mazzoni-Viveiros & Costa 2006). Todos estes tipos celulares são vivos, exceto as fibras. Já a casca externa (morta) é constituída exclusivamente de células mortas, pertencentes ao tecido suberoso ou felema (Figura 1). A casca interna é facilmente diferenciada da casca externa devido à exsudação que a primeira apresenta, além de diferenças na textura e na coloração. Casca viva é um termo que se consolidou na literatura dendrológica, mas que apresenta uma pequena imprecisão, pois nem toda ela é constituída por elementos vivos, uma vez que as fibras do floema são tipos celulares mortos na maturidade (Mazzoni-Viveiros & Costa 2006).

A presença de casca espessa é característica bem conhecida nas espécies de cerrado e está associada ao isolamento térmico contra o fogo, proteção do tecido cambial (Guedes 1993; Coradin 2000; Hoffmann *et al.* 2003; Scholz *et al.* 2007) e também quanto ao armazenamento de água da porção interna da casca (Scholz *et al.* 2007). Hoffmann e colaboradores (2003) mostraram que as árvores de mata de galeria possuem casca menos espessa do que as de cerrado, entretanto estes autores não mostram a porcentagem de casca externa e de casca interna.

A madeira é a região central do caule lenhoso, sendo formada basicamente por xilema secundário e está situada internamente à casca (Figura 1); distingue-se em cerne e alburno. O cerne é a região central mais escura e não funcional do xilema, que se forma devido ao seu envelhecimento, com a perda de compostos de reserva e infiltrações por substâncias que alteram sua coloração, tais como óleos, resinas, gomas e taninos (Raven *et al.* 2001; Paula & Alves 2007). Já o alburno é a região mais clara e funcional do xilema, estando diretamente associado às relações hídricas do vegetal.

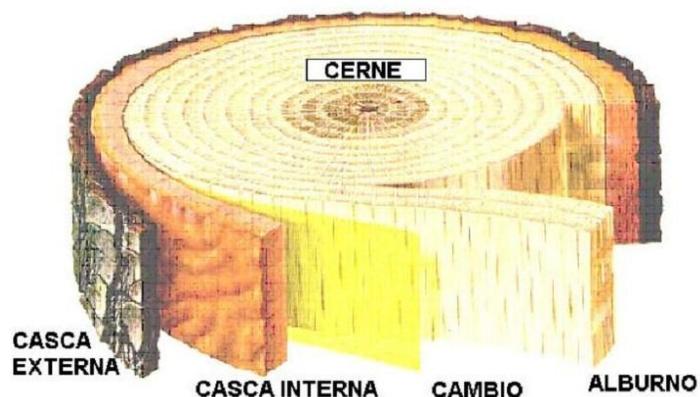


Figura 1. Representação esquemática de uma porção de caule de uma angiosperma lenhosa com crescimento secundário. O xilema é a porção interna ao câmbio vascular que se distingue em cerne e alburno. Fonte: Klock *et al.* (2005).

1.6 A estrutura anatômica do xilema: aspectos que influenciam o estoque de água no caule

O xilema¹ é o principal tecido condutor de água, também está envolvido na condução e armazenamento dos nutrientes inorgânicos, no armazenamento de água e na sustentação do caule (Costa *et al.* 2006; Pratt *et al.* 2007). Juntamente com o floema, o xilema forma um sistema contínuo de tecidos vasculares que se estende por todo o corpo da planta (Zimmermann & Milburn 1982).

A estrutura do xilema nas angiospermas é bem variada, devido à presença de vários tipos celulares, incluindo elementos condutores, uma matriz de fibras para suporte mecânico e células parenquimáticas vivas (Hacke & Sperry 2001; Paula & Alves 2007). A disposição dessas células varia entre as diferentes espécies de plantas, refletindo sobre suas relações hídricas (Hacke & Sperry 2001).

1. O xilema como um todo também é conhecido como lenho, sendo estudado pela Anatomia da Madeira (Cury 2001).

A via de transporte de água das espécies arbóreas contém tecidos que estão dentro ou associados a esta via, os quais podem estocar água (Holbrook 1995). O estoque extracelular inclui água retida dentro de espaços intercelulares e nos lumens das fibras e dos elementos de condução do xilema que foram embolizados (Tyree & Yang 1990; Holbrook 1995; Pratt *et al.* 2007). Além disso, as células vivas e com paredes elásticas dentro do xilema são consideradas elementos de estoque hídrico intracelular (Holbrook 1995; Pratt *et al.* 2007).

O transporte de seiva bruta a longa distância ocorre por fluxo de massa através dos lumens de células condutoras (Tyree & Ewers 1991), que são alongadas, com paredes secundárias e não apresentam protoplasma na maturidade (Klock *et al.* 2005). Assim como as células condutoras, as fibras são células geralmente mortas na maturidade e geralmente constituem a maior parte do xilema, totalizando cerca de 20 a 80% do mesmo (Burger & Richter 1991). Estas células, peculiares das angiospermas, possuem paredes celulares espessas com pequenas pontuações e são especializadas em suporte mecânico, estando associadas a densidade da madeira (Burger & Richter 1991; Tyree & Ewers 1991). Numa perspectiva biomecânica do xilema e do transporte de água a longa distância, as fibras podem contribuir para o estoque de água por capilaridade nas paredes e para suportar a magnitude das pressões negativas no sistema de condução (Hacke & Sperry 2001; Jacobsen *et al.* 2005).

Os parênquimas axial e radial fazem parte do tecido xilemático e também influem sobre as relações hídricas da planta, sendo formados por células vivas na maturidade (Klock *et al.* 2005). Funcionalmente, estão envolvidos no armazenamento de água e carboidratos e na mobilização destes na madeira, além de serem cruciais na defesa contra danos (Tyree & Ewers 1991; Alves &

Angyalossy-Alfonso 2002). Braun (1984) propôs que os dois tipos de parênquima, axial e radial, constituem tecidos acessórios aos elementos condutores, originando maior força osmótica dentro dos vasos através da mobilização de substâncias osmoticamente ativas, aumentando o fluxo de seiva nos vasos.

Os caracteres anatômicos do xilema podem variar. Diversos fatores ambientais podem influenciar diretamente na estrutura da madeira das plantas, tais como: qualidade do solo, a latitude, a temperatura, a variação no comprimento do dia, disponibilidade de água ou mesmo fatores inerentes a cada espécie (Baas *et al.* 1973; Barajas-Morales 1985; Chimelo & Mattos-Filho 1988; Luchi 2004; Montefusco 2005). A anatomia da madeira é uma das características que expressam a influência do ambiente sobre uma planta (Baas *et al.* 1983; Carlquist 1988), completando o conhecimento das características morfológicas e fisiológicas das plantas estudadas. As características anatômicas da madeira estão associadas com as relações hídricas das plantas.

2 OBJETIVOS E HIPÓTESES

2.1 Objetivo geral

O objetivo geral deste trabalho foi analisar características das relações hídricas de sete pares congêneros, cada par consistindo de uma espécie de savana (cerrado) e outra de floresta (mata de galeria) do mesmo gênero.

2.2 Hipóteses

No geral, as espécies de mata de galeria, por serem características de ambientes méxicos, quando estabelecidas nos ambientes de cerrado, com alta sazonalidade de precipitação, devem apresentar diferenças nas relações hídricas em relação às espécies congêneras de cerrado. Especificamente foram estabelecidas as seguintes hipóteses:

1. *As espécies de cerrado possuem a maior espessura de casca externa e de casca interna do que as espécies de mata.*

Em média, as espécies de cerrado possuem a casca total (externa + interna) quase três vezes mais espessa do que as espécies de mata, e assim reduzem o risco de morte do caule destas espécies durante o fogo (Hoffmann *et al.* 2003). Por não estarem adaptadas ao fogo frequente no cerrado, as espécies florestais provavelmente possuem casca menos espessa do que as espécies de cerrado. A fim de comparar o investimento em casca externa e em casca interna das espécies congêneras, a espessura destas cascas foi medida.

2. *Na estação seca, as espécies de mata, assim como as espécies de cerrado não completam a reidratação dos compartimentos do caule durante a noite.*

Sabe-se que as espécies de cerrado não completam a reidratação por causa de vários fatores, como a transpiração noturna (Bucci *et al.* 2004b), a redistribuição hidráulica (Scholz *et al.* 2002; Moreira *et al.* 2003) e o tempo necessário para recarregar os compartimentos de estoque de água do caule (Scholz *et al.* 2007). As espécies de mata crescendo no cerrado, além de não se reidratarem completamente, devem ter uma maior diferença entre o potencial hídrico do caule e dos ramos do que as espécies de cerrado. Para verificar se existe diferença entre as espécies de mata e de cerrado quanto à reidratação dos tecidos durante a noite na estação seca, medições do potencial hídrico máximo e mínimo do caule e de ramos foram realizadas.

3. *As espécies de cerrado devem ter uma maior capacidade de armazenamento de água nos tecidos do caule do que as espécies de mata.*

As espécies de cerrado armazenam água nos tecidos do caule (Scholz *et al.* 2007) e apesar de se acreditar que as espécies de mata possivelmente invistam em armazenamento de água, provavelmente este armazenamento seja menor do que nas espécies de cerrado. Para responder essa questão, determinou-se a capacidade de armazenamento de água dos pares congêneros nos diferentes tecidos do caule (xilema e casca interna) através da medição da capacitância destes tecidos.

4. *As espécies de cerrado alcançam potenciais osmóticos na saturação e na perda de turgor mais negativos do que as espécies de mata.*

Sabendo que o valor de potencial osmótico reflete a habilidade das espécies para tolerar a seca (Hsiao *et al.* 1976), é bem provável que as espécies do cerrado, adaptadas ao ambiente seco em que estão inseridas, alcancem valores de potencial osmótico mais negativos do que as espécies de mata, cujo habitat de origem possui maior disponibilidade hídrica, mesmo durante a estação seca. Para testar essa hipótese, curvas de pressão-volume foram analisadas, determinando assim os valores de potenciais osmóticos ao pleno turgor e na perda de turgor das espécies congênicas nos diferentes tecidos do caule: casca interna e xilema.

5. *As espécies de cerrado possuem diferentes frações de vasos, fibras e parênquima quando comparados às espécies de mata.*

As espécies de mata e de cerrado possuem a densidade da madeira semelhante (Hao *et al.* 2008) e provavelmente a porcentagem de fibras igual, já que a quantidade de fibras reflete na densidade da madeira (Hacke & Sperry 2001). No entanto, devem se diferenciar quanto à porcentagem de vasos e parênquima. As espécies de mata possuem maior condutividade hidráulica do que as espécies de cerrado (W. A. Hoffmann, comunicação pessoal) e assim devem apresentar maior porcentagem de área de vaso do que as espécies de cerrado, para uma mesma área de tecido. Por outro lado, as espécies de cerrado devem ter uma quantidade maior de parênquima, que justamente está relacionado ao armazenamento de água por possuir paredes elásticas e com alta capacidade de armazenamento. Para isso, as diferentes porções de células que compõem a matriz do xilema, foram quantificadas, a partir de cortes anatômicos transversais.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva Ecológica do IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) - RECOR, localizada a 35 km ao sul de Brasília (15°56'41" S e 47°53'07" O), com altitude média de 1.100 m. A média anual de precipitação está em torno de 1500 mm, com a estação chuvosa bem marcada nos meses de verão de outubro a abril. Os meses de junho, julho e agosto são frequentemente sem chuva. A média (diurna) de umidade relativa do ar é por volta de 80% durante a estação chuvosa e cai para 55% durante a estação seca, quando a umidade relativa mínima diária pode alcançar valores de 15%. A RECOR abrange cerca de 1300 hectares de Cerrado abrangendo várias fitofisionomias do bioma: campos, cerrado sentido restrito, cerradão e mata de galeria (Klink *et al.* 2002, Oliveira & Ratter 2002). A reserva tem sido protegida do fogo por um período longo e apresenta áreas de transição entre as formações savânicas e florestais entre as quais, três áreas foram selecionadas para o estudo. Nestas áreas transicionais aqui analisadas, a densidade arbórea é maior do que em áreas de cerrado e menor do que em áreas florestais e espécies de mata de galeria e cerrado são encontradas crescendo lado a lado ali. A proteção contra o fogo permitiu o estabelecimento de espécies de mata de galeria nestas áreas de cerrado contíguas às matas de galeria.

3.2 Espécies estudadas

Nas áreas de estudo da RECOR – (regiões transicionais entre cerrado e mata de galeria) - foram selecionadas 14 espécies arbóreas entre 7 pares congêneros, cada par composto por uma espécie de mata e uma de cerrado pertencentes ao mesmo gênero (Tabela 1). Os pares foram escolhidos de acordo com a semelhança

fenológica, com exceção de *Byrsonima* e de *Guapira*. A caracterização fenológica das espécies foi realizada utilizando Rossato (2008).

Tabela 1 – Espécies dos pares congêneros selecionadas para o presente estudo na Reserva Ecológica do IBGE. SV – Sempreverde, BD – Brevidecídua, D – Decídua

Espécies	Família	Fenologia	Ambiente
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.	Malpighiaceae	BD	cerrado
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	Malpighiaceae	SV	mata
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	Melastomataceae	SV	cerrado
<i>Miconia cuspidata</i> Naud.	Melastomataceae	SV	mata
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Myrsinaceae	SV	cerrado
<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng	Myrsinaceae	SV	mata
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell	Nyctaginaceae	D	cerrado
<i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell	Nyctaginaceae	BD	Mata
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	Styracaceae	BD	Cerrado
<i>Styrax camporum</i> Pohl	Styracaceae	BD	Mata
<i>Qualea parviflora</i> Mart.	Vochysiaceae	D	Cerrado
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	Vochysiaceae	D	Mata
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl	Vochysiaceae	SV	Cerrado
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	Vochysiaceae	SV	Mata

3.3 Potencial hídrico do caule e dos ramos

Os potenciais hídricos do caule e dos ramos foram medidos no final da estação seca, em 31 de agosto e 01 de setembro de 2007. O potencial hídrico do caule foi estimado a partir do potencial hídrico de ramos cobertos com sacos plásticos durante a noite para evitar a transpiração noturna, segundo Bucci *et al.* (2004b). Os sacos foram colocados nos ramos no dia anterior à coleta, por volta das 17h. Os ramos que foram utilizados para medir o potencial hídrico do caule ao meio-dia foram cobertos com papel alumínio e com sacos plásticos também no dia anterior. Os potenciais hídricos medidos na madrugada (ψ_{max}) e ao meio-dia (ψ_{min}) foram obtidos de uma folha coberta (não-transpirando) e de uma folha exposta (transpirando) em 5 indivíduos por espécie. As folhas foram retiradas com pecíolo, sendo colocadas rapidamente em sacos plásticos com feixe hermético e mantidas no escuro dentro de um isopor com gelo, para evitar a perda de água por transpiração. As coletas foram procedidas na madrugada, entre 5h e 05h45min e ao meio-dia, entre 12h e 12h45min. As medições do potencial hídrico foram realizadas em câmara de pressão (PMS Model 1000, Corvallis Oregon US).

Não foi possível realizar estas medidas em *Qualea parviflora* e *Guapira noxia*, pois as mesmas estavam sem folhas na ocasião das coletas para análise.

3.4 Espessura da casca interna e da casca externa

Optou-se pelo uso dos termos casca externa e casca interna (Figura 1). As medições das espessuras da casca externa e da casca interna foram realizadas utilizando um paquímetro digital de precisão 0,01mm (Mitutoyo modelo digimatic) em cinco árvores por espécie. As árvores apresentavam diâmetros diferentes, por isso as espessuras das cascas foram divididas pelo raio do caule para transformar para

espessura relativa. A medição foi feita a 20-40 cm do solo, em 2-3 pontos ao longo da circunferência do tronco principal. Para as espécies de casca externa fissurada, as medições foram feitas na parte mais alta e entre essas partes e calculado um valor médio.

3.5 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico

Amostras de casca interna e de xilema foram obtidas com o auxílio de um trado de 4 mm de diâmetro, que foi inserido próximo à base do tronco de 3 árvores por espécie, em janeiro de 2008 (estação chuvosa). Curvas de liberação de umidade para casca interna e xilema foram geradas plotando potencial hídrico contra conteúdo relativo de água (CRA) para cada indivíduo separadamente.

As amostras foram transportadas ao laboratório em vidros fechados para a pesagem em balança com precisão de 0,001g. Em seguida, foram hidratadas em água destilada por duas horas para determinar a massa de saturação. Após esse período, as amostras foram rapidamente secas com papel para remoção do excesso de água. Depois foram pesadas e então seladas nas câmaras de psicrômetros (JRD Merrill Specialty Equipment, Logan, UT, USA) para determinação do potencial hídrico.

As câmaras foram colocadas em uma caixa de isopor para garantir a estabilidade térmica do meio. A evaporação da água da amostra para o interior da câmara inicia-se imediatamente após o fechamento da mesma e o equilíbrio acontece quando a amostra equilibra-se com o ar da câmara. A medição do potencial hídrico das amostras foi realizada com o microvoltímetro de ponto de orvalho (HR-33T; Wescor, Logan, UT, USA) no modo Dew Point. A primeira medição foi feita 3 horas após a selagem da câmara e continuou repetidamente numa

freqüência de intervalos de 30 a 60 minutos até que os valores de potencial hídrico medido entre um intervalo e outro fosse igual. Em seguida, as câmaras foram abertas e as amostras foram desidratadas por diferentes intervalos de tempo que variou entre 5 e 15 minutos. Após cada intervalo, as amostras foram novamente pesadas e seladas dentro das câmaras para outra determinação do potencial hídrico.

Esse procedimento foi repetido várias vezes até o potencial hídrico dos tecidos alcançar valores de -2,5 a -6,0 MPa. Cada psicrômetro foi calibrado com soluções de sacarose (0,1; 0,2; 0,4; 0,8; 1,15; 1,45; 1,80; 2,20M) de valores de potencial hídrico conhecidos, em discos de papel de filtro (Boyer 1995).

O conteúdo relativo de água (CRA) foi calculado como:

$$\text{CRA} = (m_f - m_s) / (m_{\text{sat}} - m_s)$$

Onde, m_f é a massa fresca; m_s é a massa seca determinada após secagem em estufa à 60° C por 72h; e m_{sat} é a massa saturada após duas horas de hidratação e sem excesso de água.

3.6 Capacitância

Para cada indivíduo, o valor de capacitância (C dada em $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$) foi determinado através de gráficos de massa cumulativa de água liberada contra o potencial hídrico do tecido, no intervalo de 0 a -2 MPa. A capacitância foi normalizada pelo volume dos tecidos de casca interna e xilema, para facilitar a comparação de quantidades absolutas de água liberada por unidade de potencial hídrico (Tyree & Ewers 1991). A massa cumulativa de água liberada por unidade de volume relativo do tecido foi calculada multiplicando o déficit do conteúdo relativo de

água do tecido (1 - CRA), a um dado valor de potencial hídrico, pela massa de água por unidade de volume do tecido na saturação. A massa de água por unidade de volume do tecido na saturação (Kg m^{-3}) foi calculada multiplicando a razão da massa saturada/massa seca de cada tecido pela densidade (Kg m^{-3}) e subtraindo a densidade do tecido.

A densidade (ρ) dos tecidos de casca interna e do xilema foi calculada como:

$$\rho = m_s / V$$

Onde, m_s é a massa seca da amostra, determinada após secagem em estufa à 60°C por 72h e V é o volume saturado da amostra.

O volume foi estimado pelo princípio de Arquimedes, que considera que todo corpo mergulhado num fluido fica submetido a uma força (empuxo) de baixo para cima igual ao peso do volume de fluido deslocado pelo corpo e cuja direção passa pelo ponto onde se encontrava o centro de gravidade do fluido deslocado (Guimarães 1999). Submergiu-se a amostra com o auxílio de uma agulha dentro de um bécker com água destilada, sendo tarado na balança, obtendo assim a massa de volume de água deslocado pela amostra. A densidade da água é de 1 g cm^3 , sendo assim a massa encontrada é proporcional ao volume da amostra.

3.7 Curvas pressão-volume

A partir da transformação dos dados das curvas de liberação de umidade, curvas de pressão-volume (pV) foram geradas plotando o inverso do potencial hídrico ($-1/\psi_a$) contra o déficit do conteúdo relativo de água do tecido (1 - CRA). Estas curvas representam o relacionamento característico entre o potencial hídrico e o grau de hidratação de uma dada região da planta (Tyree & Hammel 1972), onde a

diminuição da pressão celular com a progressiva perda de água está relacionada com a diminuição do volume celular. A pressão é representada pelo potencial hídrico da célula e o volume pelo déficit do conteúdo relativo de água (1-CRA).

Por meio das curvas pV, pôde-se obter o potencial osmótico na saturação extrapolando a porção linear da curva obtida até o valor do déficit de saturação hídrica igual a 1, bem como o valor do potencial hídrico no ponto de turgescência nula, no ponto em que a curva deixa de ser linear, como exemplificado na Figura 2.

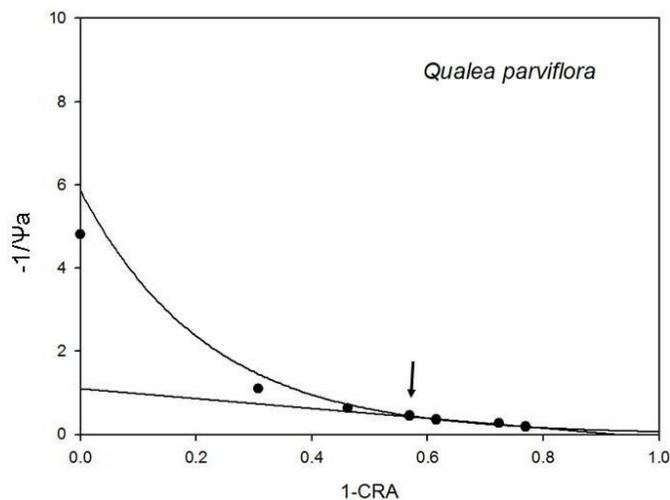


Figura 2. Exemplo de curva pressão volume. A seta indica o ponto de perda de turgor.

Os pontos desta curva que estão acima do ponto de perda de turgor (desde o primeiro ponto, onde a pressão é nula, até o último ponto de turgor total, quando o tecido está totalmente saturado) foram plotados contra os valores de 1- CRA de água do tecido para determinar o módulo de elasticidade volumétrico (ϵ), como exemplificado na Figura 3. Este módulo é derivado da inclinação desta relação (Cosgrove 1988) e representa a mudança da pressão de parede em referência a uma mudança relativa no volume celular (Tyree & Hammel 1972). Neste trabalho, foi determinado apenas o ϵ para a casca interna.

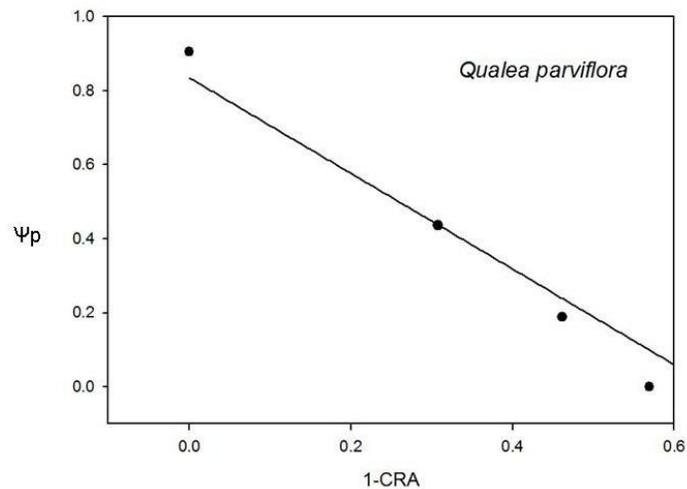


Figura 3. Exemplo de curva para determinação do módulo de elasticidade.

3.7 Anatomia da madeira

Para os estudos da anatomia da madeira, amostras foram retiradas a 30 cm do solo (i) abatendo a árvore (método destrutivo), para as madeiras de densidade elevada (*Q. dichotoma*, *Q. parviflora* e *M. cuspidata*) e nos casos das madeiras de menor densidade (ii) retirando uma amostra cilíndrica de 12 mm de diâmetro com sonda de Pressler reduzindo os danos mecânicos ao tronco (Cury 2001).

Foram retiradas amostras de dois indivíduos para cada espécie. De cada amostra de madeira foi retirado um corpo de prova da região mais externa (P3), de aproximadamente 1 cm, na mesma região utilizada para os experimentos de relações hídricas (Figura 4). O orifício deixado pela sonda foi preenchido por cera de abelhas, que é um produto que dificulta o acesso de microorganismos e insetos xilófagos, que podem danificar a estrutura da árvore.

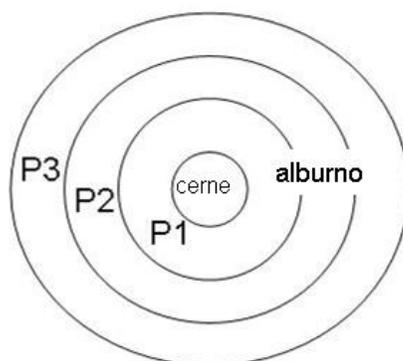


Figura 4. Esquema do xilema secundário dividido em partes: P1, P2 e P3 que são pertencentes ao alburno.

As amostras foram autoclavadas por 1 hora para o amolecimento e assim, propiciar a obtenção dos cortes em micrótomo de deslize (Marca Leica, modelo SM2000R). Foram obtidas seções transversais, longitudinais radiais e longitudinais tangenciais com espessura entre 30 e 40 μm , que foram clarificados em hipoclorito 50%. Após total clarificação, os cortes histológicos foram lavados com água destilada. Foram feitas duas colorações, (i) safranina e (ii) dupla coloração (safranina 1% e azul de alcian 3%). Os cortes foram desidratados em série etanólica ascendente (50, 70, 80, 95 e 100%) e submetidos a série etanólica/acetato de butila (3:1, 1:1, 1:3) e acetato de butila 100%. Os cortes foram montados em resina comercial (verniz vitral incolor ACRILEX), entre lâmina e lamínula de vidro.

As imagens foram obtidas usando uma câmera digital (Olympus C-7070) conectada a um microscópio óptico (Olympus CX31). Para as medições quantitativas, utilizou-se o programa Image Pro-Plus.4.5. As porcentagens dos vasos, do parênquima total (radial e axial), das fibras e do lúmen das fibras foram estimadas medindo os diferentes tipos de células em dez setores de área 400.000 μm^2 ou 0,4 mm^2 do plano transversal, escolhidos aleatoriamente nas seções transversais.

3.8 Análise estatística

Os dados foram analisados no programa STATISTICA 6, utilizando uma análise de variância fatorial (ANOVA dois fatores) para testar os efeitos dos gêneros e do grupo funcional (mata x cerrado) nos parâmetros estudados. Nesta análise o gênero foi tratado como um fator aleatório e o grupo funcional como fator fixo (Zar 1999). Para se testar o efeito do tratamento (ramos cobertos e expostos) no potencial hídrico, foi utilizada uma ANOVA de 3 fatores, onde o grupo funcional e o tratamento foram considerados fatores fixos e o gênero foi considerado fator aleatório. Os dados que não apresentaram normalidade ou homogeneidade de variâncias foram transformados para logaritmo na base 10. Para comparar o quanto da variância interespecífica geral no potencial hídrico pode ser atribuído diferenças entre o grupo funcional, gênero e tratamento, foi calculada porcentagem da soma dos quadrados (%SQ) da ANOVA fatorial para cada fator, seguindo Rosenthal e Rosnow (1985), onde $\%SQ = SQ_{fator} / SQ_{total}$; onde SQ_{fator} é a soma dos quadrados para um fator (grupo funcional, gênero ou tratamento) e SQ_{total} é a soma dos quadrados total. Para a comparação entre os tecidos foi utilizado o teste t pareado com espécies sendo pareadas dentro do gênero (Hoffmann *et al.* 2005). Regressão linear foi utilizada para testar a relação entre o conteúdo relativo de água no ponto de perda de turgor e C, C e ponto de perda de turgor, porcentagem de área total ocupada pela parede das fibras e densidade e porcentagem de área ocupada pelo parênquima (axial e radial) e C. Regressão exponencial foi utilizada para testar a relação entre C e densidade dos tecidos.

4 RESULTADOS

Foram escolhidos indivíduos com diâmetro e altura semelhantes entre si (Tabela 2). O grupo de mata teve diâmetro menor (7,5cm) do que o de cerrado (8,52cm) - ANOVA, $P=0,03$ - porém, o grupo de cerrado teve altura menor (3,0m) do que o de mata (4,0m) - ANOVA $P<0,0001$. Estas diferenças em altura foram devidas aos gêneros *Myrsine* (*M. ferrugineus*: 5,13m e *M. guianensis*: 2,27m; $P=0,0001$) e *Miconia* (*M. cuspidata*: 4,56m e *M. pohliana*: 2,60m; $P=0,001$). Dentro de cada espécie, houve relação linear positiva entre o diâmetro e a altura, assim quanto maior o diâmetro maior a altura.

Na média, a casca externa representa 25% do raio do caule no grupo do cerrado e apenas 6% da mata, sendo estatisticamente maior para as espécies de cerrado (ANOVA, $P=0,0001$). Apenas três espécies de mata apresentaram casca externa relativamente espessa (Tabela 2), *Styrax camporum* e *Vochysia tucanorum* que apresentaram, em média, 7% de casca em relação ao raio, sendo menor do que seus pares de cerrado (ANOVA, $P<0,05$) e *Qualea dichotoma* que apresentou 26%, sendo igual à *Q. parviflora* (ANOVA, $P=0,99$).

Por outro lado, a porcentagem de casca interna foi igual entre os dois grupos funcionais, representando 12% do raio do caule (ANOVA, $P=0,85$). Não houve diferenças estatísticas para a maioria das espécies do mesmo par congênico (ANOVA, $P>0,05$), com exceção de *Myrsine* ($P=0,01$).

Tabela 2 – Altura, diâmetro basal e espessura relativa da casca interna e externa das árvores estudadas. Diâmetro e espessura das cascas medidos a 20-40 cm acima da superfície do solo. A espessura relativa é a espessura da casca interna ou externa dividida pelo raio da árvore. Os valores são médias \pm erro padrão (N=5).
 Legenda: * espécies características de cerrado. ** --- espessura de casca externa muito fina (desprezível).

Espécie	Altura (m)	Diâmetro basal (cm)	Espessura relativa**	
			Casca interna	Casca externa
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.*	2,7 \pm 0,09	7,9 \pm 0,37	0,22 \pm 0,02	0,06 \pm 0,01
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	3,8 \pm 0,06	7,3 \pm 0,23	0,21 \pm 0,03	---
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.*	2,6 \pm 0,20	6,8 \pm 0,65	0,09 \pm 0,004	0,25 \pm 0,02
<i>Miconia cuspidata</i> Naud.	4,5 \pm 0,15	6,1 \pm 0,08	0,07 \pm 0,003	---
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze*	2,3 \pm 0,01	5,5 \pm 0,06	0,23 \pm 0,02	0,20 \pm 0,05
<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng	5,1 \pm 0,39	6,6 \pm 0,73	0,14 \pm 0,01	---
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell*	2,7 \pm 0,03	8,6 \pm 0,40	0,05 \pm 0,01	0,35 \pm 0,04
<i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell	3,8 \pm 0,14	6,6 \pm 0,47	0,06 \pm 0,01	---
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.*	3,4 \pm 0,08	8,8 \pm 0,36	0,06 \pm 0,01	0,28 \pm 0,03
<i>Styrax camporum</i> Pohl	3,9 \pm 0,33	7,8 \pm 1,30	0,12 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01
<i>Qualea parviflora</i> Mart.*	3,6 \pm 0,21	10,5 \pm 0,9	0,07 \pm 0,02	0,22 \pm 0,03
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	3,0 \pm 0,08	8,1 \pm 0,43	0,11 \pm 0,01	0,26 \pm 0,04
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl*	3,9 \pm 0,38	11,4 \pm 1,7	0,12 \pm 0,007	0,40 \pm 0,06
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	3,4 \pm 0,67	9,8 \pm 1,86	0,14 \pm 0,01	0,07 \pm 0,027
Média: espécies do cerrado	3,0	8,5	0,12	0,25
Média: espécies da mata	4,0	7,5	0,12	0,06

4.1 Potencial hídrico de ramos cobertos (ensacados) e expostos

O potencial hídrico medido, na madrugada, diferiu entre os dois tratamentos, sendo que os ramos cobertos tiveram potenciais hídricos mais positivos do que os ramos expostos, porém não houve efeito do grupo funcional nem do gênero (Figura 5 e Tabela 3). Ao meio dia, houve efeito do tratamento, os ramos cobertos apresentaram potenciais hídricos mais positivos do que os ramos expostos, e também do grupo funcional, as espécies de cerrado apresentaram o potencial hídrico mais positivo do que as espécies de mata, mas não houve efeito do gênero (Figura 5 e Tabela 3).

A variância interespecífica geral (%SQ) foi principalmente explicada pelas diferenças entre os gêneros, seguido pelo efeito do tratamento, com uma menor contribuição do grupo funcional (Tabela 3).

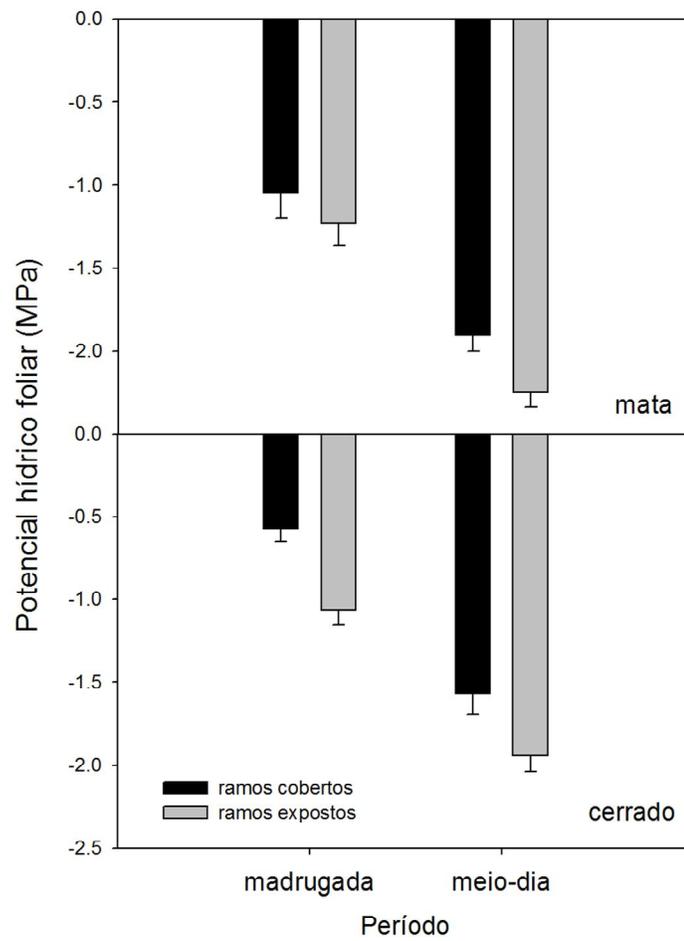


Figura 5. Potencial hídrico foliar de ramos cobertos e expostos para o conjunto de espécies de mata de galeria e do cerrado, na madrugada e ao meio-dia, no período de seca. (agosto 2008). As barras indicam o erro padrão.

Tabela 3. Grau de liberdade (GL), Porcentagem da variância total interespecífica (%SQ), que é explicado pela filogenia (gênero) e pelo grupo funcional.

Características	GL	%SQ	F	P
Madrugada *				
Grupo funcional	1	5,57	3,074	0,154
Tratamento	1	12,51	155,211	0,000
Gênero	4	32,69	7,263	0,208
Grupo funcional x tratamento	1	2,55	3,322	0,142
Grupo funcional x gênero	4	7,25	2,360	0,212
Tratamento x gênero	4	0,32	0,105	0,974
Grupo funcional x tratamento x gênero	4	3,07	1,704	0,157
Erro	80	36,04		
Meio-Dia				
Grupo funcional	1	7,85	25,671	0,007
Tratamento	1	9,81	54,279	0,001
Gênero	1	38,47	62,343	0,333
Grupo funcional x tratamento	1	0	0,005	0,943
Grupo funcional x gênero	4	1,22	0,911	0,534
Tratamento x gênero	4	0,74	0,548	0,712
Grupo funcional x tratamento x gênero	4	1,34	0,662	0,620
Erro	80	40,56		

* Para obter a homogeneidade de variâncias, os dados de potencial hídrico da madrugada foram transformados para logaritmo na base 10.

4.2 Conteúdo relativo de água e potencial hídrico

Em todas as espécies, no xilema e na casca interna, o potencial hídrico decresceu exponencialmente com o conteúdo relativo de água (CRA). A curva de declínio no potencial hídrico com o CRA diferiu entre casca interna e xilema para a maioria das espécies, sem um padrão característico para o tipo funcional, mas com um padrão semelhante dentro do mesmo gênero (Figura 6 e 7).

Através das curvas de liberação de umidade foram obtidos valores de potencial hídrico correspondente a uma redução de 50% do CRA. Não houve diferenças estatísticas entre os grupos funcionais para os valores de potencial hídrico com redução de 50% do CRA dentro do mesmo tecido (teste t, $P > 0,05$). Ao perder 50% da umidade, houve uma queda de -2,5 MPa no potencial hídrico do xilema para as espécies de mata e de cerrado e de -1,46 MPa no potencial hídrico da casca interna dos dois grupos funcionais, entretanto, estes valores são estatisticamente iguais (teste t, $P > 0,05$).

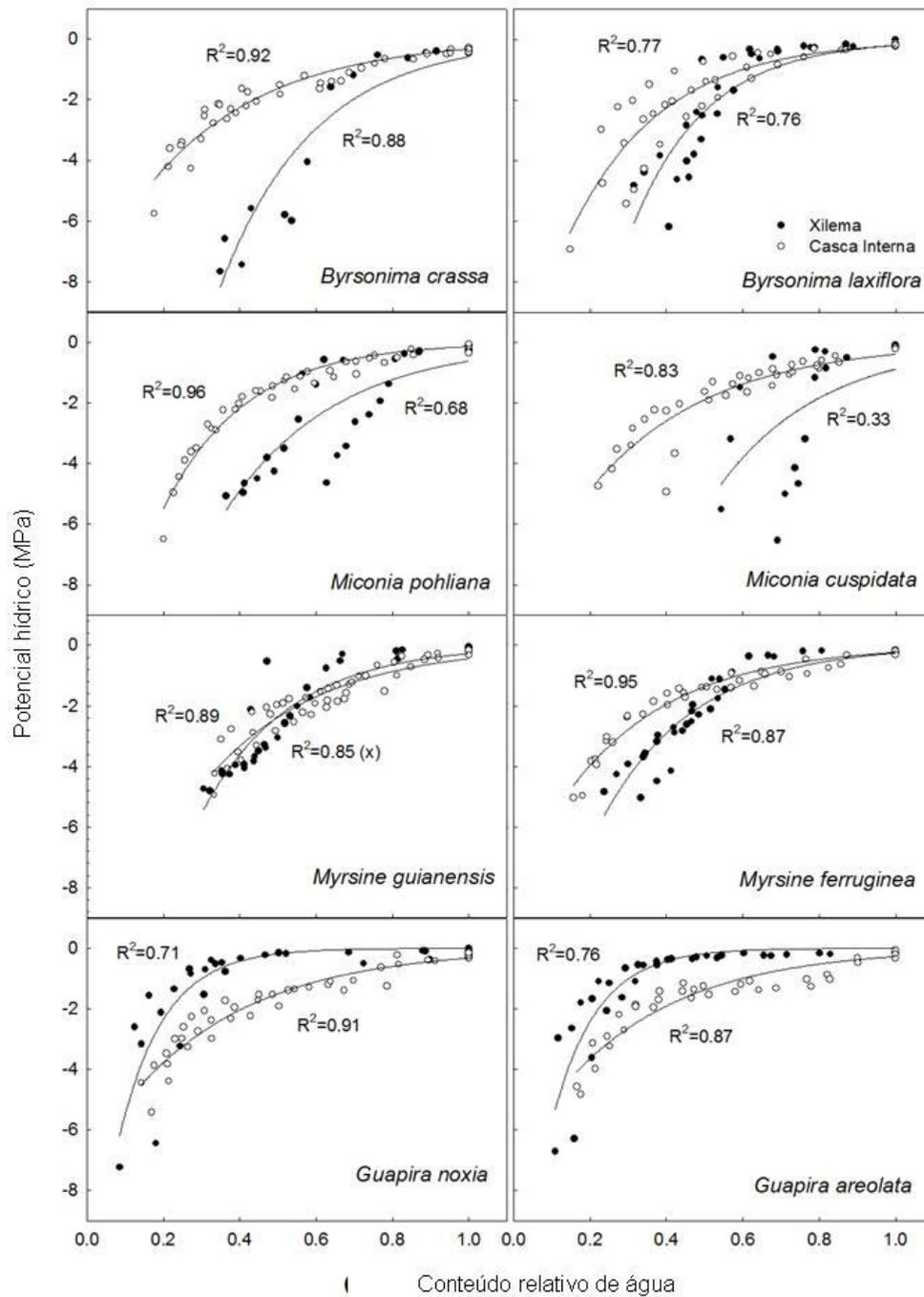


Figura 6. Relação entre potencial hídrico e conteúdo relativo de água em 4 pares congêneros de espécies de cerrado e de mata. Legenda: símbolos fechados= xilema; símbolos abertos= casca interna; gráficos à esquerda= espécies de cerrado; gráficos à direita= espécies de mata. Os valores de R^2 das curvas estão indicados. As curvas foram traçadas utilizando uma função exponencial ($Y = a \cdot e^{-b \cdot x}$). Em todos os casos ($P < 0,001$), exceto em *Miconia cuspidata* - xilema ($P = 0,01$).

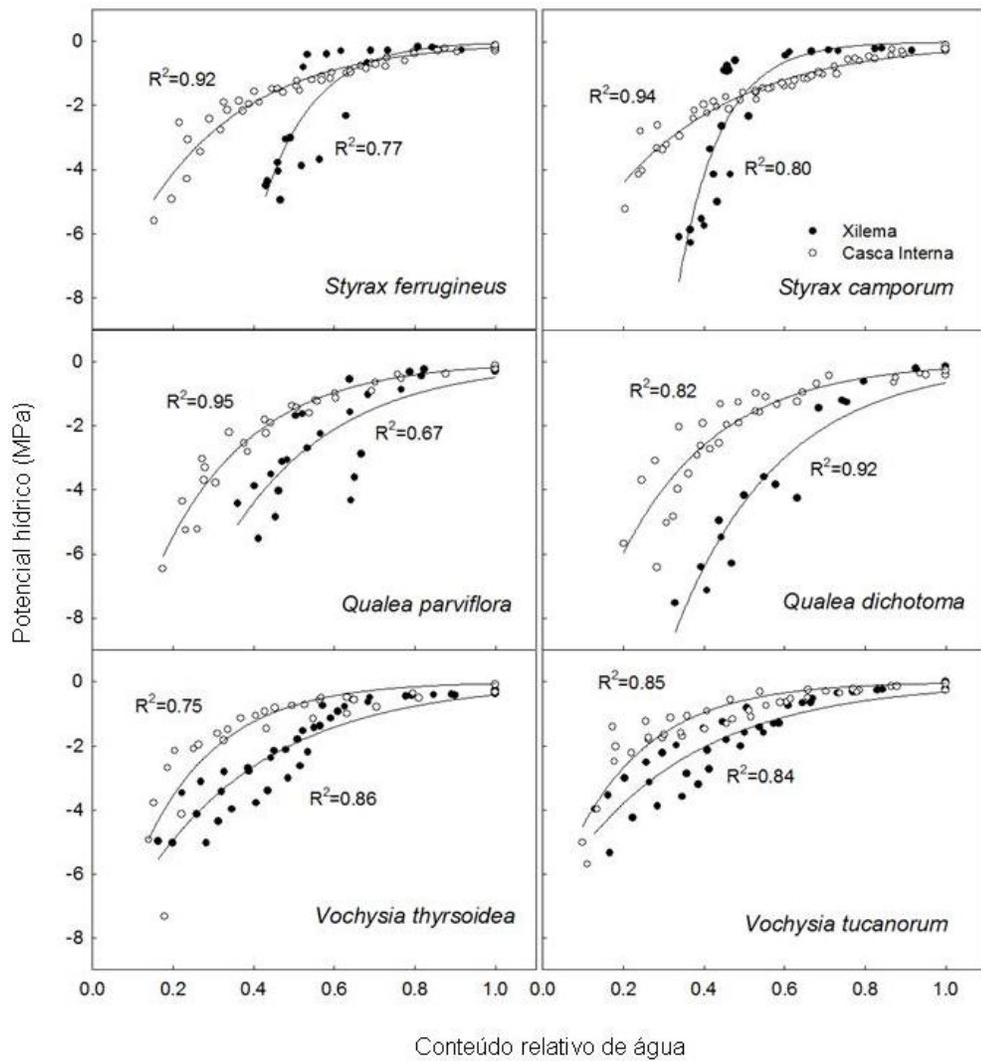


Figura 7. Relação entre potencial hídrico e conteúdo relativo de água em 3 pares congêneros de espécies de cerrado e de mata. Legenda: símbolos fechados= xilema; símbolos abertos= casca interna; gráficos à esquerda= espécies de cerrado; gráficos à direita= espécies de mata. Os valores de R² das curvas estão indicados. As curvas foram traçadas utilizando uma função exponencial ($Y = a \cdot e^{-b \cdot x}$). Em todos os casos $P < 0,001$.

4.3 Capacitância

Quando a densidade do tecido (casca interna e xilema) foi usada para normalizar a relação entre potencial hídrico e CRA com base no volume de cada tecido, a água acumulada liberada aumentou hiperbolicamente com o declínio do potencial hídrico. Esta curva apresentou uma fase inicial linear até um valor limite, seguido por um aumento marginal na água acumulada liberada, mesmo com a diminuição do potencial hídrico (Figuras 8 e 9).

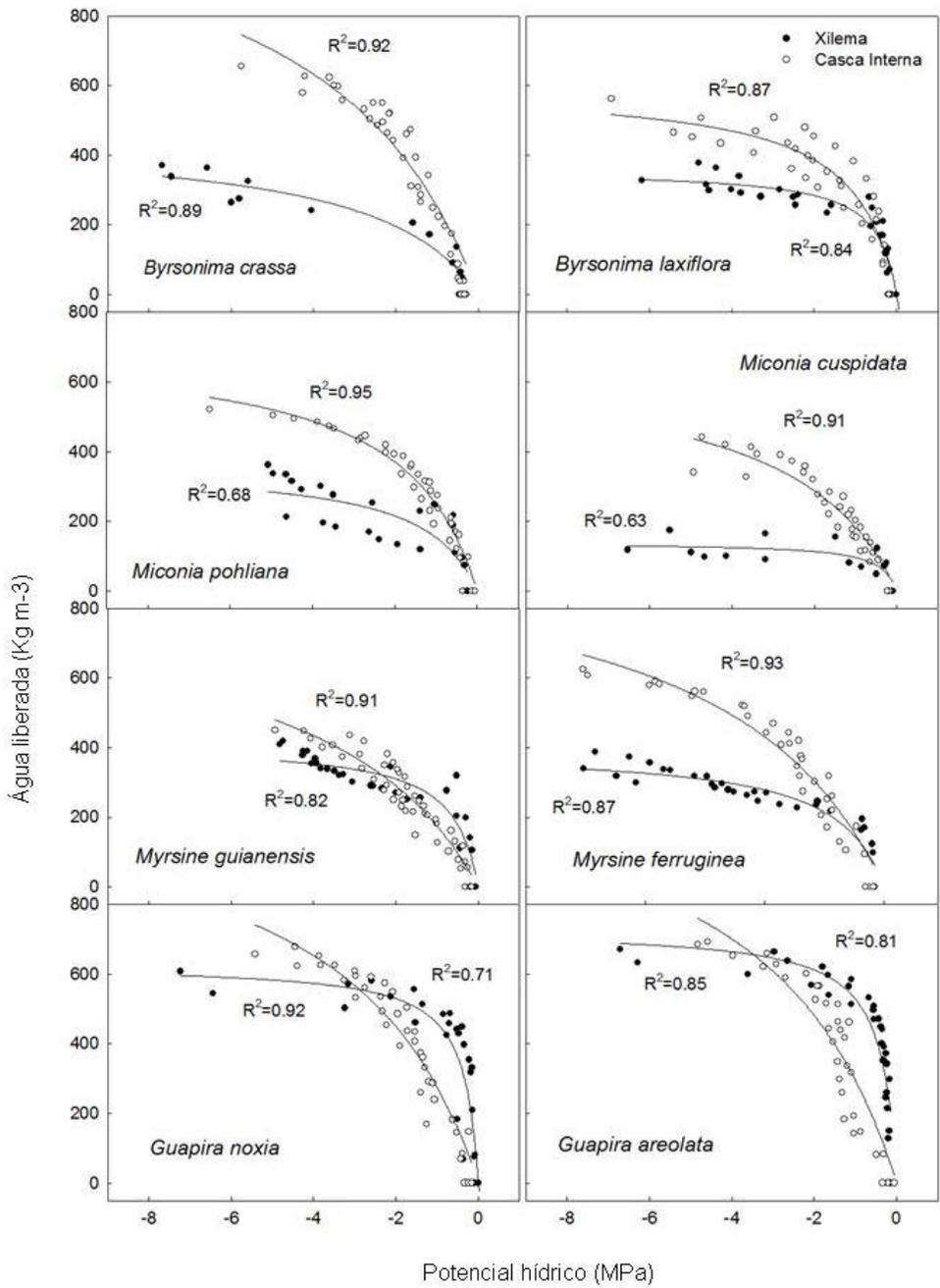


Figura 8. Quantidade cumulativa de água liberada por volume de cada tecido em função do potencial hídrico de cada tecido. Legenda: símbolos fechados= xilema; símbolos abertos= casca interna; gráficos à esquerda= espécies de cerrado; gráficos à direita= espécies de mata. Os valores de R² das curvas estão indicados. As curvas foram traçadas utilizando uma função hiperbólica de fórmula $Y = \frac{a * x}{b + x}$. Em todos os casos P<0,001.

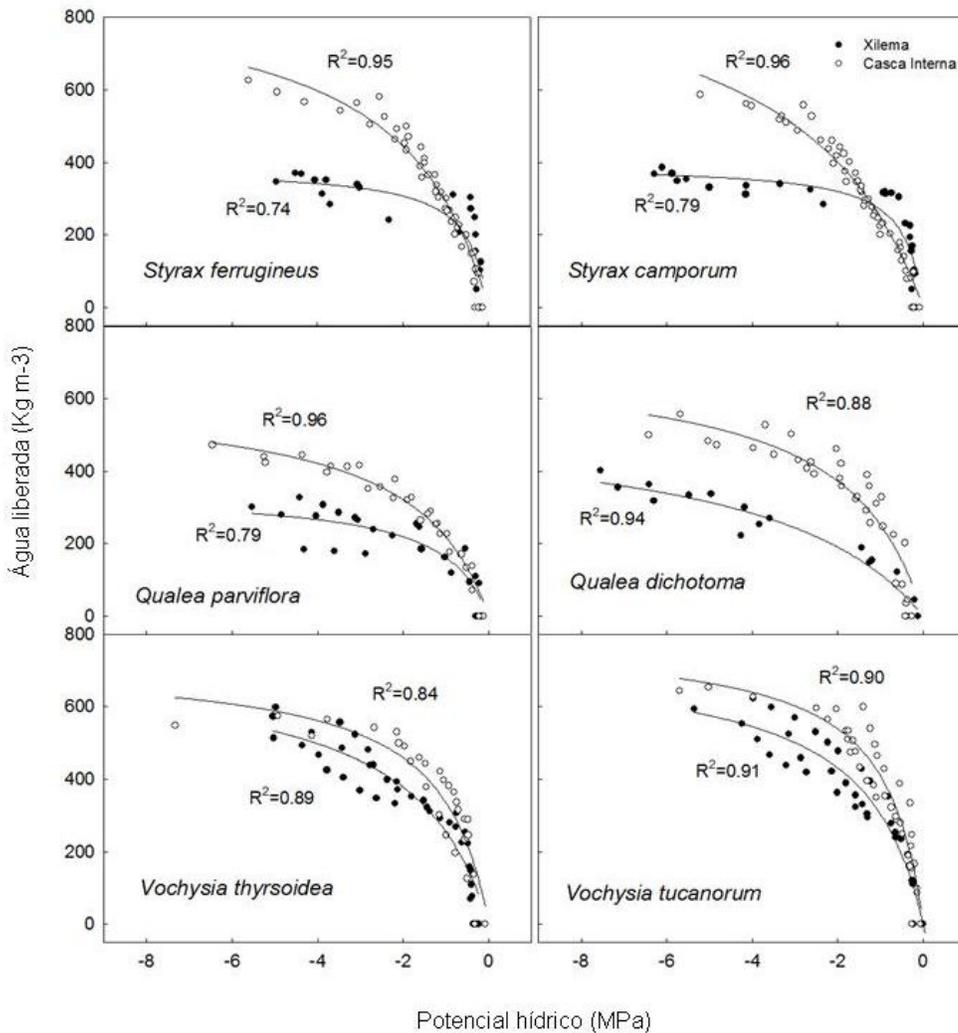


Figura 9. Quantidade cumulativa de água liberada por unidade de volume de cada tecido em função do potencial hídrico de cada tecido. Legenda: símbolos fechados= xilema; símbolos abertos= casca interna; gráficos à esquerda= espécies de cerrado; gráficos à direita= espécies de mata. Os valores de R² das curvas estão indicados. As curvas foram traçadas utilizando uma função hiperbólica de fórmula $Y = \frac{a * x}{b + x}$. Em todos os casos P<0,001.

Os valores de capacitância (C) foram estabelecidos no intervalo de potencial hídrico de 0 a -2 MPa para a casca e o xilema. Os valores não diferiram entre os grupos funcionais. Entre as espécies de mata, a capacitância no xilema variou de 56 a 310 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$, em média 158,8 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$ e na casca variou de 142 a 272 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$, em média 196 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$. As médias não diferem estatisticamente (Figura 10, teste t, $P=0,31$). O valores de C para as espécies de cerrado variou, no xilema, de 97 a 263 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$, em média 154 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$ e na casca, de 144 a 230 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$, em média 195,6 $\text{Kg m}^{-3} \text{MPa}^{-1}$. As médias também não diferem (Figura 10, teste t, $P=0,13$).

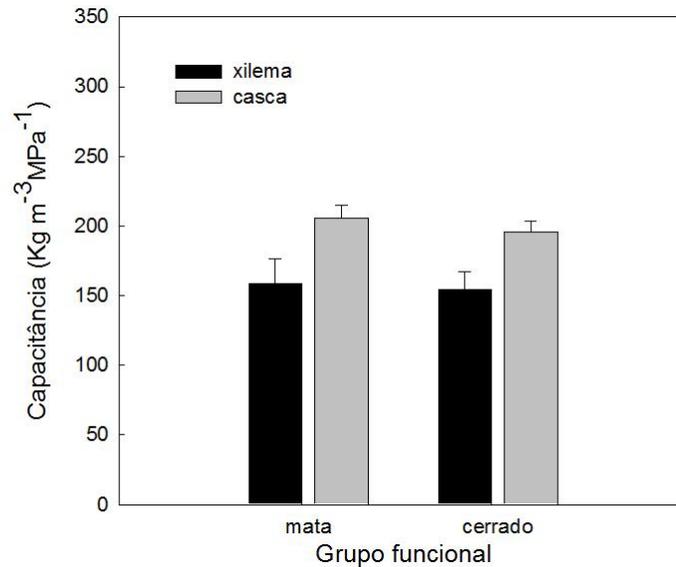


Figura 10. Capacitância do xilema e da casca interna para cada grupo funcional. As barras indicam o erro padrão. N=3.

Quando os valores de C entre os tecidos foram comparados separadamente para cada espécie, a C da casca foi estatisticamente maior do que a C do xilema na maioria das espécies (teste t, $P < 0,05$, Figura 11). Quatro espécies apresentaram a C do xilema igual à C da casca, *Byrsonima laxiflora*, *Vochysia thyrsoidea*, *Guapira areolata* e *Myrsine ferruginea* (teste t, $P > 0,05$) e apenas *G. areolata* teve a C no xilema maior do que a C na casca (teste t, $P = 0,04$).

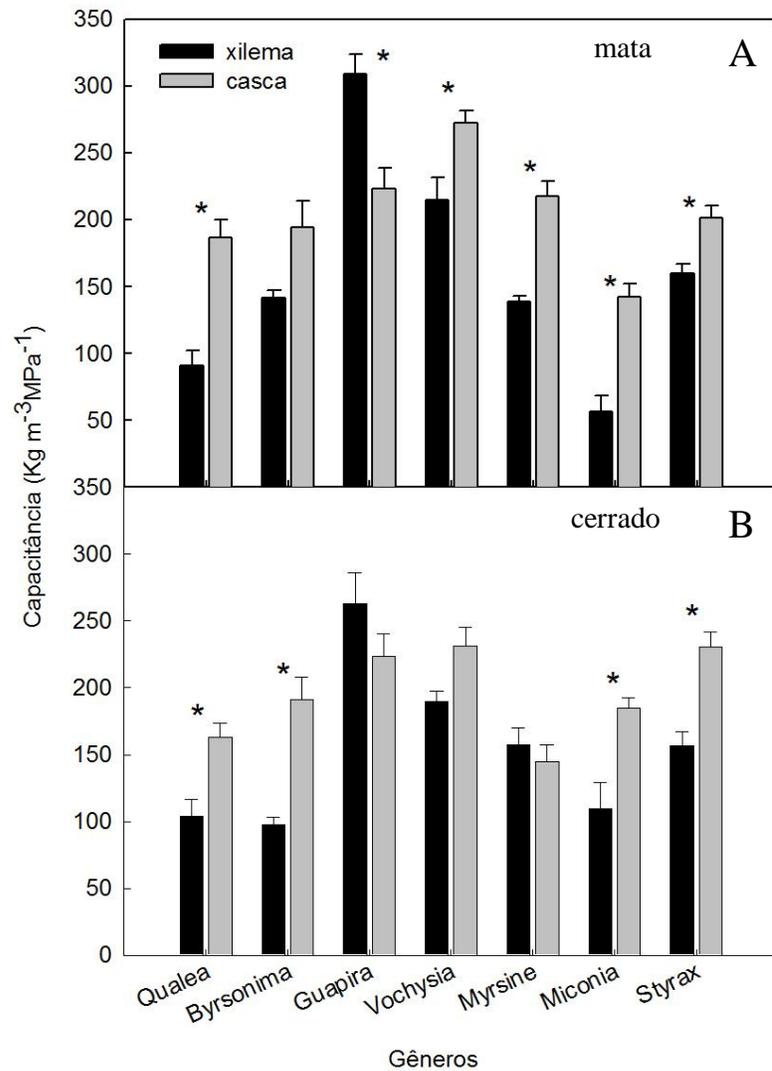


Figura 11. A. Capacitância do xilema e da casca interna para os gêneros de mata. **B.** Gêneros de cerrado. As barras indicam o erro padrão. N=3. * diferença significativa ente espécies do mesmo gênero (teste t, $P < 0,05$).

Os valores de capacitância também foram comparados para os gêneros em cada tecido separadamente. *Byrsonima laxiflora* e *B. crassa* foram diferentes quanto à C no xilema (Figura 12A, teste t, $P=0,005$) e 2 gêneros, *Myrsine* (*M. ferruginea* e *M. guianensis*) e *Miconia* (*M. cuspidata* e *M. pohliana*) exibiram diferenças entre C na casca (Figura 12B, teste t, $P=0,01$ e $P=0,03$ respectivamente). Segundo uma ANOVA fatorial, apenas o gênero *Myrsine* apresenta diferença na C da casca entre as espécies (P=0,02).

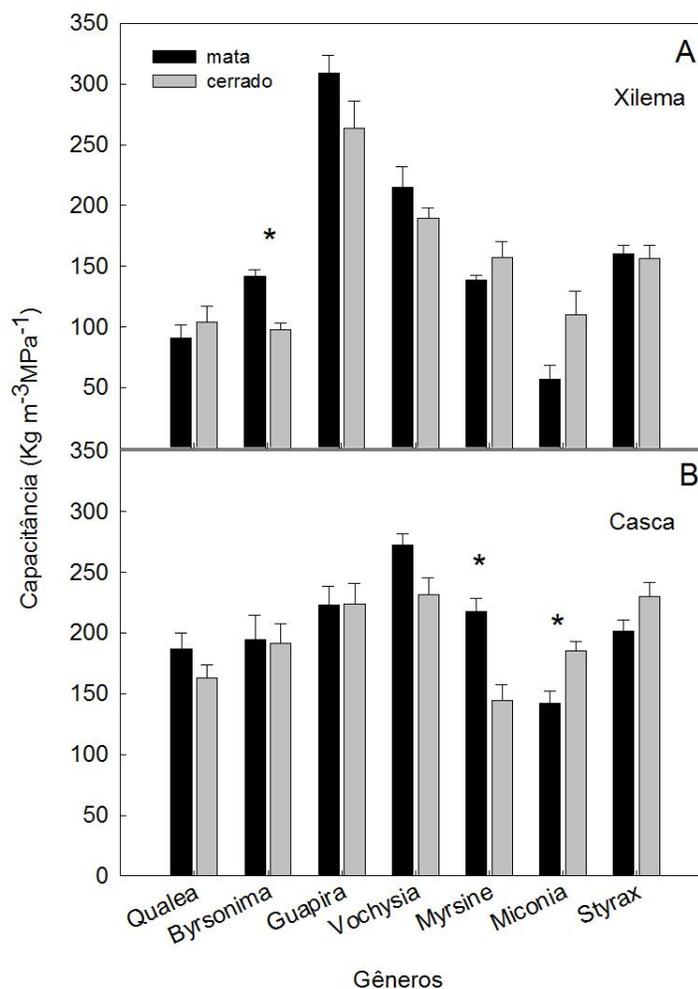


Figura 12. Comparação entre os grupos funcionais (mata e cerrado) quanto aos valores de capacitância. **A.** Capacitância do xilema para cada gênero. **B.** Capacitância da casca interna para cada gênero. As barras indicam o erro padrão. N=3. Legenda: * diferença significativa entre espécies do mesmo gênero (teste t, $P<0,05$).

Houve uma relação exponencial entre os valores de capacitância e os valores de densidade dos tecidos (Figura 13), para xilema ($R^2= 0,90$; $P<0,0001$) e para casca interna ($R^2= 0,47$; $P=0,006$).

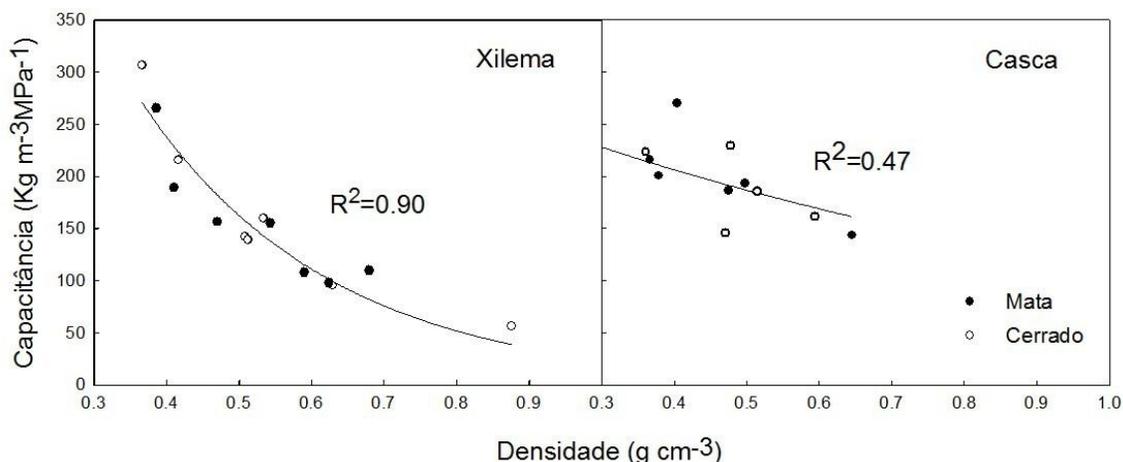


Figura 13. Relação entre capacitância e densidade para o xilema e casca interna das espécies congênicas. São apresentados os valores médios de capacitância para cada tecido. Grupos funcionais plotados juntos. Legenda: símbolos fechados= mata; símbolos abertos= cerrado. Os valores de R^2 das curvas estão indicados.

A densidade da madeira¹ foi estatisticamente igual entre os dois grupos funcionais (mata e cerrado), em média $0,53 \text{ g cm}^{-3}$ (ANOVA, $P=0,45$), porém houve efeito do gênero, em que *Miconia cuspidata* tem a maior densidade da madeira ($0,87 \text{ g cm}^{-3}$) e *Guapira noxia* e *G. areolata* a menor ($0,36 \text{ g cm}^{-3}$). A densidade da casca também não diferiu entre os grupos, com o valor médio de $0,42 \text{ g cm}^{-3}$; houve efeito do gênero, novamente para *Miconia cuspidata*, que tem a maior densidade da casca ($0,64 \text{ g cm}^{-3}$) e as duas espécies de *Guapira* que possuem a menor densidade ($0,25 \text{ g cm}^{-3}$). No entanto, nos dois grupos funcionais, a densidade da madeira foi significativamente maior do que a densidade da casca (ANOVA, $P=0,0001$).

1. Densidade da madeira= densidade do xilema

4.4 Curvas Pressão volume

A porção inicial da curva PV, quando o tecido está completamente túrgido e o potencial hídrico é igual a zero, é curvilínea (exemplo *Qualea parviflora*, Figura 2). A curva inicia-se no ponto de saturação e declina rapidamente quando a água está sendo perdida e alcança o ponto de perda de turgor, onde o potencial de pressão é zero e o potencial da água é igual ao potencial osmótico da célula.

As espécies de cerrado alcançaram, no xilema e na casca interna, potenciais osmóticos na saturação (ponto de turgor pleno) iguais aos das espécies de mata. O potencial osmótico no ponto de perda de turgor no xilema também foi igual para os grupos funcionais, porém foi estatisticamente diferente na casca interna, sendo mais negativo para as espécies de cerrado (ANOVA; $P= 0,007$). Quanto aos tecidos, o potencial osmótico no ponto de perda de turgor foi mais negativo dentro do xilema do que na casca, para os dois grupos funcionais (Tabela 4; ANOVA, $P<0,05$). Não existem diferenças para o ponto de turgor pleno entre os tecidos, xilema e casca, para os dois grupos funcionais.

Para os dois grupos funcionais, os tecidos de xilema e casca, alcançaram o ponto de turgescência nula ao perderem, em média, 50% do conteúdo relativo de água, não diferindo (ANOVA, $P>0,05$). Entre os gêneros, houve diferença estatística quanto ao CRA na perda de turgor dentro do xilema (ANOVA, $P>0,05$), *Guapira areolata* (CRA= 0,74) e *Guapira noxia* (CRA= 0,70), tiveram valores bem acima das demais espécies e *Miconia cuspidata* chegou ao ponto de perda de turgor com pequena quantidade de água perdida (CRA= 0,32).

Tabela 4 – Potenciais osmóticos no turgor pleno e na perda do turgor para xilema e casca interna e o módulo de elasticidade máxima da casca interna obtidos das curvas pressão volume. Os valores são médias dos potenciais osmóticos (ψ_{π}) em MPa e do módulo de elasticidade volumétrica (ϵ) em MPa, N=3. Legenda: * espécies características de cerrado.

Espécies	ψ_{π} turgor pleno		ψ_{π} perda do turgor		ϵ
	xilema	casca	xilema	casca	
<i>Byrsonima crassa</i> Nied.*	- 2,27	- 0,72	- 5,17	- 1,65	1,55
<i>Byrsonima laxiflora</i> Griseb.	- 0,79	- 0,62	- 2,94	- 1,48	1,12
<i>Miconia pohliana</i> Cogn.*	- 1,64	- 0,65	- 3,66	- 1,73	1,25
<i>Miconia cuspidata</i> Naud.	- 1,30	- 0,67	- 3,33	- 1,34	1,77
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze*	- 1,54	- 1,07	- 3,30	- 2,02	2,79
<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng	- 0,89	- 0,69	- 2,27	- 1,30	1,67
<i>Guapira noxia</i> (Netto) Lundell*	- 0,22	- 0,79	- 1,02	- 1,54	2,88
<i>Guapira areolata</i> (Heimerl) Lundell	- 0,22	- 0,65	- 1,18	- 1,23	3,41
<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.*	- 0,88	- 0,68	- 2,91	- 1,34	1,43
<i>Styrax camporum</i> Pohl	- 0,86	- 0,80	- 3,58	- 1,35	2,05
<i>Qualea parviflora</i> Mart.*	- 0,70	- 0,72	- 2,91	- 1,74	1,38
<i>Qualea dichotoma</i> (Mart.) Warm.	- 2,11	- 0,61	- 3,92	- 1,48	1,06
<i>Vochysia thyrsoidea</i> Pohl*	- 1,17	- 0,45	- 2,29	- 1,06	0,89
<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	- 0,76	- 0,60	- 1,70	- 1,17	0,96
Média: Espécies do cerrado	- 1,20	- 0,73	- 3,04	- 1,58	1,74
Média: Espécies da mata	- 0,99	- 0,66	- 2,70	- 1,33	1,72

Houve uma relação positiva entre o conteúdo de água no ponto de perda de turgor e C, para o tecido do xilema ($R^2=0,82$; $P<0,0001$), como pode ser visto na Figura 14, mas não houve relação para a casca interna ($R^2=0,26$; $P=0,06$).

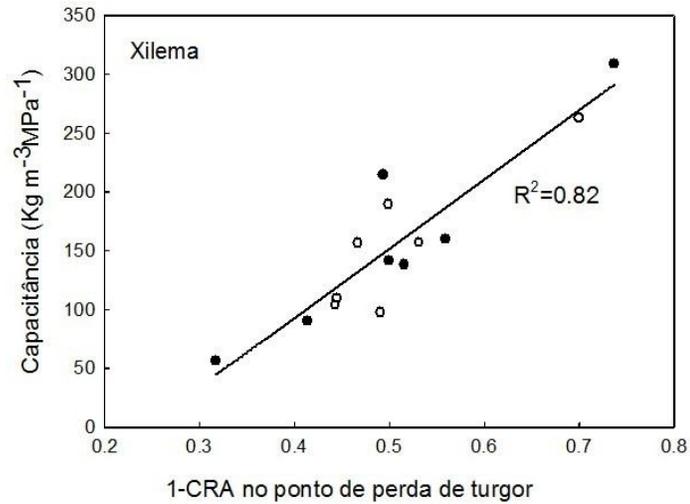


Figura 14. Relação entre 1- CRA no ponto de perda de turgor e capacitância para o xilema. Cada ponto representa o valor médio de uma espécie. Legenda: símbolos abertos= cerrado; símbolos fechados= mata. Os valor de R^2 da regressão estão indicados. $P<0,01$.

Quanto maior o valor de C, menos negativo foi o ponto de perda de turgor no xilema ($R^2= 0,75$; $P=0,012$) e casca ($R^2= 0,70$; $P=0,018$) das espécies de cerrado, enquanto que para as espécies de mata a relação foi significativa apenas para o xilema ($R^2= 0,81$; $P=0,0058$) (Figura 15).

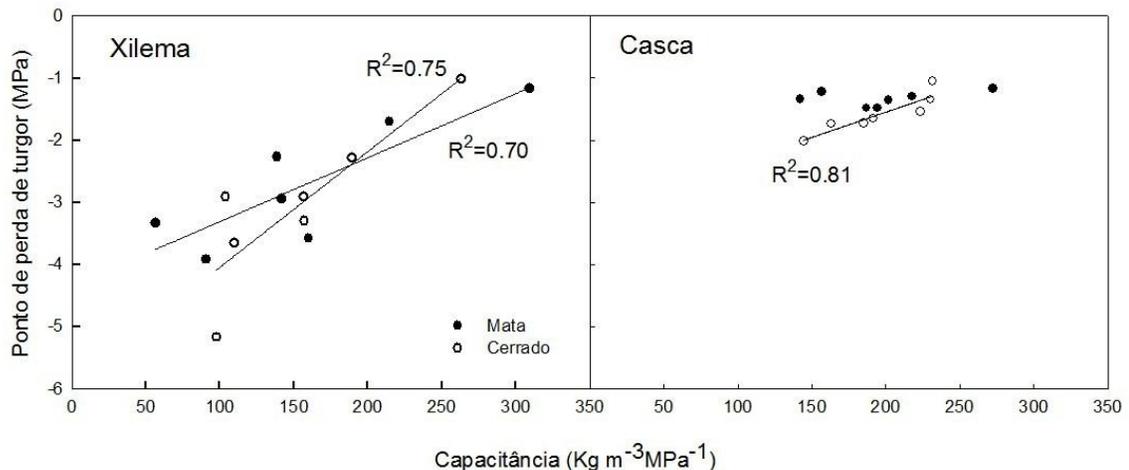


Figura 15. Relação entre ponto de perda de turgor (MPa) e capacitância dentro de cada tecido (xilema e casca) das espécies congêneras. São apresentados os valores médios para cada espécie. Legenda: símbolos fechados= mata; símbolos abertos= cerrado. Os valores de R^2 das curvas estão indicados, com exceção para a casca das espécies de mata, cuja relação não foi significativa ($P>0,05$).

O módulo de elasticidade volumétrica da casca foi em média 1,72 MPa para os dois grupos funcionais (Tabela 3), não diferindo estatisticamente (ANOVA, $P=0,90$). Porém houve efeito do gênero, *Guapira* apresentou o maior valor e apenas não diferiu de *Myrsine* (ANOVA, $P=0,13$).

4.5 Anatomia da madeira

Em relação à área transversal do xilema, o grupo de mata apresentou a maior porcentagem de fibras (46%) do que o de cerrado (41%) (ANOVA, $P=0,002$), menor de parênquima (39%) do que o de cerrado (45%) (ANOVA, $P=0,001$) e porcentagem igual de vasos, que representou em média 14% da área de ambos.

A Figura 16 apresenta uma comparação entre os gêneros de mata e de cerrado, quanto à porcentagem da área transversal ocupada por vasos (Figura 16A), fibras (Figura 16B) e parênquima (Figura 16C). Apenas *Miconia cuspidata* (mata) apresentou maior porcentagem de vasos (ANOVA, $P=0,01$) e de fibras (ANOVA, $P=0,0009$) do que seu par do cerrado, *Miconia pohliana*. As espécies do mesmo gênero não se diferenciaram entre si quanto à porcentagem de parênquima.

As espécies de mata tiveram 6-10% da área da madeira ocupada pelo lúmen das fibras, com média de 7%. As espécies de cerrado apresentaram uma faixa maior de variação, entre 1-13%, mas com média igualmente de 7%, não havendo, neste aspecto, diferença estatística entre grupos funcionais (ANOVA, $P=0,31$). As fibras de *Qualea parviflora* têm área de lúmen insignificante (1%, Figura 23).

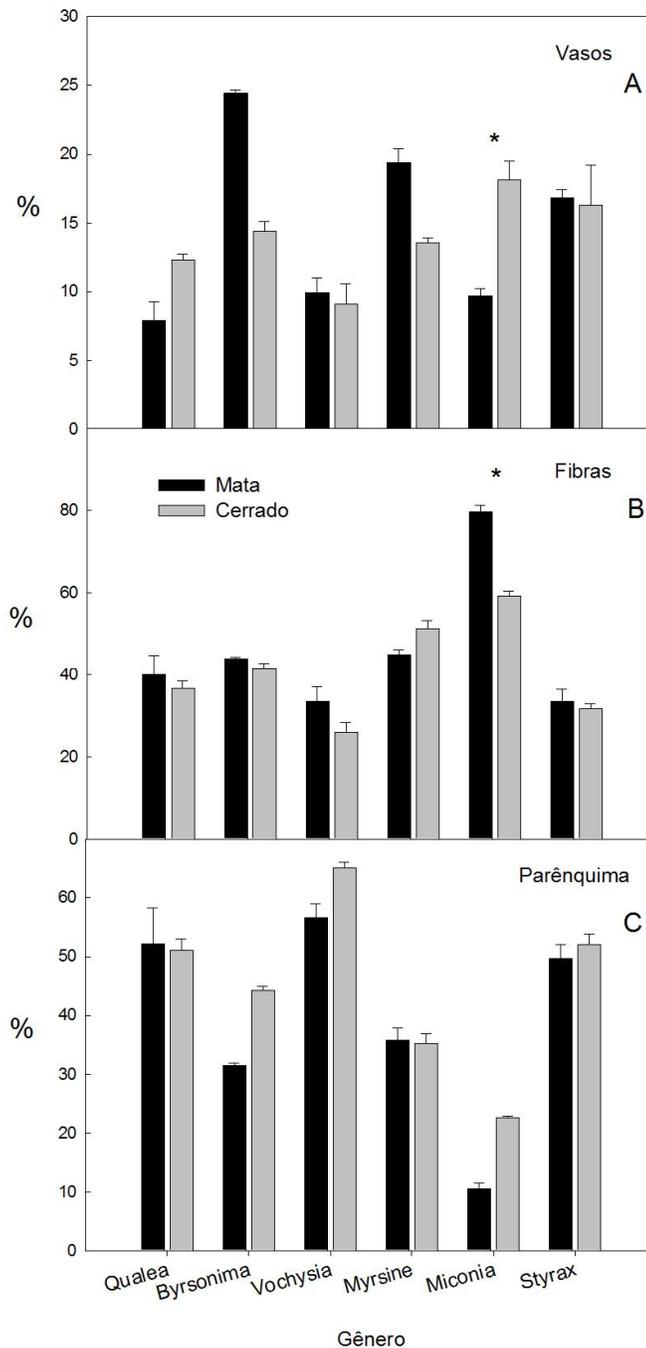


Figura 16. Porcentagem (%) média ocupada por vasos, fibras e parênquima na área transversal da madeira das espécies de mata e cerrado. **A.** Porcentagem média dos vasos. **B.** Porcentagem média das fibras. **C.** Porcentagem média de parênquima. As barras indicam o erro padrão. N=2. Legenda: preto= mata; cinza= cerrado; * = diferença significativa ente espécies do mesmo gênero (teste t, $P < 0,05$).

Para o conjunto de espécies, quanto maior a porcentagem da área ocupada pela parede das fibras, maior a densidade da madeira ($R^2=0,75$; $P=0,0003$; Figura 17). A relação foi menor quando a densidade da madeira foi plotada com a porcentagem total de área de fibras, ou seja, área ocupada pela parede + lúmen, ($R^2=0,66$; figura não mostrada). A densidade da madeira plotada contra a soma da porcentagem de fibras com a porcentagem de vasos resultou em regressão positiva, quando os dois grupos funcionais foram plotados juntos ($R^2=0,44$; $p=0,02$; figura não mostrada).

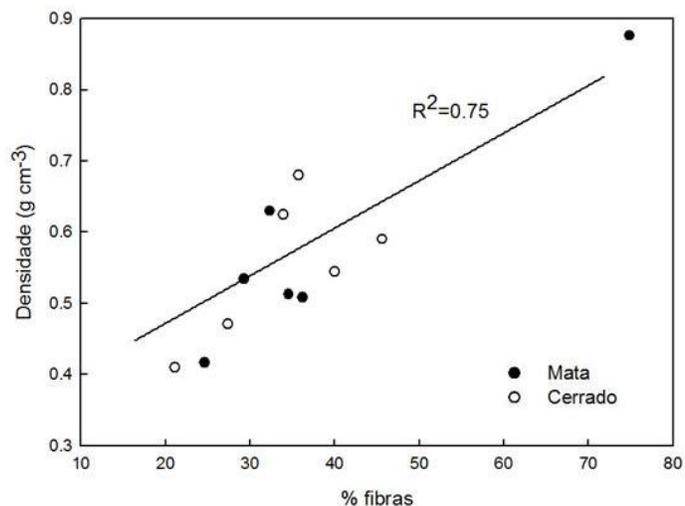


Figura 17. Relação entre porcentagem (%) da área total da madeira ocupada por fibras e densidade da madeira para os grupos funcionais plotados juntos. Cada ponto é o valor médio de uma espécie. Legenda: símbolos fechados= mata; símbolos abertos= cerrado.

Houve relação positiva entre a capacitância e a soma das porcentagens de áreas ocupadas por parênquima, lumens das fibras e vasos ($R^2=0,55$; $P=0,006$; gráfico não mostrado). Entretanto, quando os valores de cada um destes elementos foi plotado com a capacitância, apenas a porcentagem de área ocupada por parênquima apresentou correlação positiva ($R^2=0,38$; $P=0,03$; Figura 18).

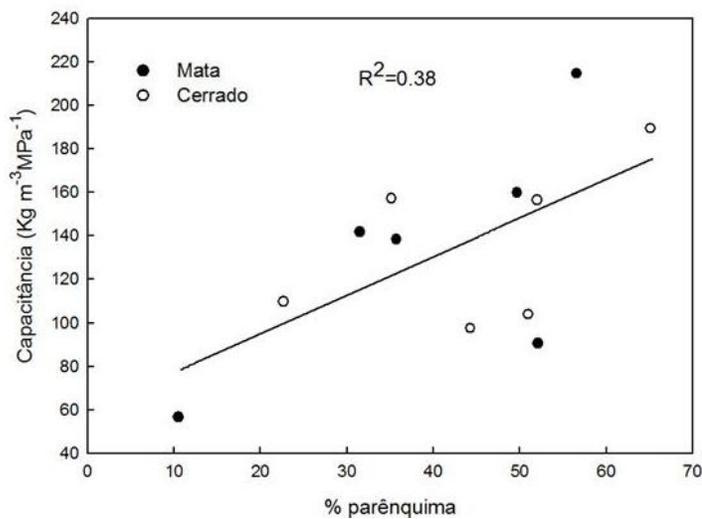


Figura 18. Relação entre porcentagem (%) da área da madeira ocupada por parênquima e valores de capacitância do xilema para os grupos funcionais plotados juntos. Legenda: símbolos fechados= mata; símbolos abertos= cerrado.

As pranchas da secção transversal de todas as espécies estão nas figuras 18-25. Nestas figuras podem-se observar vasos, fibras e parênquimas radiais e axiais em diferentes escalas (400, 200 e 50 μm) dos pares congênericos.

Algumas espécies (*Myrsine guianensis*, *Qualea parviflora*, *Styrax camporum*, *Styrax ferrugineus*, *Vochysia tucanorum* - Figura 26) apresentaram canais na região mais externa do xilema (P3). Porém a presença desses canais parece não ser uma característica constante, já que não foram encontrados nos dois indivíduos da mesma espécie.

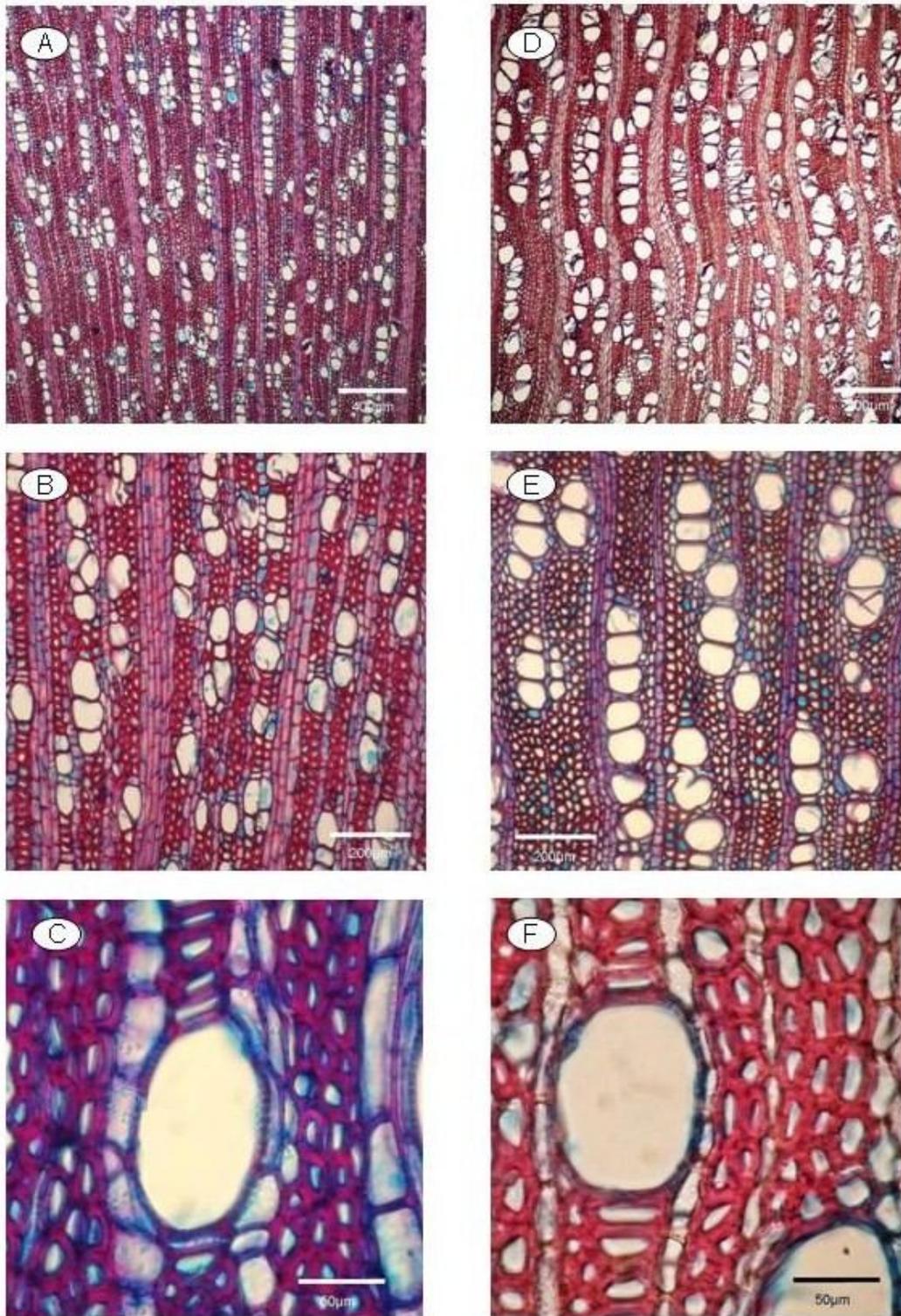


Figura 19. Secção transversal da madeira de espécies de *Byrsonima*. A-C: *Byrsonima crassa*. D-F: *Byrsonima laxiflora*. Escalas: A e D: 400 μ m; B e E: 200 μ m; C e F: 50 μ m.

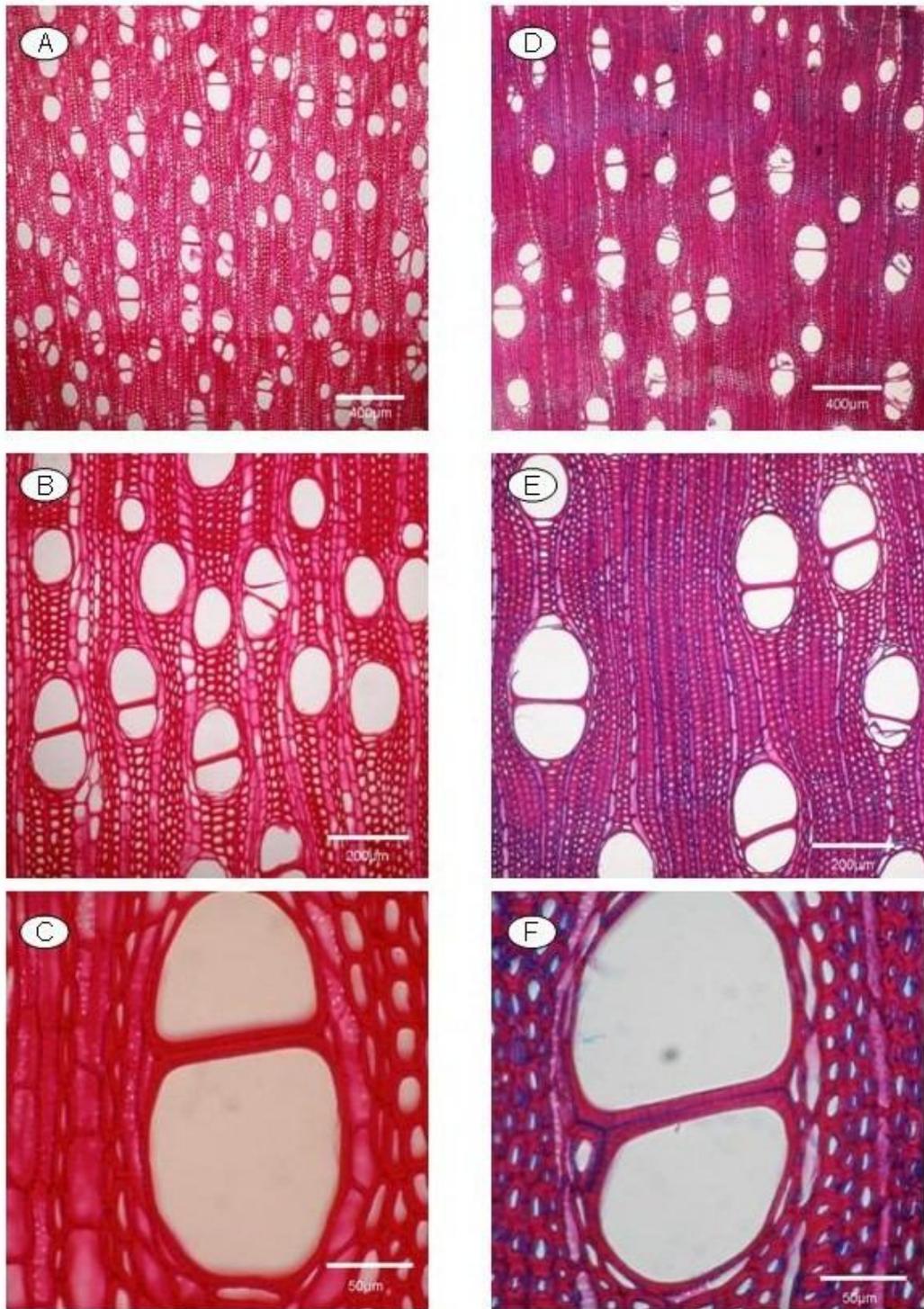


Figura 20. Secção transversal da madeira de espécies de *Miconia*. A-C: *Miconia pohliana*. D-F: *Miconia cuspidata*. Escalas: A e D: 400μm; B e E: 200μm; C e F: 50μm.

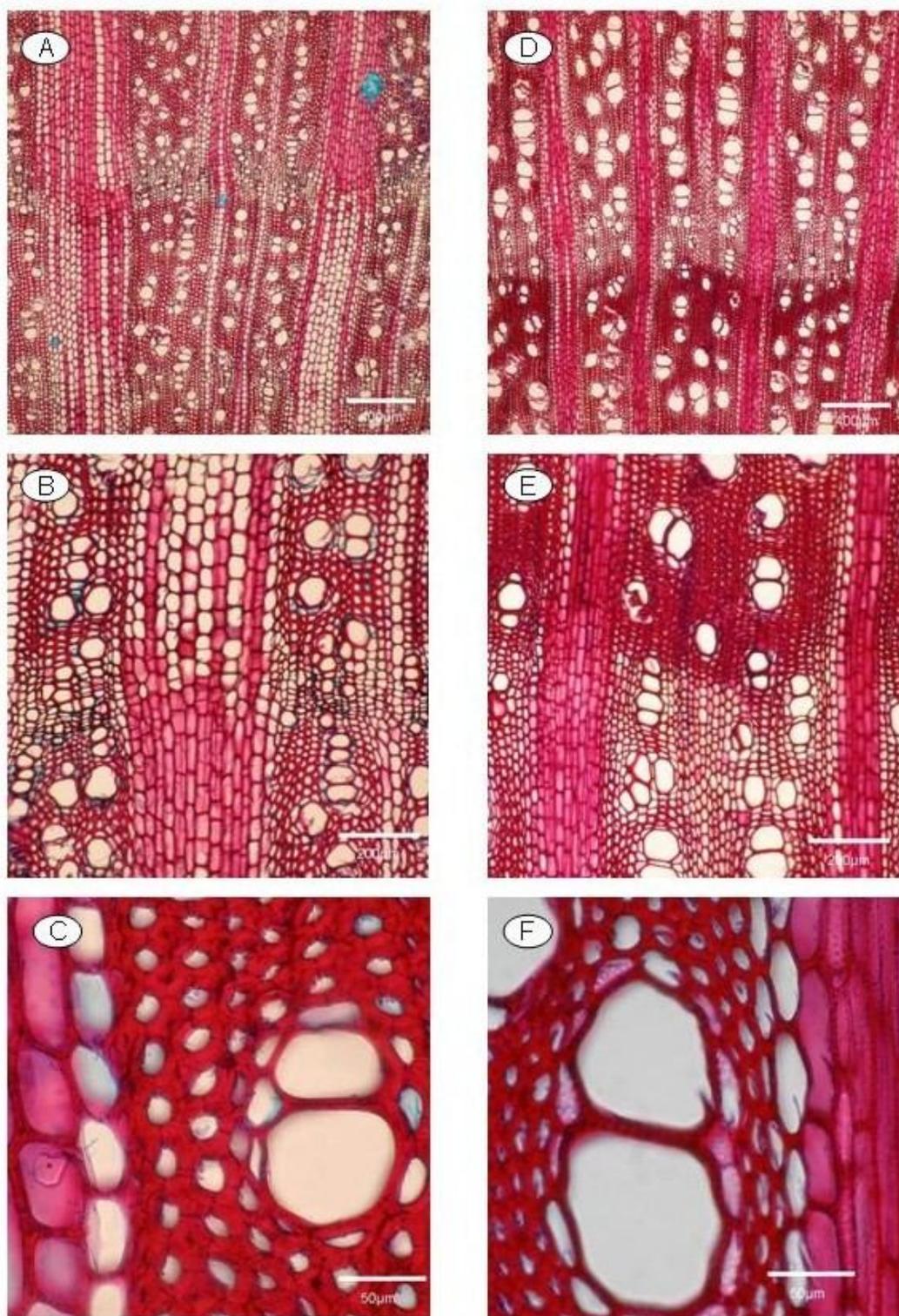


Figura 21. Secção transversal da madeira de espécies de *Myrsine*. A-C: *Myrsine guianensis*. D-F: *Myrsine ferruginea*. Escalas: A e D: 400 μ m; B e E: 200 μ m; C e F: 50 μ m.

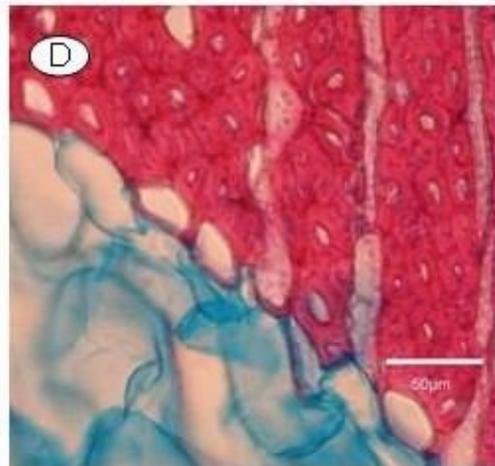
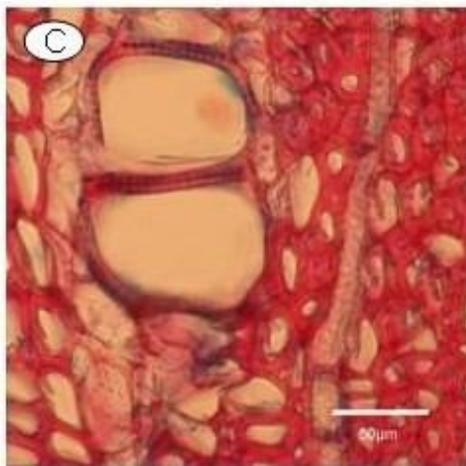
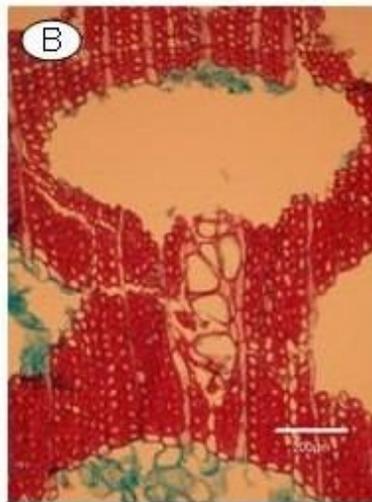
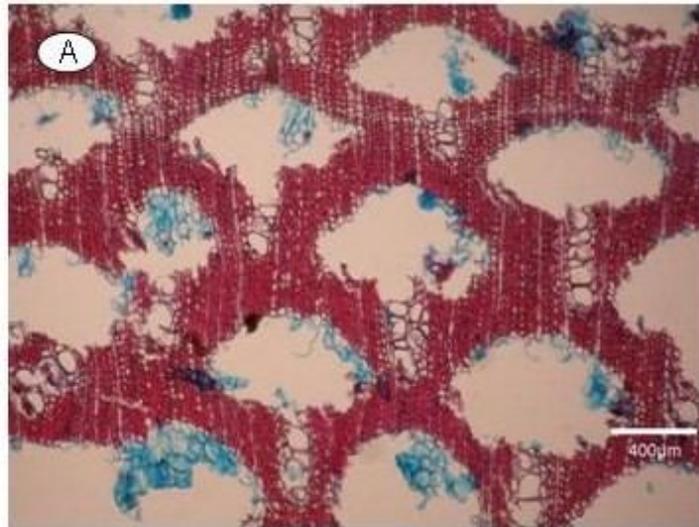


Figura 22. Secção transversal da madeira de *Guapira areolata*. Escalas: A: 400µm; B: 200µm; C e D: 50µm.

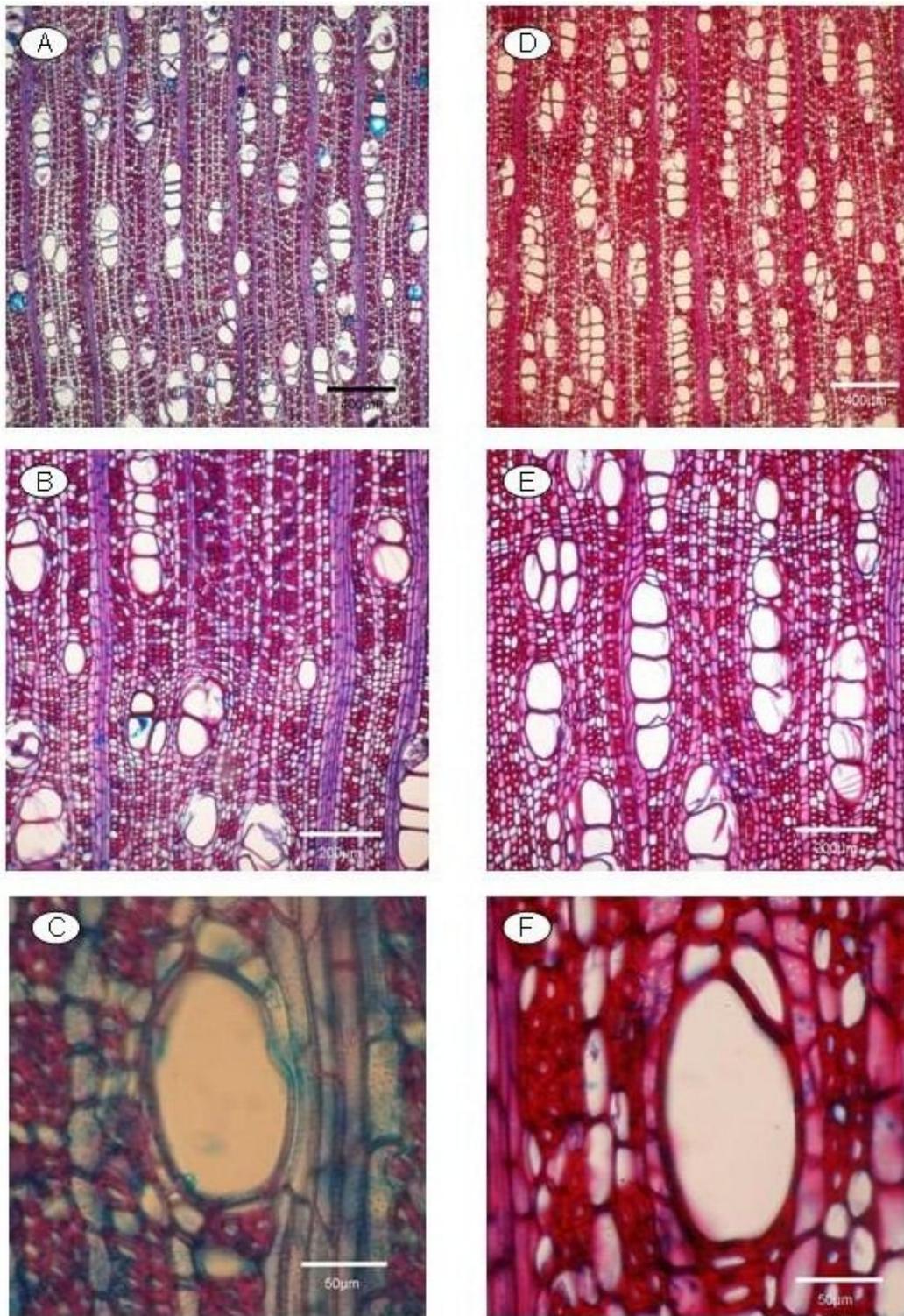


Figura 23. Secção transversal da madeira de espécies de *Styrax*. A-C: *Styrax ferrugineus*. D-F: *Styrax camporum*. Escalas: A e D: 400µm; B e E: 200µm; C e F: 50µm.

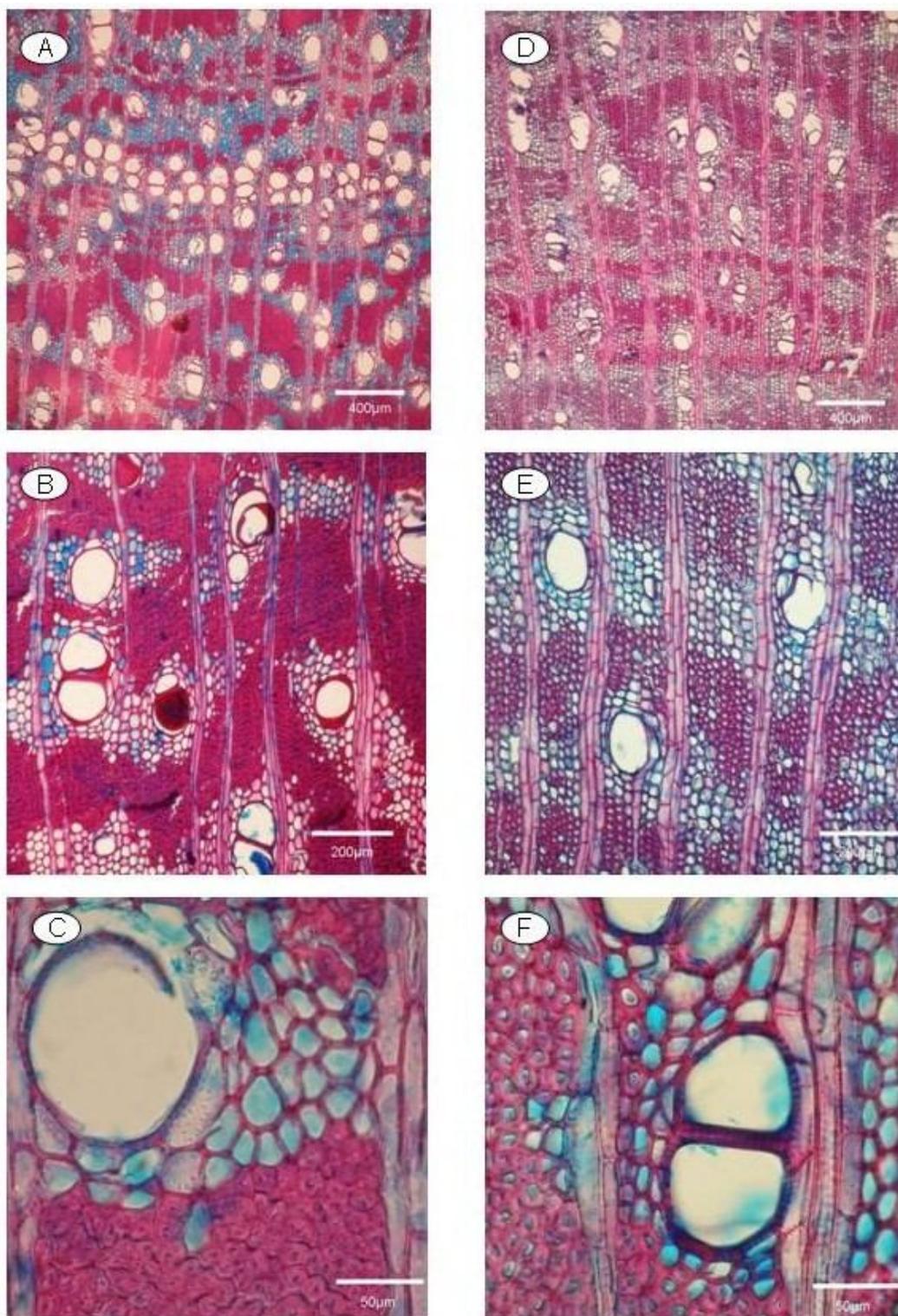


Figura 24. Secção transversal da madeira de espécies de *Qualea*. A-C: *Qualea parviflora*. D-E: *Qualea dichotoma*. Escalas: A e D: 400µm; B e E: 200µm; C e F: 50µm.

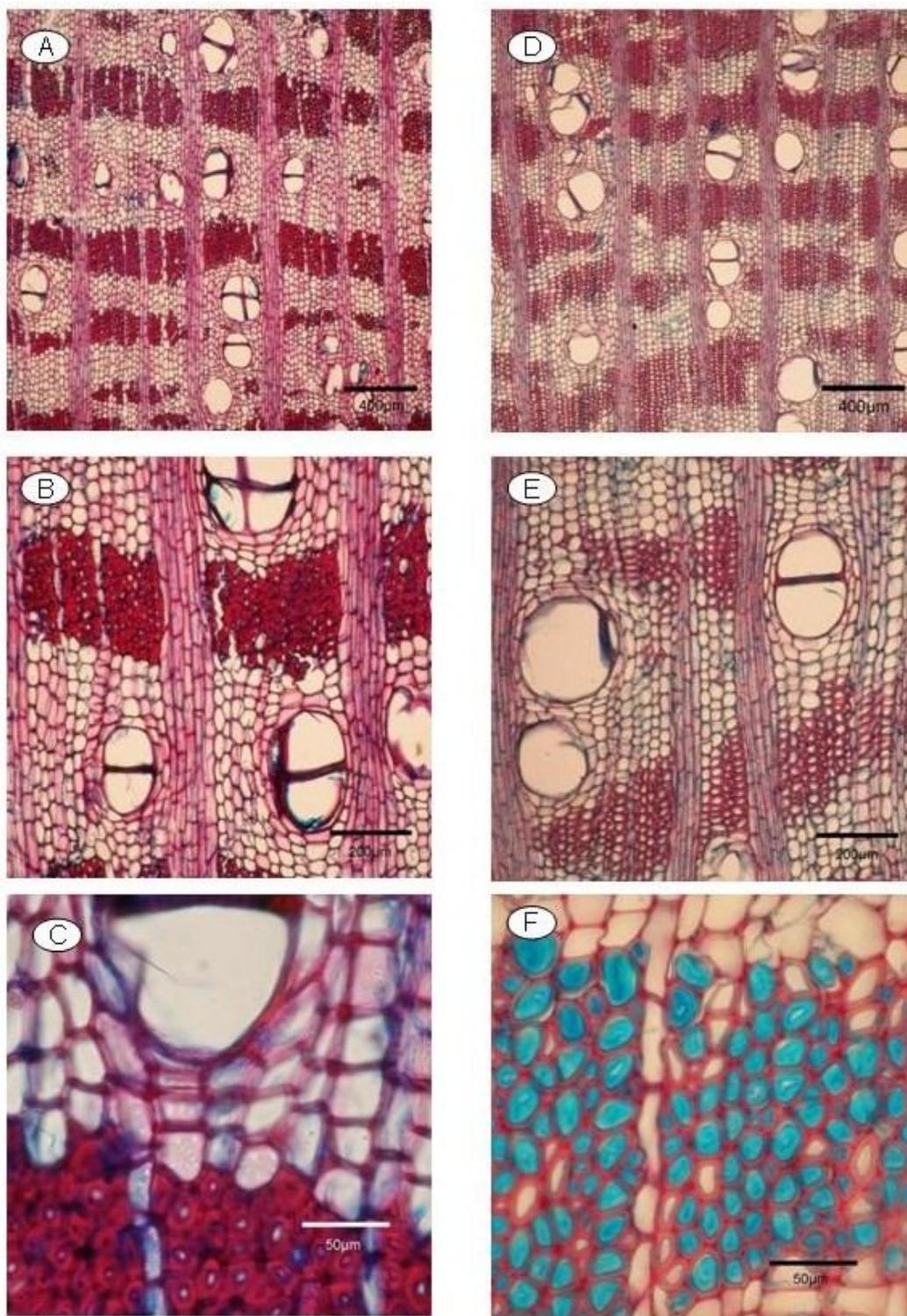


Figura 25. Secção transversal da madeira de espécies de *Vochysia*. A-C: *Vochysia thyrsoidea*. D-F: *Vochysia tucanorum*. F: detalhe das fibras gelatinosas. Escalas: A e D: 400µm; B e E: 200µm; C e F: 50µm.

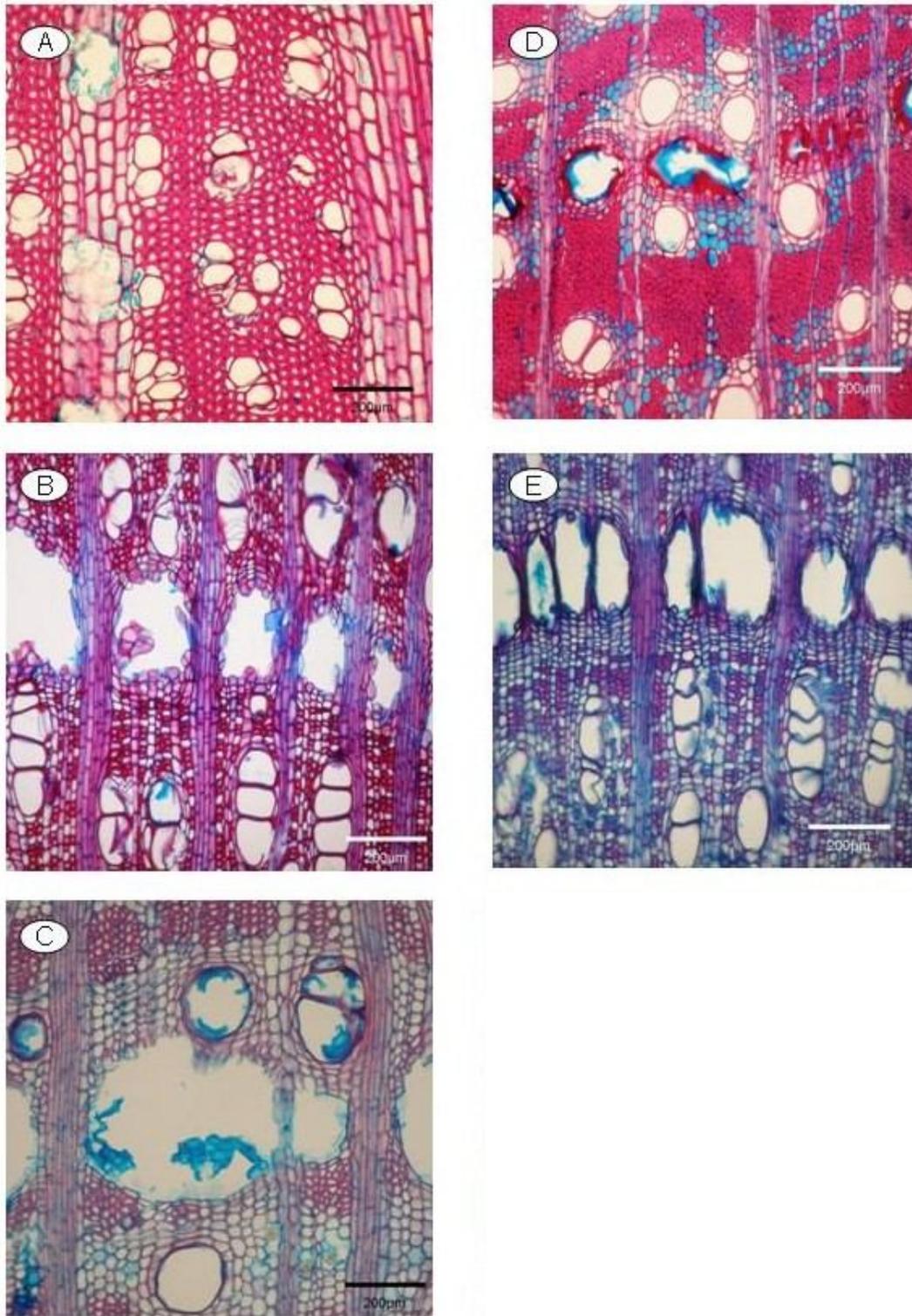


Figura 26. Presença de canais. A: *Myrsine guianensis*, B: *Qualea parviflora*, C: *Styrax camporum*, D: *Styrax ferrugineus*, E: *Vochysia tucanorum*.

5 DISCUSSÃO

5.1 Espessura da casca interna e casca externa

As espécies de cerrado estudadas possuem a casca total (externa + interna) duas ou, em alguns casos, três vezes mais espessa do que seus respectivos pares congêneros de mata, confirmando os resultados de Hoffmann e colaboradores (2003), porém estes autores não quantificaram a proporção de casca interna e casca externa. O presente trabalho mostrou que esta diferença é relacionada à maior quantidade de casca externa nas espécies de cerrado do que nas espécies de mata, já que a porcentagem de casca interna é semelhante nestes dois grupos funcionais. Hoffmann, Orthen & Nascimento (2003) associaram o alto investimento de casca pelas espécies do cerrado como uma estratégia para evitar a morte da parte aérea durante o fogo.

A casca interna foi proporcionalmente igual nos dois grupos funcionais, porém não é possível afirmar se sua composição e organização interna diferem entre os dois grupos funcionais, pois não foi realizado um estudo anatômico da casca. Esta porção do caule está associada ao armazenamento de água pelas espécies de cerrado (Scholz *et al.* 2007), fato também verificado no presente trabalho e que será discutido mais adiante.

5.2 Potencial hídrico de ramos cobertos e expostos

A reidratação completa dos compartimentos de estoque de água no caule é um pré-requisito para que ocorra o equilíbrio do potencial hídrico entre as folhas e solo antes de amanhecer (Bucci *et al.* 2004b). O estudo realizado com ramos expostos e ramos ensacados mostrou que não ocorreu reidratação completa dos compartimentos do caule no final da estação seca. Pelo menos 3 mecanismos

podem ser a causa do não equilíbrio hídrico interno das plantas estudadas independente do grupo funcional. O primeiro mecanismo seria a transpiração noturna, que ocorre principalmente durante períodos de maior déficit de saturação do ar (Donovan *et al.* 1999, Bucci *et al.* 2004b). Em árvores do cerrado, a perda de água pela transpiração noturna pode atingir 15 a 25% do total de perda diária (Bucci *et al.* 2004b , Bucci *et al.* 2005), diminuindo a disponibilidade interna de água, limitando assim, a transpiração foliar no início do dia seguinte (Donovan *et al.* 2003).

A redistribuição hidráulica, o movimento de água de regiões mais úmidas para regiões mais secas no perfil do solo via raiz de plantas, é outro potencial mecanismo que pode impedir que, durante a noite, ocorra o equilíbrio total entre o solo e as folhas. Esse processo é comum com plantas do cerrado com sistema de raízes dimórficos, que estão expostas aos fortes gradientes verticais no potencial hídrico do solo que ocorrem durante a estação seca (Franco 1998, 2002; Scholz *et al.* 2002; Moreira *et al.* 2003).

O tempo necessário para recarregar os compartimentos de estoque de água do caule é também outro importante mecanismo que pode contribuir para que não ocorra a total recarga do caule. Para as plantas do cerrado, dois tipos de compartimentos que podem estocar água já foram identificados (Scholz *et al.* 2007): O xilema e a casca viva. Este mecanismo será discutido detalhadamente mais adiante, sendo que as espécies arbóreas de mata também têm a capacidade de armazenar água nestes dois compartimentos.

Não se sabe exatamente quais são os fatores e qual o grau de influência que cada um teria sobre o desequilíbrio entre o solo e os ramos ao final da noite. As árvores de ambos os grupos funcionais atingiram baixos valores de potencial hídrico

quando os ramos estavam descobertos, mostrando que o déficit hídrico é alto mesmo durante a noite.

5.3 Capacitância

O estoque de água nos tecidos pode influenciar na aparente resistência ao fluxo de água entre raízes e folhas e, além disso, na capacidade da planta para diminuir as flutuações no potencial hídrico foliar durante períodos de alta transpiração e baixa disponibilidade de umidade no solo (Stratton *et al.* 2000; Meinzer *et al.* 2008).

Neste trabalho, não foi possível estimar a contribuição que o estoque de água pode ter na transpiração diária. Estudos que fizeram este tipo de análise mostraram que a água retida nos compartimentos de estoque de água do caule, pode sustentar o máximo da transpiração e manter os estômatos abertos por longos períodos de tempo (Goldstein *et al.* 1998; Statton *et al.* 2000).

Na prática, a capacitância é determinada como a mudança no conteúdo de água por unidade de mudança no potencial hídrico (Tyree & Ewers 1991; Holbrook 1995) e não é um parâmetro fixo, mas varia com o potencial hídrico. No presente trabalho a capacitância foi determinada na faixa de potencial hídrico entre 0 e -2 MPa, pois este valor mínimo de potencial hídrico se aproxima aos valores mínimos de potencial hídrico foliar medido em plantas do cerrado durante a seca, que variam de -1 a -3 MPa (Franco 2002). Além disso, a maior parte da água armazenada no caule nas espécies estudadas está retida entre potenciais hídricos de 0 a -2 MPa (Figs. 7 e 8) e os valores de potencial hídrico de ramos cobertos do presente trabalho (potencial hídrico do caule) não ultrapassaram -1.5 MPa na estação seca.

Nas porções iniciais das curvas de liberação de umidade, principalmente no xilema, a capacitância atingiu valores que chegaram ao dobro e até ao triplo dos valores encontrados na faixa de 0 a -2 MPa (dados não mostrados) para as espécies de mata e de cerrado. Como a pressão hidrostática da água presa por capilaridade é inversamente proporcional ao raio de curvatura da interface gás-água, então a quantidade de água liberada do estoque por capilaridade tende a ser grande a potenciais hídricos próximos a zero (>-0.5 MPa) e declinar rapidamente à medida que o potencial hídrico cai (Tyree & Yang 1990; Holbrook 1995).

A contribuição extracelular de água também inclui a água retida por cavitação (preenchimento completo do lúmen por vapor de água) dos elementos de condução. Desde que a maioria das plantas não inicia a cavitação até o potencial hídrico atingir valores abaixo de -1 MPa, a água liberada por cavitação é bem distinguida daquela liberada por capilaridade (Tyree & Yang 1990; Tyree & Ewers 1991). Em condições de seca severa, quando os estômatos estão fechados e a água retirada do solo é mínima, a água liberada dos lúmens cavitados pode prevenir contra a dessecação dos tecidos meristemáticos (Tyree & Yang 1990). Os valores de C do xilema aqui encontrados no intervalo de potencial hídrico de 0 a -2 MPa, devem corresponder ao estoque por cavitação e ao estoque de água intracelular, que ocorre dentro de células vivas (tecidos parenquimáticos), provavelmente por isso, a relação positiva entre porcentagem de parênquima e capacitância (Figura 17). Os valores de C da casca, no mesmo intervalo de potencial hídrico devem corresponder à água retida no vacúolo das células parenquimáticas do floema e do córtex da casca e nos tubos crivados do floema.

Neste trabalho os valores de C foram normalizados em relação à densidade dos tecidos, facilitando a comparação entre os mesmos, porém a capacidade de

armazenamento de água depende das dimensões do tecido em questão (Tyree & Ewers 1991). Não houve diferença entre a C do xilema para as espécies de mata e de cerrado, e nem para a C da casca. Assim, com a mesma altura e mesmo diâmetro, os indivíduos congêneros devem armazenar uma quantidade semelhante de água, dentro do xilema e da casca. Entretanto, os indivíduos estudados das espécies de mata com o mesmo diâmetro das espécies de cerrado eram mais altos. Durante a fase inicial de crescimento, as espécies de cerrado investem principalmente em raízes, enquanto as espécies de mata investem em parte aérea (Hoffmann & Franco 2003). Além disso, as espécies de mata possuem indivíduos reprodutivos maiores do que os de espécie de cerrado (Hoffmann *et al.* 2003). Rossato (2008) também mostrou que as espécies de mata possuem um maior crescimento em circunferência em relação às de cerrado e mantêm o crescimento por mais tempo durante um ano. No presente trabalho, o diâmetro foi diretamente proporcional à altura, mostrando que as espécies de mata, com um maior crescimento em diâmetro possuem um maior crescimento em altura, o que pode ser vantajoso para as espécies de mata já que a maior capacidade de armazenamento vem sendo associada aos indivíduos mais altos e com o diâmetro maior (Goldstein *et al.* 1998; James 2003; Philips *et al.* 2003; Meinzer *et al.* 2004). Já que a capacitância de cada tecido e a porcentagem de casca interna foi igual para as árvores de cerrado e de mata, a vantagem na altura e no diâmetro pode favorecer que as espécies de mata armazenem uma maior quantidade de água do que as espécies de cerrado. O armazenamento de água pode ser um fator importante para as espécies de mata que possuem raízes mais superficiais e o controle estomático somado ao estoque de água, assim estas espécies poderiam enfrentar situações de estresse durante a seca, quando estão crescendo em ambientes de densidade

arbórea esparsa exposta a altos níveis de irradiação solar e de demanda atmosférica.

Para a maioria das espécies, a C foi maior na casca interna do que no xilema, porém esta porção representa uma pequena fração (aproximadamente 12%) do caule nos indivíduos aqui estudados e segundo Holbrook (1995), para a maioria das plantas, limitando a contribuição desse tecido para a transpiração diária total. Ainda assim, variações na tensão do xilema resultam na retirada (contração) ou na recarga (expansão) de água da casca, pois grande parte das flutuações diárias registradas nos troncos das árvores, com auxílio de dendrômetros, é atribuída a mudanças no conteúdo de água da casca (Holbrook 1995; Ferreira 2002; Čermák *et al.* 2007).

Como esperado, a capacitância do xilema declina com o aumento da densidade da madeira (Hacke & Sperry 2001; Meinzer *et al.* 2003, 2006; Scholz *et al.* 2007; Pratt *et al.* 2007), confirmando a idéia que árvores tropicais com alto conteúdo de água nos caules podem ter abundância de células com parede fina capazes de estoque elástico de água (Borchert 1994). Bucci *et al.* (2004a) verificou que árvores do cerrado com baixa densidade da madeira e alta capacidade de estoque de água exibiram altas taxas de transpiração diária e alta condutância estomática. A correlação entre densidade da madeira, estoque de água e a capacidade de transporte têm um importante impacto no desempenho fisiológico de toda a planta (Bucci *et al.* 2004a). Neste trabalho, a densidade da madeira foi igual para as espécies de mata e de cerrado, assim espécies de mata com a mesma densidade de madeira que as espécies de cerrado, armazenariam uma mesma quantidade de água, quando estes apresentarem o mesmo tamanho.

A densidade da madeira (xilema) foi maior do que a densidade da casca tanto para a mata quanto para o cerrado, mas a densidade da casca, assim como no

xilema, não foi diferente entre os grupos funcionais. A C da casca declinou com o aumento da densidade da casca assim como ocorreu com o xilema, porém, apesar de significativo, a correlação foi menor. A densidade da casca está relacionada principalmente ao tecido esclerenquimático presente, enquanto a capacitância é influenciada também pela elasticidade do tecido parenquimático (raio e córtex) fazendo com que a relação com a C não fosse tão forte.

5.4 Curvas de pressão-volume

Quando o solo seca, a perda de água causa um declínio do potencial hídrico do solo, células vivas mantêm seu status hídrico acumulando compostos osmoticamente ativos, que reduzem o potencial osmótico e assim, mantêm o turgor da célula (Kramer & Boyer 1995; Lambers *et al.* 1998). Em ambos os tecidos, não houve diferença entre as espécies de mata e as espécies de cerrado quanto aos potenciais osmóticos no turgor pleno e na perda do turgor. O fato das espécies de mata crescendo em ambientes savânicos alcançar valores de potenciais osmóticos na perda de turgor tão baixos quanto aos valores das espécies de cerrado, indica capacidade de semelhante de manter o turgor das células, contribuindo para sua sobrevivência neste tipo de ambiente, por minimizar os efeitos dos déficits hídricos (Iljin 1957; Hsiao *et al.* 1976; Wang *et al.* 1995). Também para as folhas, segundo Hao *et al.* (2008), não existe diferença entre as espécies de mata e de cerrado quanto aos potenciais osmóticos no turgor total e na perda do turgor.

Para a maioria das espécies estudadas, a perda do turgor ocorreu com perda de 50% do conteúdo relativo da água do tecido. Os valores de potencial osmótico na perda do turgor do xilema coincidem com os valores de perda de 50% de condutividade no xilema (de ramos) das espécies do cerrado e mata de galeria (Hao *et al.* 2008). Entretanto estes valores estão bem abaixo dos valores de potencial

hídrico mínimo (medidos ao meio dia) no final da estação seca, garantindo o turgor e assim o pleno funcionamento das células mesmo durante o pico da seca. Outro fato importante, que mostra que estas espécies possuem mecanismos fisiológicos compensatórios para se manterem no ambiente em que estão sobrevivendo, é a relação positiva entre o potencial osmótico na perda de turgor e a capacitância. Espécies que perdem o turgor a valores menos negativos de potencial osmótico têm uma capacidade maior de armazenar água, minimizando o risco de atingirem o ponto de perda de turgor.

A casca interna tem uma alta capacidade de armazenamento de água e esta alta capacitância provavelmente favorece que as células da casca mantenham o turgor, ainda que tenham grandes perdas de água. O potencial osmótico no ponto de perda de turgor foi mais negativo no xilema do que na casca interna, concordando com os resultados de Borchert (1994), que encontrou maiores concentrações osmóticas no xilema do que na casca de várias árvores tropicais.

Não houve diferença entre as espécies de cerrado e mata de galeria quanto ao módulo de elasticidade da casca interna. No geral, as espécies apresentaram valores baixos de módulo de elasticidade volumétrico da casca viva, quando comparado aos valores de espécies de ambientes tropicais (Machado & Tyree 1994). Isso significa que os tecidos possuem alta elasticidade da parede e podem perder bastante água antes de alcançar o ponto de perda de turgor (Tyree & Hammel 1972; Lambers *et al.* 1998).

As curvas de potencial de turgor x CRA para o xilema (não mostradas) apresentaram uma forma irregular, provavelmente, devido à presença de uma grande quantidade de células lignificadas, que não teriam a capacidade de elasticidade (Richter 1978) e por esse motivo não foi possível encontrar os valores

de módulo de elasticidade do xilema. Desta forma, não foi possível comparar a elasticidade do xilema com a casca, porém, parece que a casca é mais elástica do que o xilema. Primeiro, pelo comportamento das curvas de liberação de umidade, pois, para a maioria das espécies, com uma mesma quantidade de água perdida, as células da casca atingem um potencial hídrico menos negativo do que as células de xilema (Figura 3). Depois, a casca é principalmente constituída de células vivas, que podem sofrer mudanças substanciais no volume com mudanças relativamente pequenas no potencial de turgor (Cosgrove 1988; Holbrook 1995). Apesar de o xilema conter uma quantidade de células vivas (parênquima axial e radial e às vezes fibras), alcançando mais de 50% em grande parte dos indivíduos (Tabela 4 e Figura 11), segundo Holbrook (1995), algumas destas células podem ser bem rígidas pela presença de parede secundária e até mesmo lignificação, para garantir o suporte mecânico aos tecidos de condução.

5.5 Anatomia da madeira

A anatomia da madeira foi utilizada aqui como uma ferramenta para determinar a proporção dos diferentes tecidos dentro do xilema (vasos, fibras e parênquima) e suas possíveis relações com o armazenamento de água.

A porcentagem da área transversal ocupada por vasos variou de 8 a 25%, em média 14% para os dois grupos funcionais. Essa porcentagem de vasos que ocupa a área transversal reflete espécies de vários tipos ambientes: secos, méxicos e úmidos (Carlquist 1975 *apud* Cosmo 2008; Luchi 2004), porém a porcentagem de área de condução não tem muito significado em termos funcionais, uma vez que para uma mesma porcentagem de área ocupada por vasos, a capacidade de condução pode variar muito, em função do diâmetro desses elementos; O diâmetro e o comprimento dos elementos de vasos são parâmetros que determinam a

eficiência e a segurança na condução, onde vasos longos de diâmetro pequeno são condutores de água mais seguros, enquanto os mais curtos e largos são mais eficientes (maior condutividade) no transporte de água (Zimmermann & Milburn 1982). No presente estudo não foi medido o diâmetro dos vasos, mas provavelmente as espécies de mata possuem os vasos com o diâmetro maior, justificando uma maior condutividade hidráulica do que as espécies de cerrado (W.A. Hoffmann, comunicação pessoal).

O lúmen dos vasos pode contribuir com o estoque extracelular por capilaridade e por cavitação, como já foi discutido, porém, não houve relação significativa entre a capacitância e a área da madeira ocupada pelo lúmen dos vasos plotados separadamente, mostrando que apenas os lumens dos vasos não contribuem para a capacitância total. No entanto, uma maior porcentagem de vasos somada a de fibras refletiu numa maior densidade da madeira. Medições da espessura da parede dos vasos e das fibras e do diâmetro dos mesmos poderiam mostrar qual o grau de influência destes elementos na densidade da madeira (Burger & Richter 1991).

A alta densidade da madeira aumenta o custo energético de construção, reduzindo assim a taxa de crescimento e a capacidade de estoque de água (Hacke & Sperry 2001). A espessura da parede da fibra é uma importante característica relacionada ao ambiente, sendo que fibras de paredes mais grossas são típicas de ambientes com baixa disponibilidade hídrica (Alves & Angyalossy-Alfonso 2002; Luchi 2004; Cosmo 2008). No presente trabalho, mediu-se a porcentagem da área da madeira ocupada pela parede das fibras, sendo encontrada uma forte correlação com a densidade da madeira. As espécies estudadas apresentaram em média 7%

de lúmen de fibras ocupando a área total, o que parece ser uma contribuição pequena em relação aos 93% que constituem o xilema.

Fibras gelatinosas estavam presentes em *Qualea dichotoma* e nas duas espécies de *Vochysia* (Figuras 23F e 24F, *Vochysia thyrsoidea* não tem foto, pois suas fibras gelatinosas estavam localizadas na parte interna (P1) e as fotos em anexo representam a parte externa (P3) que foi analisada quanto ao armazenamento de água). Estas fibras são facilmente identificadas pela camada mais interna corada de azul no material submetido à dupla coloração. Estas fibras possuem uma camada especial na parede celular, chamada de camada gelatinosa ou camada G, que consiste em celulose, onde o conteúdo de lignina é bastante baixo (Klock *et al.* 2005). Não foi possível estimar a quantidade de fibras gelatinosas por área dentro das espécies, pois as fibras estão distribuídas de forma irregular e não estavam presentes nos dois indivíduos amostrados dessas espécies. Em *Vochysia thyrsoidea*, as fibras gelatinosas se concentraram na porção mais interna do caule (P1), apenas em um indivíduo, enquanto que em *V. tucanorum* e em *Q. dichotoma* as fibras gelatinosas estavam presentes em toda a extensão do caule. Essa distribuição pode ser diferente em indivíduos de idades diferentes, porém não foi possível obter esse dado. Paviani (1978) encontrou estas fibras nos sistemas subterrâneos de espécies do cerrado e relacionou à reserva de água. Marcatti *et al.* (2001) compararam a mesma espécie de leguminosa, *Copaifera langsdorffii* Desf., no cerradão e numa floresta mesófila semidecídua, encontrando uma maior quantidade de fibras gelatinosas nos indivíduos do cerradão. Luchi (2004) também relacionou a presença de fibras gelatinosas em *Croton urucurana* Baill., Euphorbiaceae, ao armazenamento de água, como um mecanismo de resistência ao período de baixa disponibilidade hídrica. As fibras gelatinosas, quando presentes devem contribuir ao armazenamento de água, pois todo o conteúdo interno à parede

secundária destas fibras é preenchido com água e também a espessa parede celulósica, sendo interessante a sua presença em espécies de ambientes mais secos.

Além dos vasos e das fibras, a presença de parênquima dentro do tecido pode auxiliar no armazenamento de água. As células parenquimáticas podem contribuir com o reparo de embolismo quando estiverem adjacentes ao elemento de vaso e possuírem boas conexões hidráulicas com o mesmo. Além disso, por serem freqüentemente lignificadas, podem ajudar a evitar deformações nos elementos do xilema na qual estão próximas (Holbrook 1995). As espécies estudadas neste trabalho possuem uma grande quantidade de parênquima por área de xilema, em média 42%, além disso, a capacitância aumenta quanto maior a porcentagem de parênquima, mostrando a importância deste no estoque de água pela planta.

Quanto aos grupos funcionais, como foi suposto, o grupo do cerrado apresentou em termos proporcionais, uma maior quantidade de parênquima do que as espécies de mata. Chimelo & Mattos-Filho (1988) encontraram maior abundância de parênquima axial e raios mais largos na madeira de espécies de cerrado e caatinga que em espécies de floresta mészica e associaram essas diferenças à umidade, acidez e disponibilidade de nutrientes do solo.

Nos cortes transversais de algumas espécies (*Myrsine guianensis*, *Qualea parviflora*, *Styrax camporum*, *Styrax ferrugineus* e *Vochysia tucanorum* – Figura 25) foi possível observar a presença de canais com células parenquimáticas remanescentes. Canais podem conter resina ou mucilagem, sendo que apenas as mucilagens são polissacarídeos extracelulares, que quando abundantes, podem formar um mecanismo importante para o estoque de água devido seu caráter hidrofílico (Holbrook 1995). Os canais não foram quantificados para saber a

contribuição no estoque de água e nem qualificados para saber qual a composição dos mesmos, estudos posteriores devem ser feitos para esclarecer este aspecto.

O gênero *Guapira* apresentou floema incluso por todo o caule dificultando assim o processo de secção anatômica, inclusive não foi possível a confecção de lâminas para *Guapira noxia*. Entretanto a observação de pequenos fragmentos microscópicos e também uma análise macroscópica através de lupa, mostrou que *Guapira noxia* e *G. areolata* parecem apresentar uma anatomia muito semelhante (Figura 21). A grande quantidade de floema incluso provavelmente elevou o valor de capacitância do xilema desse par para quase o dobro do valor medido em outros pares e também contribuiu para a baixa densidade da madeira dessas duas espécies. Existe o interesse de continuar os estudos com *Guapira* e testar outras técnicas anatômicas para facilitar o corte neste gênero e fazer uma análise mais completa da composição do caule.

6 CONCLUSÕES

As espécies de mata, como esperado, possuem a casca menos espessa do que as espécies de cerrado, mas essa diferença é devido à presença marcante e adaptativa de casca externa nestas últimas. A porcentagem de casca interna foi semelhante entre espécies do mesmo gênero, indicando que o desenvolvimento dessa porção do caule é uma característica do gênero, conservada filogeneticamente.

Como esperado, as espécies de cerrado assim como as espécies de mata, não reidrataram completamente durante o período noturno, como demonstrado pelos valores de potencial hídrico obtidos no final da estação seca. Quando um dos possíveis fatores limitantes ao equilíbrio hídrico, a transpiração noturna, foi eliminado para ambos os grupos, o potencial hídrico aumentou para ambos os grupos funcionais.

As variáveis (capacitância e densidade, da casca e da madeira) relacionadas com as propriedades biofísicas dos tecidos mostraram-se semelhantes no nível do grupo funcional. As espécies congênicas apresentaram um padrão semelhante de liberação da água armazenada em ambos os tecidos. Este estudo também mostrou que não existe diferença entre as espécies de cerrado e de mata quanto ao armazenamento de água nos tecidos, pois apresentaram valores semelhantes de capacitância dentro do mesmo tecido. Para a maioria dos gêneros, a casca interna tem maior capacidade de armazenamento do que o xilema, porém sua pequena proporção no caule indica que a contribuição à transpiração diária deste tecido seja baixa, apesar de não possuímos estes dados. Essa capacidade de armazenamento de água pode favorecer as espécies de mata como um dos mecanismos de tolerância a seca para evitar e tolerar o déficit hídrico, permitindo assim que as

espécies de mata estejam sobrevivendo ao ambiente com menor disponibilidade hídrica do que o ambiente na qual pertencem.

Apesar das espécies de cerrado alcançar, em ambos os tecidos, potenciais osmóticos mais negativos do que as espécies de mata, os valores não se diferem estatisticamente. No ponto de turgescência nula, o xilema apresentou potenciais mais negativos do que a casca interna. Deve-se ressaltar que os dados das curvas pressão-volume não são conclusivos a respeito da capacidade destas espécies de realizar ajuste osmótico, uma vez que referem-se apenas a dados obtidos na estação chuvosa.

As espécies de cerrado possuem maior porcentagem de área ocupada por parênquima do que as espécies de mata e menor porcentagem de fibras. A porcentagem de vasos foi igual para ambos os grupos. As características anatômicas foram em grande parte conservadas dentro do gênero.

Portanto, a maioria das características relacionadas ao estoque hídrico do caule não foram significativamente diferentes entre as espécies de cerrado e mata. Para a maioria dos parâmetros analisados, a maior parte das variações específicas pode ser atribuída a diferenças entre os gêneros do que a diferenças entre os dois tipos funcionais, indicando que características de relações hídricas são bastante conservadas dentro dos pares de espécies congênicas (filogenia), indicando pouca convergência nestes atributos em termos de grupo funcional.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adejuwon, J.O. & Adesina, F.A. (1992) The nature and dynamics of the forest-savanna boundary in south-western Nigeria. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. (eds. P.J. Furley & J.A. Ratter), pp. 331-351. Chapman & Hall, London.
- Alves E.S. & Angyalossy-Alfonso V. (2002) Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibers. *IAWA journal*, **23**, 391-418.
- Baas P. (1973) The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. *Blumea*, **21**, 193-258.
- Baas P., Werker E. & Fahn A. (1983) Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bulletin New Series*, **4**, 141-159.
- Barajas-Morales J. (1985) Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin New Series*, **6**, 355-364.
- Borchert R. (1994) Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees*, **8**, 115-125.
- Boyer J.S. (1995) Thermocouple Psychrometry. *Measuring the water status of plants and soils*, pp. 49-102. Academic press, Inc., London.
- Braun H.J. (1984) The significance of accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin New series*, **5**, 275-294.
- Bucci S.J., Scholz F.G., Goldstein G., Meinzer F.C. & Sternberg L.S.L. (2003) Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell and Environment*, **26**, 1633-1645.
- Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Scholz F.G., Franco A.C. & Bustamante M. (2004a) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, **24**, 891-889.

- Bucci S.J., Scholz F.G., Goldstein G., Meinzer F.C., Hinojosa J.A., Hoffmann W.A. & Franco A.C. (2004b) Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. *Tree Physiology*, **24**, 1119-1127.
- Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Campanello P. & Scholz F.G. (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees-Structure and Function*, **19**, 296-304.
- Burger L.M. & Richter H.G. (1991) Anatomia da madeira. 154p. Nobel, São Paulo.
- Carlquist S. (1975) Ecological strategies of xylem evolution. 259p. Los Angeles: University of California Press.
- Carlquist S. (1988) Comparative wood anatomy - systematic ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. Springer Verlag, Berlin.
- Carswell F.E., Meier P., Wandelli E.V., Bonates L.C.M., Kruijt B., Barbosa E.M., Nobre A.D.; Grace J. & Jarvis P.G. (2000) Photosynthetic capacity in central Amazonian rain forest. *Tree Physiology*, **20**, 179-186.
- Čermák J., Kučera J., Bauerle W.L., Phillips N. & Hinckley T.M. (2007) Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, **27**, 181-198.
- Chimelo J.P. & Mattos-Filho A. (1988) Preliminary wood structure observations of five hardwood species from different sites on Brazil. International Union of Forest Research Organization, Conference, IUFRO, São Paulo.
- Cochrane, M.A. & Laurance, W.F (2002) Fire as a large scale edge effect in Amazonian Forests. *Journal of Tropical Ecology*, **18**, 311-325.
- Coradin V.T. (2000) *Formação de anéis de crescimento e sazonalidade da atividade cambial de dez espécies lenhosas de Cerrado*. Tese de doutorado, Universidade de Brasília, Brasil.

- Cosgrove D.J. (1988) In defense of the cell volumetric elastic modulus. *Plant, Cell and Environment*, **11**, 67-69.
- Cosmo L.N. (2008) *Anatomia ecológica e crescimento do lenho de Sebastiania commersoniana (Baillon) Smith & Downs, em diferentes condições geomorfológicas e pedológicas da planície do rio Iguaçu-PR*. Dissertação de mestrado, Universidade do Paraná, Curitiba, Paraná.
- Costa C.G., Callado C.H., Coradin V.T.R. & Carmello-Guerreiro S.M. (2006) Xilema. *Anatomia Vegetal* (eds. B. Appezzato-da-Glória & S.M. Carmello-Guerreiro), 21-28. Editora UFV, Brasil.
- Coutinho L.M. (1990) Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. *Fire in tropical biota* (ed. J.G. Goldammer), 82-105. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Cury G. (2001) *Descrição da estrutura anatômica do lenho e sua aplicação na identificação de espécies arbóreas do Cerrado e da Mata Atlântica do estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brasil.
- Domec J.C., Scholz F.G., Bucci S.J., Meinzer F.C., Goldstein G. & Villalobos-Vega R. (2006) Diurnal and seasonal variation in root xylem embolism in neotropical savanna woody species: impact on stomatal control of plant water status. *Plant, Cell and Environment*, **29**, 26-35.
- Donovan L.A., Grisé D.J., West J.B., Pappert R.A., Alder N.N. & Richards J.H. (1999). Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*, **120**, 209-217.
- Donovan L.A., Richards J.H. & Linton M.J. (2003). Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials in desert shrubs. *Ecology*, **84**, 463-470.
- Eiten G. (1972) The cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Felfili J.M. & Júnior MCS. (1992) Floristic composition, phytosociology and comparison of cerrado and gallery forests at Fazenda Água Limpa, Federal

- District, Brazil. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. (eds. P.J. Furley & J.A. Ratter), pp. 393-429. Chapman & Hall, London.
- Felsenstein J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*, **125**, 1-15.
- Ferreira L. (2002) *Periodicidade do crescimento e formação da madeira de algumas espécies arbóreas de florestas estacionais semidecíduas da região Sudeste do estado de São Paulo*. Dissertação de mestrado, Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" USP, Piracicaba, Brasil.
- Franco A.C. (1998) Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*, **136**, 69-76.
- Franco A.C. (2002) Ecophysiology of wood plants. *The cerrados of Brazil* (eds. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), 178-197. Columbia University Press, New York.
- Franco A.C. & Luttge U. (2002) Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, **131**, 356-365.
- Franco A.C. & Haridasan M. (2008) Cerrado. *International Commission on Tropical Biology and Natural Resources* (eds. K.D. Claro, P.S. Oliveira, V. Rico-Gray, A. A. A. Barbosa, A. Bonet, F. Rubio, S.F.J. M. Garzon, G. C. Villarnovo, L. Coelho, M. V. Sampaio, M. Quesada, M. R. Morris, N. Ramirez, O.M. Junior, R.H.F. Macedo, R.J. Marquis, R.P. Martins, S.C. Rodrigues, U. Luttge). Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK, [<http://www.eolss.net>].
- Goldstein G., Meinzer F. & Monasterio M. (1984) The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell and Environment*, **7**, 179-186.
- Goldstein G., Andrade J.L., Meinzer F.C. Holbrook N.M., Cavellier J., Jackson P. & Celis A. (1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment*, **21**, 397-406.
- Goodland R. (1971) A physiognomic analysis of the "Cerrado" vegetation of Central Brasil. *Journal of Ecology*, **59**, 411-419.

- Guedes D.M. (1993) *Resistência das árvores do cerrado ao fogo: Papel da casca como isolante térmico*. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasil.
- Guimarães A.B. 1999. O velho princípio de Arquimedes. *Caderno Catarinense de Ensino de Física*, **1**, 170-175.
- Hacke U.G. & Sperry J.S. (2001) Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics*, **4**, 97-115.
- Hämmerle I.N.C. (2004) *Ecofisiologia comparativa de espécies arbóreas de cerrado s.s. e mata de galeria*. Tese de doutorado. UnB, Brasília, Brasil.
- Hao G,Y., Hoffmann W.A., Scholz F.G., Bucci S.J., Meinzer F.C., Franco A.C., Cao, K.F. & Goldstein G. (2008) Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia*, **155**, 405--415.
- Haridasan M. (2000) Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* **12**, 54-64.
- Hennenberg K.J., Fischer F., Kouadio K., Goetze D., Orthmann B, Linsenmair K.E., Jeltsch F. & Porembski S. (2006) Phytomass and fire occurrence along forest-savanna transects in the Comoé National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 303-311.
- Hoffmann W.A. (2000) Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: A comparison of Savanna and Forest species. *Biotropica*, **32**, 62-69.
- Hoffmann W.A. & Franco A.C. (2003) Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**, 475-484.
- Hoffmann W.A., Orthen B. & Do Nascimento P.K.V. (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **17**, 720-726.
- Hoffmann W.A., Orthen B. & Franco A.C. (2004) Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia*, **140**, 252-260.

- Hoffmann W.A., Franco A.C., Moreira M.Z. & Haridasan M. (2005) Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **19**, 932-940.
- Holbrook N.M. (1995) Stem water storage. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (ed. B.L. Gartner), 151-174. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Hopkins B. (1992) Ecological processes at the forest-savanna boundary. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. (eds. P.J. Furley & J.A. Ratter), pp. 21-33. Chapman & Hall, London.
- Hsiao T.C., Acevedo E., Fereres E. & Henderson D.W. (1976) Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **273**, 479-500.
- Iljin, W.S. (1957) Drought resistance in plant and physiological processes. *Annual Review of Plant Physiology*, **8**, 257-274.
- Jacobsen A.L., Ewers F.W., Pratt R.B., Paddock III W.A. & Davis S.D. (2005) Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant physiology*, **135**, 546-556.
- James S.A., Meinzer F.C., Goldstein G., Woodruff D., Jones T., Restom T., Mejia M., Clearwater M. & Campanello P. (2003) Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. *Oecologia*, **134**, 37-45.
- Klink C.A., Miranda H., Gonzales I. & Vicentinni K. (2002). O Bioma Cerrado - SITE 3. *Os Sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração*. (Org. U. Seeliger; C. Cordazzo; F. Barbosa), 51-68. Porto Alegre: Fundação da Universidade do Rio Grande do Sul; Universidade Federal de Minas Gerais.
- Klink C.A. & Machado R.B. (2005) A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*, **1**, 147-155.
- Klock U., Muñiz G.I.B., Hernandez J.A. & Andrade A.S. (2005) Química da Madeira. Universidade Federal do Paraná. 3ª edição revisada. 86p. <http://www.madeira.ufpr.br/disciplinasklock/quimicadamadeira/quimicadamadeira.pdf>

- Kramer P.J. & Boyer J.S. (1995) Cell water relations. *Water Relations of Plants and soils*. Academic press, London.
- Lambers H., Chapin III F.S. & Pons T.L. (1998) Plant Water relations. *In: Plant physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, pp. 154-209.
- Larcher W. (2000) Relações Hidricas. *Ecofisiologia Vegetal*, pp. 231-294. RiMa, São Paulo.
- Longman K.A. & Jénik J. (1992) Forest-savanna boundaries: general considerations. *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. (eds. P.J. Furley & J.A. Ratter), pp. 3-20. Chapman & Hall, London.
- Luchi A.F. (2004) Anatomia o lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica*, **27**, 271-280.
- Machado J. & Tyree M.T. (1994) Patterns of hydraulic architecture and water relations of two tropical canopy trees with contrasting leaf phenologies: *Ochroma pyramidale* and *Pseudobombax septenatum*. *Tree Physiology*, **14**, 219-240.
- Marcatti C.R., Angyalossy-Alfonso V & Benetati L. (2001) Anatomia comparada do lenho de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae-Caesalpinoideae) de floresta e cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, **24**, 311-320.
- Mazzoni-Viveiros S.C. & Costa C.G. (2006) Periderme. *Anatomia Vegetal* (eds. Appezzato-da-Glória B. & Carmello-Guerreiro S.M.), 237-363. Editora UFV, Brasil.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Franco A.C., Bustamante M., Iglér E., Jackson P., Caldas L. & Rundel P.W. (1999) Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology*, **13**, 273-282.
- Meinzer F.C., James S.A., Goldstein G & Woodruff D. (2003) Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment*, **26**, 1147-1155.

- Meinzer F.C., James S.A. & Goldstein G. (2004) Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology*, **24**, 901-909.
- Meinzer F.C., Brooks J.R., Domes J.C. Gartner B.L., Warren J.L., Woodruff D., Bible K. & Shaw D.C. (2006) Dynamics of water transport and storage in conifers studied with deuterium and heat tracing techniques. *Plant, Cell and Environment*, **29**, 105-114.
- Meinzer F.C., Woodruff D.R., Domec J.C., Goldstein G., Campanello P.I., Gatti M.G., Villalobos-Vega R. (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia*, **156**, 31-41.
- Miranda A.C., Miranda H.S., Lloyd J., Grace J., Francey R.J., McIntyre J.A., Meir P., Riggan P., Lockwood R. & Brass J. (1997) Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: An analysis using eddy covariance and stable isotopes. *Plant Cell And Environment*, **20**, 315-328.
- Mittermeier R.A., Gil P.R., Hoffman M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreux J. & Fonseca G.A.B. (2004) Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Threatened Terrestrial Ecoregions. Cemex, Conservation International and Agrupacion Sierra Madre, Monterrey, México.
- Montefusco A.R.G. (2005) *Anatomia ecológica do lenho de Stryphnodendron adstringens (Mart.) Coville (Leguminosae), Barbatimão, no Parque Estadual do cerrado-Jaguariaíva-PR*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná.
- Montgomery R.A. & Chazdon R.L. (2002) Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, **131**, 165-174.
- Moreira M.Z., Scholz F.G., Bucci S.J., Sternberg L.S., Goldstein G., Meinzer F.C. & Franco A.C. (2003) Hydraulic lift in neotropical savanna. *Functional Ecology*, **17**, 573-581.
- Nascimento A.R.T., Felfili J.M. & Meirelles E.M. (2004) Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de Floresta Estacional Decidual de encosta, Monte Alegre, GO, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **18**, 659-669.

- Naves-Barbiero C.C., Franco A.C., Bucci S.J. & Goldstein G. (2000) Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, **12**, 119-134.
- Oliveira-Filho A.T. & Ratter J.A. (2002) Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. *The cerrados of Brazil* (eds. P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 121-140. Columbia University press, New York.
- Paula. J.E. & Alves J.L.H. (2007) *Madeiras nativas do Brasil: anatomia, dendrologia, produção*, uso. pp. 47-60. Cinco continentes, Porto Alegre.
- Paviani T.I. (1974) Occurrence of gelatinous fibers in *Plathyenia reticulata* Benth. *Ciência e Cultura*, **26**, 783-786.
- Phillips N.G., Ryan M.G., Bond B.J., McDowell, Hinckley T.M. & Čermák J. (2003) Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, **23**, 237-245.
- Pratt R.B., Jacobsen A.L.; Ewers F.W. & Davis S.D. 2007. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New phytologist*, **174**, 787-798.
- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. Crescimento secundário em caules. *Biologia Vegetal*. pp. 622-647. Guanabara Koogan, Brasil.
- Ribeiro J.F. & Walter B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. *Cerrado: Ecologia e Flora* (eds. S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro), pp. 151-212. Embrapa Cerrados, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília-DF.
- Richter H. (1978) A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. *Journal of experimental Botany*, **29** (112), 1197-1203.
- Rosenthal R. & Rosnow R.L. (1985) Contrast Analysis: Focused comparisons in the analysis of variance. Cambridge University Press, New York.
- Rossato D.R. (2008). *Padrões anatômicos, fenológicos, fotossintéticos e de crescimento em espécies arbóreas do cerrado sensu stricto e de mata de galeria*. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasil.

- Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C. & Franco A.C. (2002) Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, **22**, 603-612.
- Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C. & Miralles-Wilhelm F. (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell and Environment*, **30**, 236-248.
- Silva L.C.R. (2007) *Dinâmica de transição e interações entre fitofisionomias florestais e formações vegetacionais abertas do bioma Cerrado. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasil.*
- Sperry J.S., Meinzer F.C. & McCulloh K.A. (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, **31**, 632-645.
- Stratton L., Goldstein G. & Meinzer F.C. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell and Environment*, **23**, 99-106.
- Swaine M.D., Hawthorne W.D. & Ogle T.K. (1992) The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica*, **24**, 166-172.
- Tyree M.T. & Hammel H.T. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of experimental Botany*, **23**, 267-282.
- Tyree M.T. & Yang S. (1990) Water storage capacity of *Thuja*, *Tsuga* and *Acer* stems measured by dehydration isotherms: the contribution of capillary water and cavitation. *Planta*, **182**, 420-426.
- Tyree M.T. & Ewers F.W. (1991) Tansley review 34: The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, **119**, 345-360.
- Walter B.M.T., Carvalho A.M. & Ribeiro J.F. (2008) O conceito de Savana e de seu componente Cerrado. *Cerrado: Ecologia e Flora* (eds. S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro), pp. 19-46. Embrapa Cerrados, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília-DF.

Wang Z., Quebedeaux B & Stutte G.W. (1995) Osmotic Adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems and roots of apple. *Australian Journal Plant Physiology*, **22**, 747-754.

Zar J.H. (1999) *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Zimmermann M.H. & Milburn J.A. (1982) Transport and Storage of water. In: *Physiological Plant Ecology: Water Relations and Carbon Assimilation* (eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 135-152. Springer-Verlag, New York.