

Universidade Federal de Minas Gerais
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

Marcos Miranda Toledo

Anatomia da madeira, incremento radial, fenologia e relações hídricas em ecótipos de
***Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae)**

Orientador: Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho
Coorientador: Prof. Dr. Élder Antônio Sousa Paiva

Belo Horizonte
Setembro - 2010

Universidade Federal de Minas Gerais
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

Marcos Miranda Toledo

Anatomia da madeira, incremento radial, fenologia e relações hídricas em ecótipos de
***Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae)**

Orientador: Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho
Coorientador: Prof. Dr. Élder Antônio Sousa Paiva

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Belo Horizonte
Setembro - 2010

Agradecimentos

Agradeço:

Ao meu orientador, José Pires, por aceitar me orientar neste trabalho que foi idéia minha (guiada por ele, claro), mas que envereda por assuntos anatômicos maderísticos (sic) nunca antes manejados por ele. Por seus conselhos e idéias, infinitos, porém, sempre relevantes.

Ao meu coorientador, Élder, também por aceitar me orientar com anatomia da madeira, apesar de não ser essencialmente uma estrutura secretora. Pelas idéias, conselhos e questionamentos de “advogado do diabo” sempre pertinentes.

Aos membros da banca Dr. Paulo Cesar Botosso, Dr. Ary de Oliveira Teixeira Filho, Dra. Vera Teresinha Coradin e Dr. Fernando Aguiar Vale, por aceitarem o convite.

À todas as fontes financiadoras deste trabalho: CAPES, CNPQ, FAPEMIG e o Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da UFMG.

Agradeço imensamente aos meus pais pelo amor, incentivo e apoio incondicional.

Aos meus irmãos pelo carinho e pela companhia prazerosa sempre.

À Maíra Goulart, pelos ensinamentos e por apresentar-me ao vinhático. E ao Sérgio, pela amizade e por ser o mediador dessa história.

Ao Renan, pelo trabalho com o vinhático (e a minha participação nele, decisiva pra minha escolha); pela casa, pela companhia, ajuda e dicas no trabalho, por ceder a bela Fig. 1 da introdução geral (distribuição da espécie) e pelas sugestões em versões preliminares do trabalho.

À todos aqueles que me ajudaram em algum aspecto desse trabalho, sejam no campo (Renan Milagres, Thiago Magalhães, Luiza Coutinho, Wagner, Bernardo Leopoldo, Uirá Cienfuegos, Fernando Silveira, Martha Cândido), ou no laboratório (Fernando Vale, Élder Paiva, Wagner, Socorro, Martha Cândido, Luiza Coutinho, Luzia Modolo, Marcelo Bueno e Lelê).

Ao Lelê, por todos os ensinamentos, dicas e auxílio em várias fases deste trabalho, dentre elas: estatística, interpretação, sugestões em versões, correções do inglês, etc. E principalmente pela convivência prazerosa.

Ao Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal da UFMG e ao Departamento de Botânica, em nome de seus professores e funcionários, grandes responsáveis pela minha formação acadêmica.

Aos professores Paulo César Botosso (Embrapa Florestas), Catia Callado (UERJ) e Pieter Baas (National Herbarium of Netherlands, Leiden University) pelas dicas em relação ao trabalho. Ao professor Ary pela revisão de inglês.

Aos professores de outras instituições Mário Tomazello (ESALQ-USP), Fidel Roig (U. Cuyo – Mendoza) e Augusto Franco, e os alunos vinculados, pela oportunidade de aprendizado.

Ao Instituto Estadual de Florestas, em especial aos funcionários do Parque Estadual do Sumidouro pelo apoio no campo. Ao proprietário da Fazenda Poço Azul, por permitir o trabalho em terras de sua propriedade (e aos bois da fazenda, por não terem destruído todos os dendrômetros).

À todos os professores e amigos dos Laboratórios de Anatomia Vegetal e Fisiologia Vegetal.

À todos os amigos da Botânica e da Bio pelos momentos de aprendizagem e alegria.

Ao Gui Freire e à Rep. Biosfera (Piracicaba) por me hospedarem durante as disciplinas cursadas na USP. Novamente ao Gui pelas sugestões no Capítulo 1.

A as delegações da UFUMG que me proporcionaram incomensuráveis alegrias.

Ao Siduca!

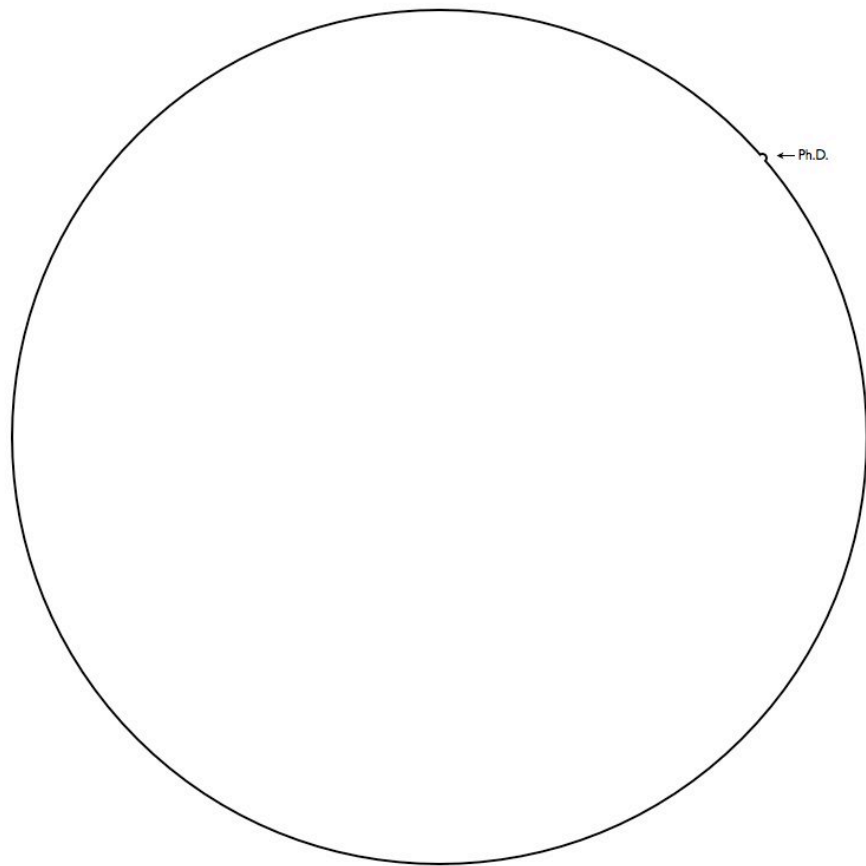
Ao meu HD externo e ao “Time Machine”, que salvaram minha ‘vida’. E em especial à minha querida prima Vivi e seu adorável MacBook, sem os quais não teria terminado este trabalho.

Muito obrigado a todos, sem vocês nada seria possível.

Dedicatória

À minha família.

“So, don't forget the bigger picture:



Keep pushing.”

(<http://matt.might.net/articles/phd-school-in-pictures/>)

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| Agradecimentos..... | ii |
| Dedicatória..... | iv |
| Resumo geral..... | 01 |
| General abstract..... | 03 |
| Introdução geral..... | 05 |
| Referências..... | 11 |
| Capítulo 1 – Características da madeira em ecótipos de <i>Plathymenia reticulata</i> Benth. (Leguminosae, Mimosoideae): segurança e eficiência hidráulica podem determinar o sucesso da espécie face às mudanças climáticas..... | 15 |
| Resumo..... | 16 |
| Abstract..... | 17 |
| Introdução..... | 18 |
| Material e métodos..... | 22 |
| Resultados..... | 30 |
| Discussão..... | 39 |
| Referências | 42 |
| Capítulo 2 – Incremento radial, fenologia e status hídrico em ecótipos de <i>Plathymenia reticulata</i> Benth. (Leguminosae, Mimosoideae)..... | 49 |
| Resumo..... | 50 |
| Abstract..... | 51 |
| Introdução..... | 52 |
| Material e métodos..... | 54 |
| Resultados..... | 57 |
| Discussão..... | 62 |
| Referências | 66 |
| Considerações finais..... | 73 |

RESUMO GERAL

Amplamente distribuído nos biomas neotropicais Mata Atlântica e Cerrado, o gênero *Plathymenia* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae) teve o status taxonômico discutido no último século. Recentemente, foi proposta a sinonimização de *P. reticulata*, do Cerrado, e *P. foliolosa*, da Mata Atlântica. A ocorrência de populações adaptadas a estes dois biomas foi evidenciada em estudos ecofisiológicos e genéticos, sendo proposta a existência de ecótipos. Apesar da importância econômica da madeira desta espécie, pouco é conhecido acerca da atividade cambial e estrutura do lenho. Assim, este estudo tem por objetivos analisar possíveis diferenças entre os ecótipos em características físicas e estruturais do xilema, bem como consequências fisiológicas decorrentes delas; e avaliar a atividade cambial, relacionando-a com a fenologia, status hídrico e variáveis ambientais. Em uma região ecotonal, foram selecionados quatorze indivíduos de cada ecótipo. Avaliou-se mensalmente o incremento radial, a fenologia e o status hídrico. Com o auxílio de um trado de incremento foram feitas coletas de casca e madeira para análises físicas e anatômicas. Os dados foram submetidos a testes de comparação de médias, análises de correlação de Spearman e análise de componentes principais de correlação (PCA). Os indivíduos do ecótipo de Mata apresentaram a madeira com menor densidade e, conseqüentemente, maior conteúdo de água após saturação, o que significa maior capacitância. O lenho apresentou maior condutividade hidráulica potencial, em relação ao ecótipo de Cerrado, por apresentar vasos mais amplos. Entretanto, o ecótipo de Cerrado apresenta, potencialmente, maior resistência ao embolismo. O eixo 1 da PCA, bem relacionado à densidade e ao porte dos indivíduos, separou os indivíduos de cada ecótipo. Porém, eles se distribuíram esparsamente pelo eixo 2, que foi relacionado às características dos vasos. A densidade foi a variável que mais se correlacionou com outras na correlação de Spearman. A variação do diâmetro do tronco aconteceu devido ao crescimento (atividade cambial), bem como à hidratação e desidratação dos tecidos. A precipitação mensal e a deciduidade dos indivíduos estão fortemente relacionadas ao incremento radial. O ecótipo de Mata apresentou maior variação do incremento, bem como maior incremento final, o que está de acordo com as diferenças dos tecidos. O status hídrico não foi correlacionado com o incremento radial, porém, mostrou-se influenciado pela fenologia, e vice-versa. A queda de folhas contribuiu para que os valores de potencial hídrico durante a estação seca não fossem

baixos, o que permite a brotação antes das primeiras chuvas. A maior capacitância determinada pela menor densidade da madeira permite que o ecótipo de Mata reponha a água transpirada pelas folhas sem redução acentuada do potencial hídrico. Podemos concluir que os ecótipos, mesmo sob influências climáticas semelhantes, apresentam características morfofuncionais do lenho e de crescimento distintas. A presença dos dois ecótipos com diferenças anatômicas, funcionais e fisiológicas em região ecotonal é uma vantagem para a sobrevivência da espécie, permitindo que as populações apresentem uma variedade de respostas às mudanças climáticas, com reflexos na distribuição atual e futura da espécie.

Palavras chave: *Plathymenia reticulata*, xilema secundário, transição floresta-savana, embolismo, estrutura e função do xilema, interação planta-ambiente, dendrômetros, potencial hídrico, atividade cambial.

GENERAL ABSTRACT

Plathymenia Benth. (Leguminosae, Mimosoidae) is a widely distributed genus across the Neotropical Savanna and Atlantic Forest biomes, with a long history of taxonomic controversies. The forest species, *P. foliolosa*, was recently proposed as a synonym of the savanna species, *P. reticulata*. Ecophysiological and genetic studies both revealed populations adapted to these biomes, supporting the existence of two ecotypes, rather than two species. Despite the economic importance of its wood, little is known about the cambial activity and xylem structure of *P. reticulata*. This study aims to analyze possible differences between the ecotypes regarding xylem physical and anatomical traits (and physiological consequences arising from them); and investigates differences in cambial activity, linking it to phenology, water status and environmental variables. Fourteen individuals from each *P. reticulata* ecotype were selected in a forest-savanna boundary in Southeastern Brazil and radial increment, phenology and water status were monthly assessed. Wood physical and anatomical analyses were also carried out. Univariate and multivariate analyses were carried out with the data. The Forest ecotype individuals had lower wood density and consequently higher saturation water content, which means higher capacitance. Larger vessels, although in lower frequency, resulted in higher potential hydraulic conductivity of the Forest ecotype compared to the Savanna ecotype. However, the Savanna ecotype had a potentially higher resistance to embolism. Wood density and individual size were the best predictors for separating the ecotypes. However, the individuals were sparsely distributed throughout ordination axis 2, which was related to vessel traits. Spearman correlation shows wood density as the most strongly correlated variable. The variation in stem diameter was due to irreversible growth by cambial activity, and either tissue hydration or dehydration. Monthly precipitation and deciduousness were strongly correlated to cambial activity. The Forest ecotype showed greater variation in diameter and greater final increment, which is consistent with tissues traits. Water status was not correlated with radial increment, but was influenced by phenology. Leaf-fall contributed to high water potential values during the dry season, which allows leaf flushing to occur before the first rains. The higher capacitance determined by lower wood density allowed the Forest ecotype to compensate the water lost by leaves with less reduction in water potential. We

conclude that ecotypes, even under similar climatic conditions, show distinct morphofunctional wood traits and radial growth. The presence of ecotypes with anatomical, functional and physiological differences in the transitional region is an advantage for the survival of *P. reticulata* as it may enable a variety of population-level responses to climate changes, reflecting in the current and future distribution of the species.

Key words: *Plathymenia reticulata*, secondary xylem, forest-savanna boundary, embolism, xylem structure and function, plant-environment interactions, band dendrometer, water potentials, cambial activity.

INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado e a Mata Atlântica são biomas neotropicais de alta biodiversidade considerados prioritários para a conservação (Myers *et al.*, 2000). O Cerrado é caracterizado como uma savana xeromórfica com várias fitofisionomias, desde campos herbáceos com ausência de árvores a formações florestais. Este bioma originalmente se estendia por 2 milhões de km² no interior do continente sul-americano e estimativas indicam que atualmente restam menos de 20% deste total que não foram alterados por ações antrópicas (Myers *et al.*, 2000; Fiaschi & Pirani, 2009). O Cerrado é comumente associado a solos ácidos, profundos, distróficos e bem drenados (Ratter *et al.*, 1997). Em contraste, a Mata Atlântica é caracterizada por uma típica floresta tropical, um ambiente mais méxico em comparação ao Cerrado. Originalmente cobrindo uma extensão de, aproximadamente, 1,5 milhões de km² de regiões costeiras e interioranas, hoje as estimativas indicam que este bioma foi reduzido a 11,4 – 16 % da sua cobertura original (Ribeiro *et al.*, 2009).

Alguns gêneros apresentam pares vicariantes ocorrendo nestes dois biomas. Um exemplo é o gênero *Plathymania* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae) descrito por Bentham em 1842, sendo composto por duas espécies: *P. reticulata* Benth., de ocorrência no Cerrado, e *P. foliolosa* Benth. de ocorrência na Mata Atlântica. As características utilizadas inicialmente por Bentham (1842; 1876), e posteriormente por Heringer (1956), para distinguir as duas espécies foram tamanho, habitat, indumento da inflorescência, número de pinas por folha e número de folíolos por pina. Porém, durante o último século, o status taxonômico do gênero esteve em discussão em vários momentos. Ducke (1925) reduziu o gênero a apenas uma espécie, mantendo-se *P. reticulata*, mas, posteriormente, Heringer (1956) considerou válida a existência de duas espécies. O impasse perdurou e Lewis (1987), com base em espécimes de

herbário, concluiu que existiam dúvidas em relação à distinção taxonômica das duas espécies.

Dois trabalhos enfatizando genética de populações de *Plathymenia* foram realizados por Lacerda *et al.* (2001; 2002). No primeiro, utilizando marcadores RAPD em seis populações de *P. reticulata* coletadas em área de Cerrado, observou-se que as maiores diferenças genéticas encontradas ocorreram entre indivíduos, e não entre populações. Já no segundo trabalho, estes autores amostraram populações das duas espécies em área dos biomas Mata Atlântica e Cerrado e em áreas de transição; neste caso, dos 84 marcadores encontrados com 10 primers, 22 (26,5%) foram únicos de uma só espécie e nove primers conseguiram discriminar as duas espécies. Porém, em uma população de *P. foliolosa* em região ecotonal, onde as duas espécies co-ocorrem, foram encontrados muitos marcadores característicos de *P. reticulata*, sugerindo a existência de fluxo gênico entre elas. Apesar de apenas uma população apresentar indícios de fluxo gênico, uma maior amostragem de populações em regiões de transição poderiam confirmar este fato (Lacerda *et al.*, 2002; Warwick & Lewis, 2003; Goulart *et al.*, 2005).

Baseando-se nestes trabalhos genéticos e em uma extensa revisão morfológica, Warwick & Lewis (2003) sinonimizaram a espécie considerando que as características utilizadas por Bentham (1842; 1876) e Heringer (1956) são insuficientes para distinguir as duas espécies, sobretudo por ocorrerem em um *continuum* e não apresentarem uma relação com distribuição geográfica. Desde então, o gênero é considerado monoespecífico e de ampla ocorrência nos dois biomas neotropicais (Fig. 1). Sendo assim, no presente trabalho, bem como estudos nos posteriores à Warwick & Lewis, é utilizado o basônimo *P. reticulata* (Lacerda *et al.*,

2004; Goulart *et al.*, 2005; Goulart *et al.*, 2006; Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2010).

Ao estudar a fenologia de *P. reticulata* em áreas *core* dos biomas Mata Atlântica e Cerrado e em áreas de transição, Goulart *et al.* (2005) observaram maior variação no comportamento fenológico entre indivíduos dentro das populações e dos biomas do que entre os biomas. A pequena diferença encontrada entre os biomas foi que as populações de Cerrado apresentaram queda de folhas mais precoce que as populações de Mata Atlântica, sendo que as populações de transição apresentaram um comportamento intermediário. Foi sugerido pelos autores que estes dados são mais uma evidência de que pode ocorrer o fluxo gênico entre as populações. Ainda em estudo comparativo semelhante, Goulart *et al.* (2006) observaram que, apesar de tamanho e massa das sementes não diferirem entre as populações de Cerrado e Mata Atlântica, algumas características mostraram-se significativamente distintas entre populações dos dois biomas, com valores intermediários em populações de regiões de transição. A partir destes dados, os autores a sugeriram a existência de ecótipos da espécie adaptados ao Cerrado e à Mata Atlântica.

Em uma revisão dos trabalhos com a espécie, incluindo a apresentação de novos dados ecofisiológicos, Lemos-Filho *et al.* (2008) propuseram que as diferenças encontradas entre as populações de Mata Atlântica e Cerrado possuem uma base genética direcionada para adaptação à cada ambiente, concluindo, assim, que existem ecótipos de *P. reticulata*. Enfatizou-se, ainda, que em ambiente ecotonal, onde ocorre um mosaico de fitofisionomias dos dois biomas, as populações dos ecótipos que apresentam características intermediárias parecem ser híbridos entre os ecótipos, algo que pode ser corroborado pelos resultados encontrados por Lacerda *et al.* (2002). As regiões de transição foram citadas como interessante fonte de material de estudo em

evolução vegetal e indicam outros aspectos ecofisiológicos ainda não estudados (as relações hídricas e resistência à seca, por exemplo) como relevantes para investigação no contexto das mudanças climáticas causadas pelo homem.

As relações hídricas e resistência à seca são aspectos fisiológicos dependentes de características do lenho, que possui funções de transporte e armazenamento de água (Hacke & Sperry, 2001). A organização estrutural do lenho de *P. reticulata* é pouco abordada na literatura e os poucos relatos que abordam a questão estrutural não estabelecem relação entre estrutura e aspectos funcionais (Matos Filho, 1959; Araújo, 1962/1965). Matos Filho (1959), em um estudo descritivo que considerava como duas espécies distintas, observou que as duas apresentam pequenas diferenças anatômicas do lenho, concluindo que “do ponto de vista da anatomia do lenho o gênero é homogêneo”. Araújo (1962/1965) descreve características físicas e anatômicas da madeira de apenas um exemplar classificado por ele como *P. foliosa* (sic), enfatizando a boa qualidade da madeira da espécie e os seus usos para variadas finalidades, atributos reportados também por outros autores (Matos Filho, 1959; Heringer & Ferreira, 1972; Pott & Pott, 1997; Almeida *et al.*, 1998; Carvalho, 2009).

P. reticulata apresenta crescimento relativamente rápido e ciclo de corte que varia de 60 a 80 anos para produção de toras de madeira de 80 cm de diâmetro (Carvalho, 2009). O uso econômico comumente dado à madeira de cada ecótipo é diferente: madeiras do ecótipo da Mata são recomendadas para uso na construção civil, carpintaria, etc; enquanto que, aquelas provenientes do Cerrado sob a forma de mourões para cerca (Matos Filho, 1959). Apesar da importância econômica da espécie, pouco se sabe sobre crescimento e incremento em circunferência, importantes características para o uso silvicultural. Fenologia e atividade cambial estão relacionadas com status hídrico. Em ambientes tropicais com sazonalidade anual na

precipitação, as plantas decíduas usualmente apresentam dormência ou diminuição no crescimento nos períodos de seca (Borchert, 1991; Borchert, 1999). O estudo simultâneo da fenologia, atividade cambial e dos fatores climáticos relacionados ao crescimento vegetal pode permitir o melhor entendimento do crescimento e do ritmo de atividade cambial e, conseqüentemente, da produção de madeira (Roig, 2000; Lisi *et al.*, 2008). Apesar de muitos estudos acessarem estes parâmetros em espécies tropicais indianas, ainda são poucos os trabalhos com espécies nativas brasileiras (Marcati *et al.*, 2008).

O objetivo deste trabalho foi comparar características anatômicas e fisiológicas dos ecótipos de Mata e Cerrado de *P. reticulata* habitando um ambiente semelhante, o que pôde ser acessado em populações de região ecotonal entre os dois biomas. Foram avaliadas características anatômicas da madeira, bem como o incremento do caule em circunferência, fenologia e status hídrico. Como hipótese de trabalho foi assumido que, mesmo sob influências ambientais semelhantes, os ecótipos apresentam diferenças significativas nesses aspectos, que estariam relacionadas ao ambiente de origem (floresta ou savana) e que evidenciariam diferenças genéticas entre eles. Os resultados deste estudo podem fornecer informações importantes para a conservação e uso econômico da espécie.

ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

O presente trabalho de pesquisa consta de dois capítulos redigidos na forma de artigos científicos a serem submetidos, após tradução, a revistas científicas da área de Botânica. O Capítulo 1, intitulado “Características da madeira em ecótipos de *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae): segurança e eficiência hidráulica podem determinar o sucesso da espécie às mudanças climáticas” consta da

apresentação de dados anatômicos e físicos da madeira de indivíduos dos ecótipos de Mata e Cerrado, bem como a suas relações com dados de potencial hídrico medidos durante a estação chuvosa. O Capítulo 2, intitulado “Incremento radial, fenologia e status hídrico em ecótipos de *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae)” consta da comparação do incremento em espessura e suas relações com fenologia e potencial hídrico ao longo de 9 meses.

FIGURAS

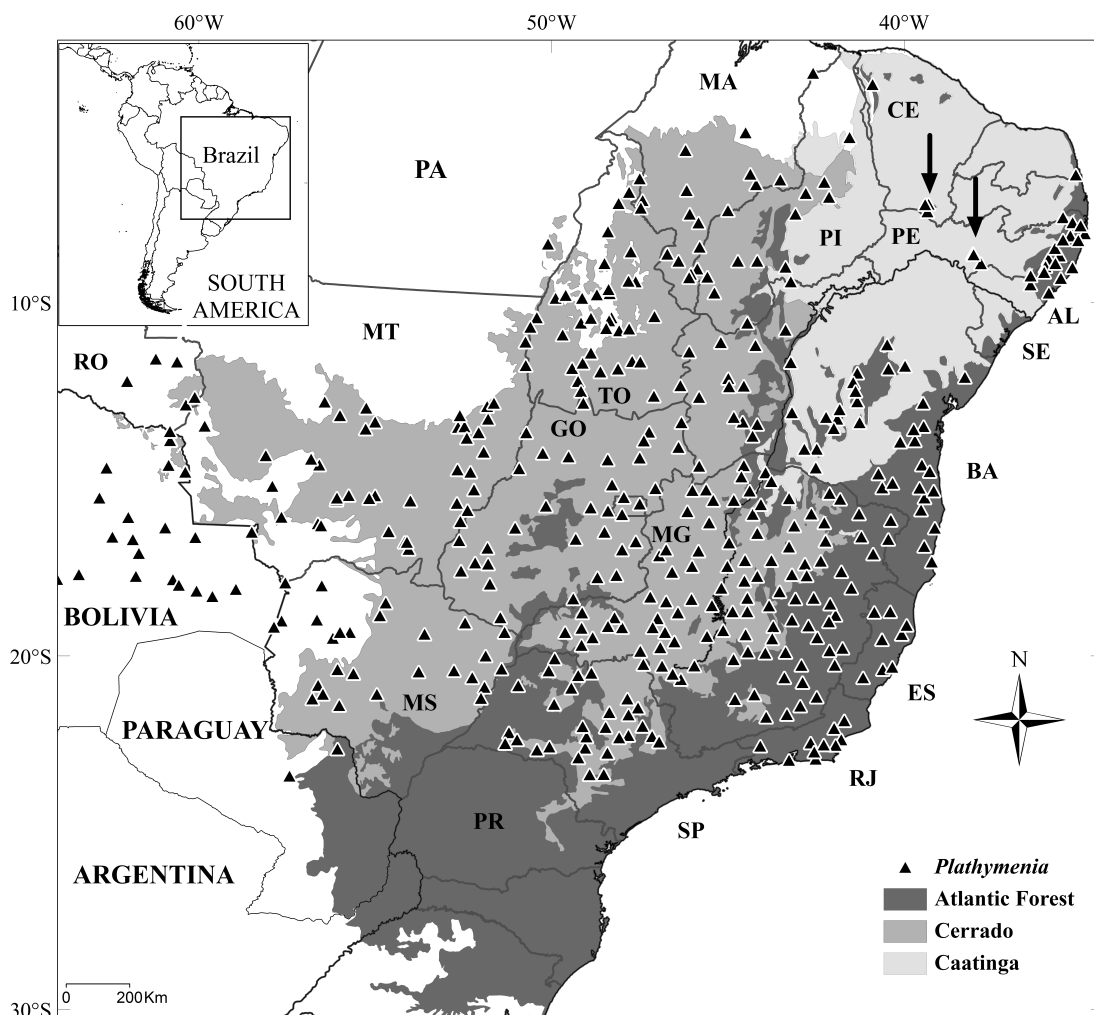


Fig. 1: Distribuição de *Plathymenia reticulata*. A espécie não ocorre na Caatinga, as setas indicam enclaves de Mata Atlântica. (Fonte: Novaes, R. M. L., 2009).

REFERÊNCIAS

- Almeida SP, Proença CSB, Sano SM. 1998.** *Cerrado: espécies vegetais úteis*, Planaltina, EMBRAPA.
- Araújo PAM. 1962/1965.** Contribuição ao conhecimento da madeira de *Plathymenia foliosa* Bent. (Leg.Mim.). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, **18**: 9-15.
- Bentham G. 1842.** Mimoseae. *Hook. Journ. Bot.*, **4**: 333-334.
- Bentham G. 1876.** *Flora Brasiliensis*, Leipzig, R. Oldenbourg.
- Borchert R. 1991.** Growth periodicity and dormancy. In: Raghvendra AS ed. *Physiology of trees*. New York, John Wiley & Sons.
- Borchert R. 1999.** Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal*, **20**: 239-247.
- Carvalho PER. 2009.** Comunicado Técnico 231: Vinhático *Plathymenia reticulata*. *Espécies arbóreas brasileiras*. Colombo - PR, Embrapa Florestas.
- Ducke WA. 1925.** As leguminosas do Estado do Pará. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, **4**: 209-343.
- Fiaschi P, Pirani JR. 2009.** Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**: 477-496.
- Goulart MF. 2008.** *Diferenças adaptativas entre plantas de savanas e florestas: o caso das populações de Plathymenia reticulata (Leguminosae-Mimosoideae) do Cerrado e da Mata Atlântica*, Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2005.** Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany*, **96**: 445-455.
- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2006.** Variability in fruit and seed morphology among and within populations of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae) in areas of the Cerrado, the Atlantic Forest, and transitional sites. *Plant Biology*, **8**: 112-119.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **4**: 97-115.
- Heringer EP. 1956.** O gênero *Plathymenia*. *Annais da Sociedade Botânica do Brasil*, **7**: 55-64.
- Heringer EP, Ferreira MB. 1972.** Árvores úteis no cerrado (I): Vinhático: o gênero *Plathymenia* Benth. *P. foliolosa* Benth. e *P. reticulata* Benth., vinhático da mata e vinhático do campo (par vicariante). *Cerrado*, **5**: 28-34.
- Lacerda DR, Acedo MDP, Lemos JP, Lovato B. 2001.** Genetic diversity and structure of natural populations of *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae), a tropical tree from the Brazilian Cerrado. *Molecular Ecology*, **10**: 1143-1152.
- Lacerda DR, Lemos JP, Acedo MDP, Lovato MB. 2002.** Molecular differentiation of two vicariant neotropical tree species, *Plathymenia foliolosa* and *P. reticulata* (Mimosoideae), inferred using RAPD markers. *Plant Systematics and Evolution*, **235**: 67-77.
- Lacerda DR, Lemos JP, Goulart MF, Ribeiro RA, Lovato MB. 2004.** Seed-dormancy variation in natural populations of two tropical leguminous tree species: *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) and *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae). *Seed Science Research*, **14**: 127-135.
- Lemos Filho JPd, Goulart MF, Lovato MB. 2008.** Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from

Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **20**: 205-216.

Lewis GP. 1987. *Legumes of Bahia*, Kew, Royal Botanic Gardens.

Lisi CS, Tomazello M, Botosso PC, Roig FA, Maria VRB, Ferreira-Fedele L, Voigt ARA. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *Iawa Journal*, **29**: 189-207.

Marcati CR, Milanez CRD, Machado SR. 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae : Caesalpinioideae). *Trees-Structure and Function*, **22**: 3-12.

Matos Filho A. 1959. Contribuição ao estudo anatômico do lenho do gênero *Plathymenia*. *Rodriguésia*, **21/22**: 45-67.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.

Novaes RML, 2009. *Filogeografia do vinhático (Plathymenia reticulata, Leguminosae) e sua relação com mudanças da vegetação e do clima durante o Quaternário no Leste da América do Sul Tropical*, Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

Novaes RML, De Lemos JP, Ribeiro RA, Lovato MB. 2010. Phylogeography of *Plathymenia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. *Molecular Ecology*, **19**: 985-998.

Pott A, Pott VJ. 1997. *Plathymenia reticulata*, Leguminosae-Mimosoideae. *Plants of Pantanal*. Brasília, EMBRAPA.

Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, **80**: 223-230.

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**: 1141-1153.

Roig FA. 2000. Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. In: Roig FA ed. *Dendrocronología en América Latina*. Mendoza.

Warwick MC, Lewis GP. 2003. Revision of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae). *Edinburgh Journal of Botany*, **60**: 111-119.

Capítulo 1:

**Características da madeira em ecótipos de *Plathymenia reticulata* Benth.
(Leguminosae, Mimosoideae): segurança e eficiência hidráulica podem
determinar o sucesso da espécie face às mudanças climáticas**

Marcos Miranda Toledo, José Pires de Lemos Filho* e Élder Antônio Sousa Paiva

Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas

Gerais, Minas Gerais, Brasil

Para correspondência: lemos@icb.ufmg.br

‘Running title’:

Eficiência e segurança hidráulica do lenho em ecótipos de *P. reticulata*

RESUMO

A organização estrutural do xilema e suas consequências fisiológicas são determinantes no sucesso de sobrevivência e de colonização de novos habitats. *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoidae), espécie amplamente distribuída na América do Sul, possui ecótipos adaptados à Mata Atlântica e ao Cerrado. Pouco se sabe sobre diferenças destes em relação às características morfofuncionais do lenho. O objetivo deste estudo foi comparar essas características dos ecótipos em regiões de transição floresta-savana. Para tal, foram realizadas análises das características físicas e anatômicas do lenho e determinou-se o potencial hídrico em indivíduos de cada ecótipo em ecótone Mata Atlântica-Cerrado. Os dados foram submetidos a testes de comparação de médias, análise de correlação de Spearman e análise de componentes principais de correlação (PCA). A densidade da madeira foi menor e o conteúdo de água na saturação maior no ecótipo de Mata quando comparado com o de Cerrado. O ecótipo de Mata também apresentou vasos de maior calibre e menor frequência que o de Cerrado. Nos meses de menor precipitação, os valores de potencial hídrico ao meio dia foram menores no ecótipo de Cerrado. A densidade foi a variável que mais se correlacionou às demais, sendo relacionada ao eixo 1 da PCA, que separou os indivíduos dos dois ecótipos. Constatou-se que os ecótipos de *P. reticulata* são anatômica e fisiologicamente distintos sendo que o de Mata apresenta lenho potencialmente com maior condutividade hidráulica enquanto que o de Cerrado com maior resistência ao embolismo. A densidade da madeira mostrou-se uma boa variável para prever várias características do xilema, além de ser determinante na separação dos ecótipos pela PCA. Levando-se em consideração as previsões de mudanças climáticas espera-se que o ecótipo de Cerrado seja favorecido, porém, a diversidade funcional intraespecífica favorece a sobrevivência da espécie face às mudanças.

Palavras chave: *Plathymenia reticulata*, xilema secundário, transição floresta-savana, embolismo, estrutura e função do xilema, interação planta-ambiente.

ABSTRACT

The xylem structure and its physiological consequences are important for plants in their survival and successful colonization of new habitats. *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoidae) is a widely distributed species in South America, with ecotypes adapted to the Atlantic Forest and the Cerrado. Little is known about differences of ecotypes with respect to their wood morphofunctional traits. Our goal was to compare these features in a forest-savanna boundary through the analysis of wood physical and anatomical traits, and determination of water potential of individuals of each ecotype. Means comparison tests, Spearman correlation analyses and principal components analysis (PCA) were carried out with the data. Wood density was lower and saturation water content was greater for the Forest ecotype, which also had more numerous and wider vessels than the Cerrado ecotype. During the months of lower rainfall, the midday water potential values were lower for the Cerrado ecotype. The wood density was the most strongly correlated variable with others, with a positive and strong correlation with PCA axis 1, which separated the two ecotypes. Was showed that the ecotypes of *P. reticulata* are anatomically and physiologically distinct. The Forest ecotype had a greater potential hydraulic conductivity whereas the Cerrado ecotype showed a greater potential resistance to embolism. Wood density was a good predictor of various xylem traits and was determinant in the separation of ecotypes by PCA. Taking into account the predicted climate changes, it is expected that the Cerrado ecotype will be favored. Nevertheless, the intraspecific functional diversity favors the survival of the species before the changes take place.

Key words: *Plathymenia reticulata*, secondary xylem, forest-savanna boundary, embolism, xylem structure and function, plant-environment interactions.

INTRODUÇÃO

A anatomia da madeira pode ser compreendida a partir das funções primordiais exercidas pelo lenho. Além de sustentação mecânica do corpo vegetal, a madeira exerce as funções de condução e armazenamento de água e, também, de armazenamento de minerais e carboidratos (Baas *et al.*, 2004). Em suas mais variadas formas de organização dos tecidos a madeira deve ser eficiente nestes três aspectos, permitindo a sobrevivência da planta às condições ambientais a que está submetida. Além da história evolutiva da espécie, a anatomia da madeira pode refletir características ambientais, como: latitude, temperatura, comprimento do dia, disponibilidade de água, dentre outros (Baas *et al.*, 1983; Barajas-morales, 1985; Luchi, 2004).

Estrutura e função da madeira devem ser vistas sob o aspecto do triângulo de “equilíbrio” (*trade-off triangle*; Fig. 1; ver Baas *et al.*, 2004). Nessa proposição, as funções de conduzir água e suporte mecânico são confrontadas em três pilares: a eficiência na condutividade, a resistência ao embolismo e a força mecânica. O investimento em uma função pode prejudicar a outra, e vice-versa, sendo que resistência ao embolismo e força mecânica estão positivamente correlacionadas entre si e negativamente correlacionadas com a eficiência na condutividade. Um maior investimento em condutividade (maior diâmetro dos vasos, por exemplo) diminui a resistência ao embolismo; e um maior investimento em resistência ao embolismo (menor diâmetro dos vasos, por exemplo) diminui a eficiência em condutividade. Características das fibras e parênquima podem contrabalancear as funções de suporte mecânico e armazenamento de substâncias (Zimmermann, 1983; Hacke & Sperry, 2001; Sperry, 2003; Baas *et al.*, 2004). Sendo assim, deve existir um equilíbrio entre os investimentos destinados à formação da madeira, de modo a garantir que estes aspectos funcionais de suporte mecânico, condução e armazenamento atendam às exigências impostas pelas condições ambientais.

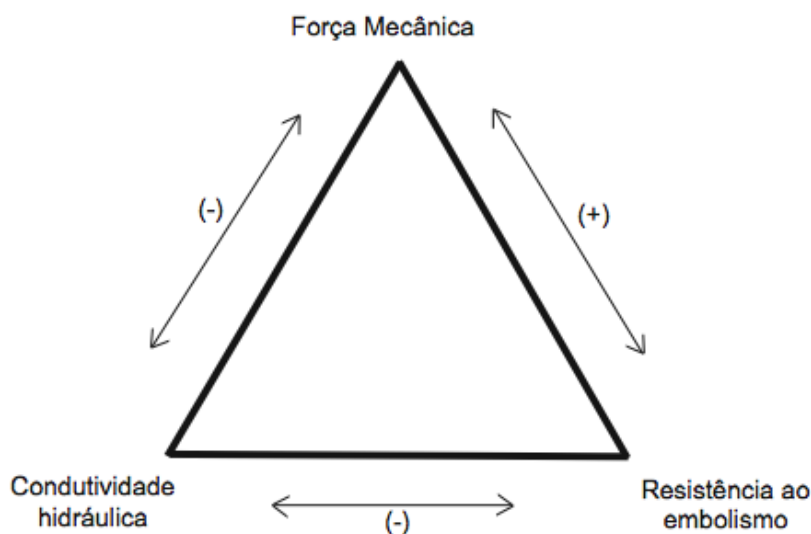


Fig. 1: “Trade-offs triangle”: “triângulo do equilíbrio”. Os vértices do triângulo representam as características funcionais do lenho e as setas representam as interações entre elas. O símbolo entre parênteses representa se esta interação é negativa (-) ou positiva (+). Adaptado de Baas & Wheeler (2010).

A densidade da madeira é uma característica que se relaciona com vários aspectos anatômicos e fisiológicos e pode ser utilizada para prever características de vasos, fibras e parênquima (Jacobsen *et al.*, 2007), além de condutividade e resistência ao embolismo (Stratton *et al.*, 2000; Bucci *et al.*, 2004), capacitância (Schulze *et al.*, 1988, Meinzer, 2003; Gartner & Meinzer, 2005), transpiração, condutância estomática e potencial hídrico foliar (Meinzer, 2003; Bucci *et al.*, 2004; Jacobsen *et al.*, 2007; Gotsch *et al.*, 2010), crescimento e sobrevivência (Poorter *et al.*, 2010). Sendo assim, a densidade da madeira e os traços funcionais relacionados, podem ser determinantes na sobrevivência e a variação intraespecífica permite que algumas espécies ocorram tanto em ambientes áridos como em ambientes úmidos (Meinzer, 2003).

Estudos paleoecológicos e geomorfológicos sugerem a ocorrência de mudanças climáticas severas no continente sul-americano (Martinelli *et al.*, 1996; Comes & Kadereit, 1998). Variações na distribuição geográfica das espécies em respostas à mudanças climáticas

são frequentemente reportadas nos registros fósseis (Comes & Kadereit, 1998; Auler & Smart, 2001; Sanaiotti *et al.*, 2002; Silva *et al.*, 2008) e em estudos florísticos atuais (Tamis *et al.*, 2005; Lenoir *et al.*, 2008). É esperado que alterações climáticas futuras levem ao deslocamento dos limites de distribuição, como reportado para recentes períodos glaciais e interglaciais (Davis & Shaw, 2001): períodos mais secos e frios levariam a retração das florestas úmidas e expansão das florestas secas e savanas, enquanto que períodos mais úmidos e quentes promoveriam uma expansão florestal sobre as savanas (Behling, 1998; Auler & Smart, 2001; Wang *et al.*, 2004). Alterações previstas na temperatura, precipitação e concentrações de CO₂ podem levar à mudanças na distribuição das espécies e a organização estrutural da madeira e suas consequências fisiológicas podem constituir fatores decisivos no sucesso de colonização de novos habitats (Gorsuch *et al.*, 2001; Baas & Wheeler, 2010).

A variação genética intraespecífica, que permite ampla distribuição de determinadas espécies em ambientes com características distintas (Lemos Filho *et al.*, 2008), possibilita que pressões seletivas em direções opostas, determinadas pelos contrastes ambientais levem à seleção de genótipos adaptados às condições particulares, os ecótipos (Nagy & Rice, 1997). Ambientes florestais e savânicos, tais como os biomas brasileiro Mata Atlântica e Cerrado, que apresentam características distintas na disponibilidade e sazonalidade de recursos, podem abrigar espécies que apresentam ecótipos adaptados a esses distintos habitats. Biomas classificados como *hotspots* para a conservação pela alta biodiversidade e o estado de ameaça (Myers *et al.*, 2000), a Mata Atlântica se caracteriza pela prevalência de florestas úmidas e o Cerrado por um ambiente predominantemente savânico. Estes biomas possuíam originalmente uma extensa distribuição no continente e longas fronteiras entre si (Fiaschi & Pirani, 2009). Embora plantas de Mata Atlântica sejam consideradas como grupos funcionais distintos daquelas de Cerrado (Hoffmann *et al.*, 2005), algumas poucas espécies apresentam ampla distribuição e ocorrem nos dois biomas. Este é o caso de *Plathymenia reticulata* Benth.

(Warwick & Lewis, 2003), espécie objeto deste estudo.

Conhecida como vinhático, *P. reticulata* é uma leguminosa arbórea que apresenta ampla ocorrência na América do Sul, sendo registrada em pelo menos 15 estados brasileiros, Bolívia, Paraguai e Suriname (Warwick & Lewis, 2003). O gênero *Plathymenia* foi descrito por Bentham, sendo originalmente composto por duas espécies: *P. reticulata*, ocorrendo no bioma Cerrado e *P. foliolosa*, ocorrendo em formações florestais do bioma Mata Atlântica (Heringer, 1956). Em recente revisão do gênero, Warwick & Lewis (2003) propuseram que o gênero fosse considerado monoespecífico (mantendo-se *P. reticulata*) baseados no fato de que as principais características utilizadas por Bentham (1842; 1876) e Heringer (1956) para diferenciar as duas espécies ocorrem em um *continuum*, além de evidências indicarem fluxo gênico (Lacerda *et al.*, 2002). Com base em um estudo filogeográfico, Novaes *et al.* (2010) propuseram uma recente expansão de *P. reticulata*, provavelmente determinada por mudanças climáticas.

Em uma revisão sobre estudos ecofisiológicos, Lemos Filho *et al.* (2008) concluíram que existem dois ecótipos de *P. reticulata*, sendo que as populações provenientes de ambientes savânicos e florestais apresentam diferenças genéticas relacionadas com a adaptação local. O vinhático é uma das mais importantes e úteis espécies do Cerrado (Almeida *et al.*, 1998) devido à qualidade de sua madeira e à recomendação de seu uso na recuperação de áreas degradadas (Heringer & Ferreira, 1972; Pott & Pott, 1997).

Tendo em vista a ampla ocorrência de *P. reticulata*, bem como os conhecimentos genéticos e ecofisiológicos da espécie alcançados pelo nosso grupo de pesquisas (Lacerda *et al.*, 2004; Goulart *et al.*, 2005; Goulart *et al.*, 2006; Lemos Filho *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2010), novos estudos para a caracterização morfofuncional dos ecótipos podem acrescentar informações importantes para explicar a ampla distribuição da espécie, além de auxiliar na previsão de seu comportamento face às mudanças climáticas (Bates *et al.*, 2008; Baas &

Wheeler, 2010). Nesse sentido, estudos com *P. reticulata* em regiões de tensão ecológica entre floresta e savana apresentam grande relevância (Lemos Filho *et al.*, 2008), pois nestas áreas ocorrem as primeiras variações nos limites de distribuição geográfica, impulsionadas pelas mudanças climáticas (Silva *et al.*, 2008).

Especialmente em áreas ecotonais de Cerrado e Mata Atlântica, onde fitofisionomias formam um mosaico vegetacional, os dois ecótipos de *P. reticulata* ocorrem lado a lado e estão submetidos às mesmas condições climáticas. Considerando estes fatos, o presente trabalho objetivou avaliar as características anatômicas da madeira, e suas implicações funcionais, nos ecótipos desta espécie em uma região ecotonal. Procurou-se testar a hipótese de que, mesmo sob condições climáticas semelhantes, os ecótipos apresentariam características anatômicas distintas, que influenciariam o *fitness* fisiológico e estariam relacionadas a ganhos evolutivos que permitiram à espécie a ocupação de habitats distintos como o Cerrado e a Mata Atlântica. Com base nessa hipótese, pode ser predito que os indivíduos do ecótipo de Mata apresentariam estrutura do lenho condizente com um ambiente florestal méxico (menor densidade, por exemplo). De forma oposta, mesmo em ambiente ecotonal, indivíduos do ecótipo de Cerrado apresentariam estrutura condizente com ambiente de maior escassez ou sazonalidade de recursos (maior densidade, por exemplo).

MATERIAL E METODOS

Local de estudo

O estudo foi realizado no Parque Estadual do Sumidouro, Unidade de Conservação do Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais (IEF-MG), no município de Lagoa Santa (Fig. 3; 19°32'35.66"S, 43°55'47.79"W). Esta região é caracterizada como sendo de ecótone entre Mata Atlântica e Cerrado e apresenta um mosaico vegetacional com a ocorrência de fitofisionomias destes dois biomas (Parizzi *et al.*, 1998). A área apresenta um histórico de

perturbação pelo homem, sendo que o sítio de estudo foi recentemente utilizado para pecuária. As árvores remanescentes no pasto foram utilizadas neste estudo.

O clima da região em estudo é tropical quente semi-úmido, com uma estação seca de 3-4 meses de duração, entre Maio e Agosto. Registros de 10 anos apontam uma média de 1381 mm de chuva concentrados entre o mês de Outubro e Abril, com Agosto sendo o mês mais seco e Janeiro o mais úmido. Média de temperatura anual de 20.8° C (Fig. 2; Parizzi *et al.*, 1998). Segundo mapeamento do Serviço Geológico do Brasil (CPMR), o solo da área caracteriza-se como Latossolo Vermelho Escuro álico moderado de textura muito argilosa.

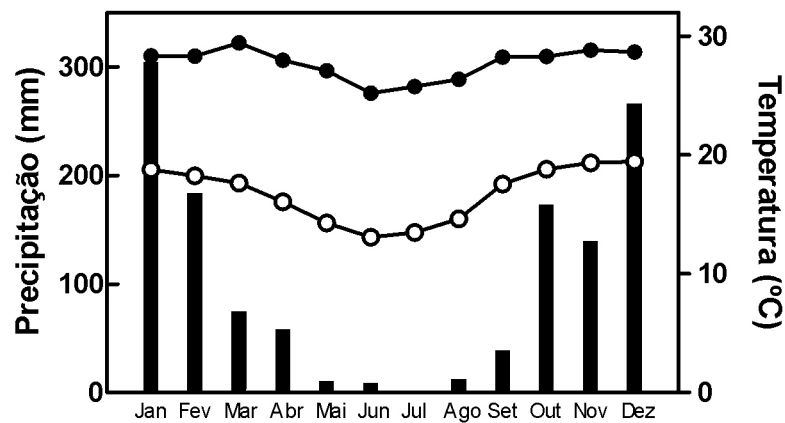


Fig. 2: Médias históricas mensais (10 anos) de temperatura máxima diária (círculo preenchido), temperatura mínima diária (círculo aberto) e precipitação acumulada (barras). Dados: INMET, Sete Lagoas.

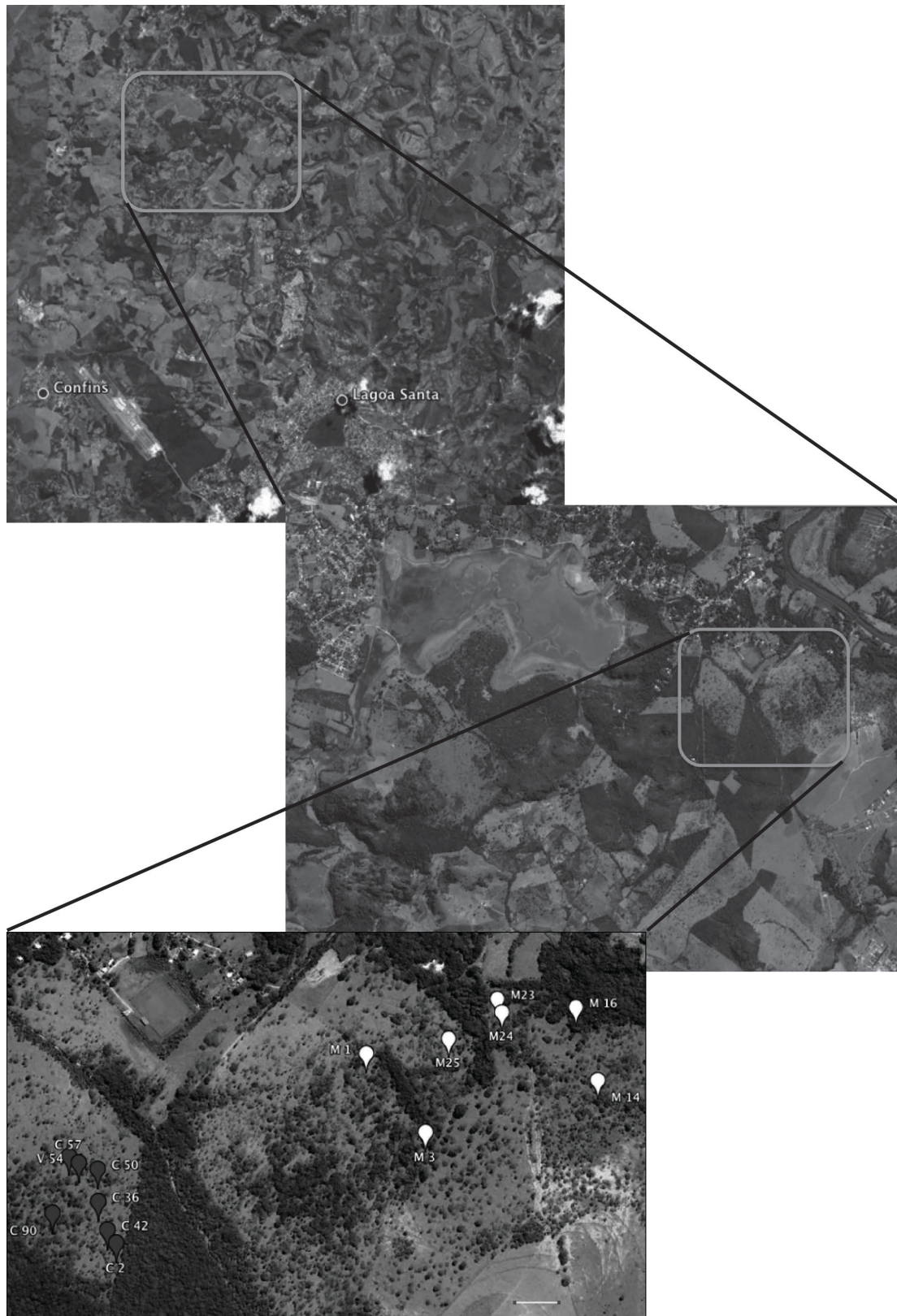


Fig. 3: Área de estudo localizada no Parque Estadual do Sumidouro. Escala da terceira foto: 100 m.

Seleção dos indivíduos

Indivíduos de *P. reticulata* dos ecótipos de Mata e de Cerrado coocorrem nesta área e são diferenciados por apresentarem características distintivas como porte e tortuosidade, além de características da casca externa, mais suberosa no ecótipo de Cerrado (Fig. 4; Warwick & Lewis, 2003; Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008). Quatorze indivíduos adultos de porte e de diâmetro caulinar similares foram selecionados para cada ecótipo. Todos os indivíduos marcados foram considerados para as análises dos caracteres físicos do lenho e avaliação de status hídrico, enquanto sete foram aleatoriamente amostrados para se avaliarem as características anatômicas da madeira. A área de ocorrência dos indivíduos dos dois ecótipos é uma área aberta (pastagem em regeneração) sem adensamento de árvores.

Caracterização dos indivíduos e coleta de material

Para a caracterização dos ecótipos, utilizando-se uma fita métrica e um medidor de distâncias Bosch (DLE 40) foram avaliados os seguintes parâmetros: circunferência na altura do peito (CAP, ~1,3 m do solo), altura do indivíduo e altura da primeira bifurcação (ponto de inversão morfológica).

Amostras de casca e madeira foram coletadas na altura do peito com o auxílio de um trado de incremento de 5mm de diâmetro (Haglöf, Sweden) para as análises anatômicas e físicas. Uma amostra completa (medula-casca) e uma amostra de alburno (~2 cm a partir do câmbio) foram coletadas, e colocadas em tubos plásticos vedados para evitar a dessecação e, imediatamente, levadas ao laboratório. As amostras completas foram utilizadas para obtenção dos caracteres físicos e as amostras de alburno foram utilizadas para as análises anatômicas.

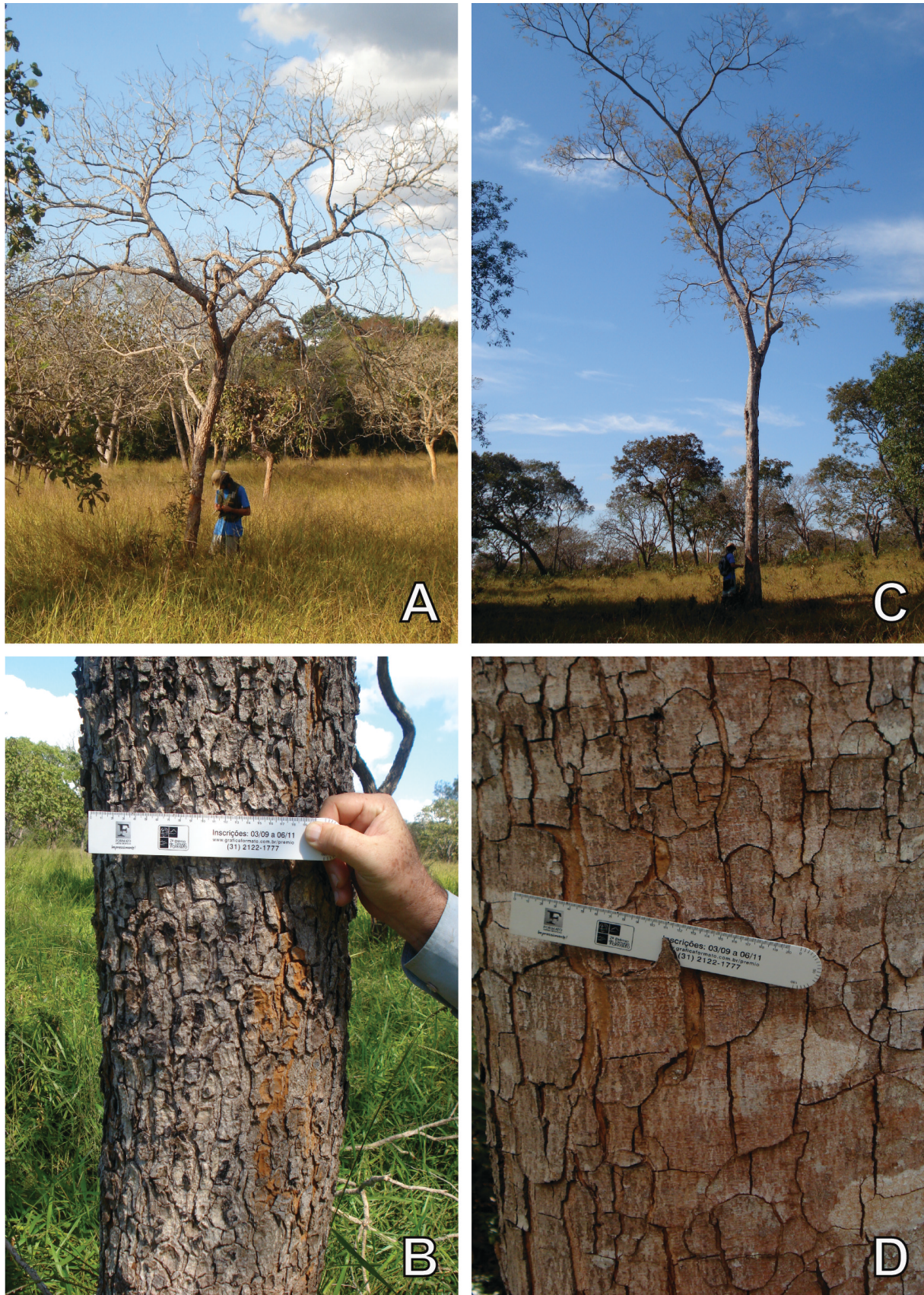


Fig. 4: Comparação morfológica entre os ecótipos de Cerrado (A e B) e Mata Atlântica (C e D) de *Plathymenia reticulata* em região ecotonal. Arquitetura dos indivíduos (A e C) e detalhes da casca (B e D).

Caracteres físicos do lenho

A partir da amostra completa (medula-casca) coletada de cada indivíduo, foram mensurados: espessura da casca viva (E_c), espessura do alburno (E_a , diferenciado pela coloração mais clara), densidade da madeira (D), conteúdo de água (C_a) e conteúdo de água na saturação (C_{sat}). E_c e E_a foram obtidas diretamente da amostra com um paquímetro digital (Mitutoyo, China). Em seguida, a amostra foi seccionada em subamostras de 2 cm. Massa fresca (M_f), massa saturada de água (M_{sat}) após 48 horas de hidratação, e massa seca (M_s) após secagem em estufa de circulação na temperatura de 60° C até peso constante, foram mensuradas em balança analítica (Bioprecisa FA2104N, Brasil).

Sendo as subamostras cilíndricas com dimensões de 5 mm de diâmetro e 20 mm de comprimento, o volume (V) foi calculado segundo a fórmula “ $\pi \cdot r^2 \cdot h$ ” (fórmula do volume do cilindro) conforme utilizado por Valencia & Vargas (1997):

$$V = \pi \cdot (2,5 \text{ mm})^2 \cdot 20 \text{ mm}$$

A partir de M_f , M_{sat} , M_s e V das amostras, foram calculados D , C_a e C_{sat} a partir das fórmulas a seguir, como utilizado por Schulze (1988) e Borchert (1994):

$$D \text{ (Kg/dm}^3\text{)} = M_s / V$$

$$C_a \text{ (\%)} = \{ (M_f - M_s) / M_f \} \cdot 100$$

$$C_{sat} \text{ (\%)} = \{ (M_{sat} - M_s) / M_s \} \cdot 100$$

Análises anatômicas

Para análises anatômicas, amostras de alburno foram seccionadas a 1,5 cm a partir do câmbio e coladas em um suporte de madeira com orientação para corte no plano transversal. Esse procedimento permite a fixação de pequenas amostras em micrótomo de deslize. Posteriormente os suportes com as amostras foram mantidos em solução de glicerina:etanol (1:1, v/v).

Em micrótomo de deslize (SPENCER, NY, USA) foram obtidas secções transversais (20-40 μm) das amostras. Essas secções foram posteriormente clarificadas em solução de hipoclorito de sódio comercial (50%), transferidas para solução de ácido acético (1%) por cinco minutos, seguindo-se de uma lavagem (5 minutos) em água destilada. Parte das amostras de alburno foi separada para dissociação em mistura de ácido crômico (10%) e ácido nítrico (10%), 1:1 (v/v) (Johansen, 1940). Para observações ao microscópio de luz, as secções e o macerado, foram corados com solução alcoólica de safranina (1%) e montados em lâminas de vidro, empregando-se gelatina glicerinada de Kaiser como meio de montagem (Kaiser, 1880).

Imagens digitais foram tomadas em microscópio de luz (Zeiss, Primo Star) com câmera digital acoplada (Canon, Power Shot A650). Da secção transversal foram tomadas cinco imagens por indivíduo (abrangendo todo o comprimento da secção -1,5 cm- e mais de um anel de crescimento); dos elementos de vasos e fibras (material dissociado), cinquenta imagens por cada indivíduo. Os elementos de vasos e fibras foram aleatoriamente fotografados conforme encontrado nas lâminas.

A partir das fotografias, utilizando um software de análise de imagens (ImageJ 1.42q, USA), foram determinadas as seguintes variáveis: 1) frequência dos vasos (N , nº de vasos/ mm^2); 2) média da área da secção transversal dos vasos (A , mm^2); 3) fração do secção transversal ocupada por vasos (F , %); 4) diâmetro do lúmen dos vasos (D_v , μm); 5) comprimento dos elementos de vasos (C_v , μm); 6) comprimento das fibras (C_f , μm); 7) espessura da parede das fibras (E_{pf} , μm); 8) diâmetro do lúmen das fibras (D_f , μm); 9) espessura da fibra (E_f , μm).

A partir dos dados de A e N foi calculada a razão “área:número” (chamado aqui de índice de composição de vasos, S) como proposto por Zanne *et al.* (2010):

$$S = A / N$$

O índice S indica a composição dos vasos no sistema de condução: baixos valores indicam muitos vasos estreitos, e altos valores indicam poucos vasos amplos (Zanne & Falster, 2010; Zanne *et al.*, 2010).

Para se analisar a condutividade hidráulica (K_s) foi assumido o tratamento dado por Zanne *et al.* (2010) em que, considerando a independência entre as variáveis F e S , a condutividade hidráulica pode ser expressa da seguinte maneira:

$$K_s \propto F^{1,5} S^{0,5}$$

Desta forma, levando em consideração que essa expressão não significa a condutividade em si, igualando-se essa expressão obtivemos a variável K_{se} , que representa apenas um valor adimensional, utilizado para se comparar a condutividade hidráulica dos ecótipos:

$$K_{se} = F^{1,5} S^{0,5}$$

A partir dos dados de Df e E_{pf} foi calculada a razão “parede:lúmen” da fibra (Jacobsen *et al.*, 2007; Martinez-Cabrera *et al.*, 2009), expressa em porcentagem da área transversal da fibra ocupada por parede:

$$F_{wf} (\%) = \{ (\pi \cdot (Df / 2)^2) \} / \{ \pi \cdot ((Df / 2) + E_{pf})^2 \} \cdot 100$$

Avaliação do status hídrico

Para se avaliar o status hídrico dos indivíduos, foi determinado o potencial hídrico (Ψ) de ramos terminais (~15 cm) com uma câmara de pressão (PMS Model 600, Corvallis, Oregon, USA) em quatorze indivíduos de cada ecótipo. As medidas foram efetuadas no final da madrugada (‘predawn’, Ψ_{PD} , entre 5:00 e 6:30) e ao meio dia (‘midday’, Ψ_{MD} , entre 12:00 e 13:30) no final de quatro meses consecutivos da estação chuvosa. A partir dos dados de Ψ_{PD} e Ψ_{MD} calculou-se a amplitude diária de variação do potencial hídrico ($\Delta\Psi = \Psi_{MD} - \Psi_{PD}$).

Análises estatísticas

Para se avaliar a diferença estatística das médias das variáveis entre os ecótipos, os dados foram submetidos a testes paramétricos de comparação de médias (teste t-student) caso apresentassem normalidade e homocedasticidade dos resíduos (Zar, 1996). Caso contrário, foi aplicado teste não-paramétrico (teste de Mann-whitney). Foi considerado um valor de referência de 95% de significância para todos os testes. Variáveis em porcentagem foram transformadas por log10 ou arco-seno para aplicação dos testes estatísticos (Zar, 1996).

Para se avaliarem as correlações entre as variáveis, independente dos ecótipos, foram utilizadas regressões lineares e análises de correlação de Spearman a partir dos dados dos indivíduos em que todas as variáveis foram determinadas. A fim de se investigar quais variáveis foram determinantes na diferenciação entre os ecótipos, foi realizada uma análise de componentes principais de correlação (PCA) com todas aquelas que apresentavam normalidade e homogeneidade de variâncias. Utilizou-se, para isso, o programa PCord (McCune & Mefford, 2006).

RESULTADOS

As mensurações de altura, circunferência a altura do peito (CAP) e altura da primeira bifurcação mostraram que as características utilizadas para se classificar os indivíduos nos ecótipos são estatisticamente diferentes, sendo que os indivíduos do ecótipo de Mata apresentaram maiores médias de todas essas variáveis (Tab. 1).

Tabela 1: Médias seguidas de desvio padrão das características arquiteturais dos indivíduos de *P. reticulata*, ecótipos de Mata e Cerrado. CAP = circunferência a altura do peito (1,3 m); A_{bif}= Altura da 1ª bifurcação. Em negrito estão representados valores estatisticamente distintos. (t = valores do teste t-student; n=14 indivíduos).

| Variável | Médias | | Valor | |
|----------------------|---------------------|--------------------|---------------|--------------------|
| | Mata | Cerrado | t | p-valor |
| CAP (m) | 1,5 ± 0,17 | 0,57 ± 0,05 | 13,915 | < 0,0001 |
| Altura (m) | 12,51 ± 1,93 | 6,65 ± 0,88 | 8,518 | < 0,0001 |
| A _{bif} (m) | 4,2 ± 0,97 | 3,1 ± 0,83 | 2,311 | 0,04 |

Tabela 2: Médias seguidas de desvio padrão das características físicas da madeira e da casca dos indivíduos de *P. reticulata*, ecótipos de Mata e de Cerrado. D = Densidade; C_a = Conteúdo de água na hora da coleta; C_{sat} = Conteúdo de água na saturação; E_c = espessura da casca; E_a = espessura do alburno. Em negrito estão representadas valores estatisticamente distintos. (t = valores do teste t-student; U = valores do teste Mann-whitney; n=14 indivíduos).

| Variável | Médias | | Valor | | p-valor |
|---------------------------|--------------------|--------------------|---------------|-----------|---------------|
| | Mata | Cerrado | t | U | |
| D (Kg/dm ³) | 0,65 ± 0,05 | 0,74 ± 0,06 | -4,082 | | 0,0005 |
| C_a (%) | 36,3 ± 3,1 | 36,8 ± 4,2 | -0,297 | | 0,768 |
| C_{sat} (%) | 45,8 ± 2 | 41,2 ± 3,6 | 3,848 | | 0,0008 |
| E_c (mm) | 11,1 ± 2 | 8 ± 1,65 | 4,154 | | 0,0041 |
| E_a (mm) | 25 ± 6,7 | 15 ± 2,3 | | 12 | 0,0005 |

Os caracteres físicos do lenho mostraram diferenças significativas entre ecótipos para quase todas as variáveis (Tab. 2). O ecótipo de Cerrado apresentou maior densidade da madeira (D), enquanto o ecótipo de Mata apresentou maior conteúdo de água na saturação (C_{sat}), espessura da casca (E_c) e espessura do alburno (E_a). Entretanto, o conteúdo de água (C_a) das amostras no momento da coleta não diferiu entre os ecótipos.

Características anatômicas variaram significativamente tanto em relação a vasos e elementos de vasos quanto em relação às fibras (Tab. 3 e 4, respectivamente). Apesar da frequência de vasos (N) e a fração da secção transversal ocupada por vasos (F) não se diferenciarem ($P=0,11$ e $P=0,07$, respectivamente), área (A) e diâmetro do lúmen dos vasos (Dv), e comprimento dos elementos de vasos (Cv) foram maiores nos indivíduos do ecótipo de Mata (Tab 3, Fig. 5 e 6). Também para esse ecótipo foi observado um maior valor do índice de composição de vasos (S , Tab. 3, Fig. 5). Em ambos os ecótipos foram encontrados elementos de vaso com placa de perfuração simples e parede terminal variando de transversal a levemente inclinada (Fig 5), podendo apresentar ou não apêndices.

Tabela 3: Médias seguidas de desvio padrão das características de vasos e elementos de vasos de indivíduos de *P. reticulata*, ecótipo de Mata e Cerrado. N = frequência de vasos (n° de vasos por mm^2); A = média da área dos vasos; F = fração da área transversal ocupada por vasos; S = índice de composição de vasos; Dv = diâmetro tangencial do lúmen do vaso; Cv = comprimento do elemento de vaso. Em negrito estão representadas valores estatisticamente distintos. (t = valores do teste t-student; U = valores do teste Mann-whitney; n=7 indivíduos).

| Variável | Médias | | Valor | | p-valor |
|-------------------------|---|---|--------------|--------------|--------------------|
| | Mata | Cerrado | t | U | |
| N (v/ mm^2) | 8 ± 2 | 10 ± 2 | -1,713 | | 0,1123 |
| A (mm^2) | $(1,86 \pm 0,3) \times 10^{-2}$ | $(1,16 \pm 0,2) \times 10^{-2}$ | 4,509 | | < 0,001 |
| F (%) | 14 ± 3 | 11 ± 3 | 1,956 | | 0,0741 |
| S (mm^4) | $(2,4 \pm 1) \times 10^{-3}$ | $(1,2 \pm 0,4) \times 10^{-3}$ | 3,021 | | 0,01 |
| Dv (μm) | 163 ± 65 | 128 ± 45 | | 41568 | < 0,0001 |
| Cv (μm) | 365 ± 91 | 339 ± 73 | | 51311 | 0,000203 |

Tabela 4: Médias seguidas de desvio padrão das características das fibras de indivíduos de *P. reticulata*, ecótipos de Mata e Cerrado. Cf = comprimento das fibras; Df = diâmetro do lúmen das fibras; E_{pf} = Espessura da parede da fibra; E_f = espessura da fibra; F_{wf} = razão “parede:lúmen” da fibra. Em negrito estão representadas valores estatisticamente distintos. (U = valores do teste Mann-whitney; n=7 indivíduos).

| Variável | Médias | | Valor | |
|----------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--------------|--------------------|
| | Mata | Cerrado | U | p-valor |
| Cf (μm) | 1120 ± 179 | 1082 ± 153 | 53602 | 0,0042 |
| Df (μm) | $12,4 \pm 3$ | $13,5 \pm 3$ | 49512 | < 0,0001 |
| E_{pf} (μm) | $4,69 \pm 0,95$ | $4,62 \pm 0,97$ | 58344 | 0,2774 |
| E_f (μm) | $17,1 \pm 3,7$ | $18,2 \pm 3,6$ | 50203 | < 0,0001 |
| F_{wf} (%) | $56 \pm 9,9$ | $59 \pm 8,2$ | 50815 | < 0,0001 |

O comprimento das fibras (Cf) apresentou diferenças significativas entre os ecótipos sendo maior para o ecótipo de Mata. O ecótipo de Cerrado apresentou maior espessura da fibra (E_f) e diâmetro do lúmen (D_f). Embora espessura da parede (E_{pf}) não tenha apresentado diferenças significativas a razão “parede:lúmen” da fibra (F_{wf}) foi maior no ecótipo de Cerrado (Tab. 4), mostrando que este ecótipo, apesar de possuir maior diâmetro de lúmen, apresentou maior porcentagem da fibra ocupada por parede.

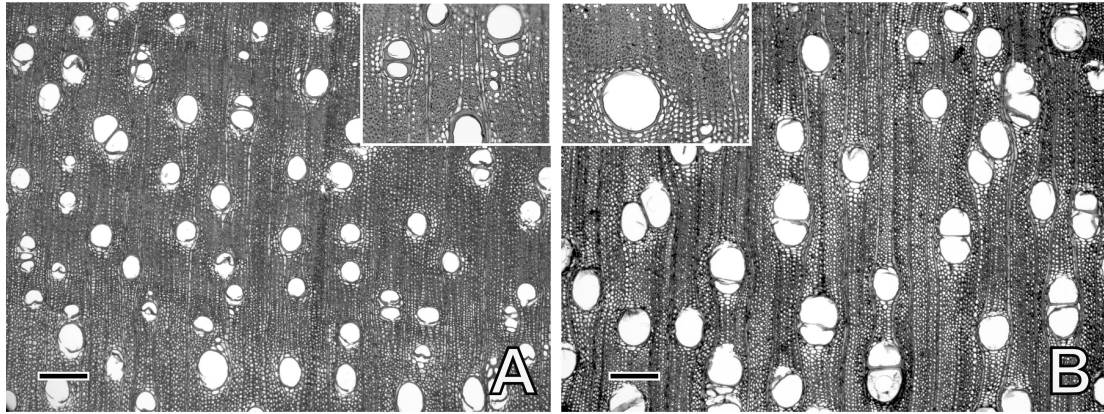


Fig. 5: Secções transversais do lenho dos ecótipos de Cerrado (A) e Mata Atlântica (B). Os quadros menores representam em detalhe a diferença dos diâmetros dos vasos entre os ecótipos. Barras: 300 μ m.

Conforme esperado, os valores de potencial hídrico no ‘predawn’ (Ψ_{PD}) foram maiores nos meses com maior precipitação (Fig. 7). Durante os meses de janeiro e fevereiro, em que se registrou uma drástica redução das chuvas e valores elevados de déficit de pressão de vapor do ar (nos dias das mensurações), foram observados baixos valores de potencial hídrico do ‘midday’ (Ψ_{MD}). Os indivíduos do ecótipo de Cerrado apresentaram menores valores de Ψ_{MD} , $-2,87 \pm 0,07$ MPa em janeiro e $-2,49 \pm 0,38$ MPa em fevereiro, enquanto que os de Mata, $-2,31 \pm 0,28$ MPa e $-1,96 \pm 0,36$ MPa, respectivamente. Entretanto, a amplitude diária de variação do potencial hídrico ($\Delta\Psi$) não foi significativamente diferente entre os ecótipos em nenhum dos meses.

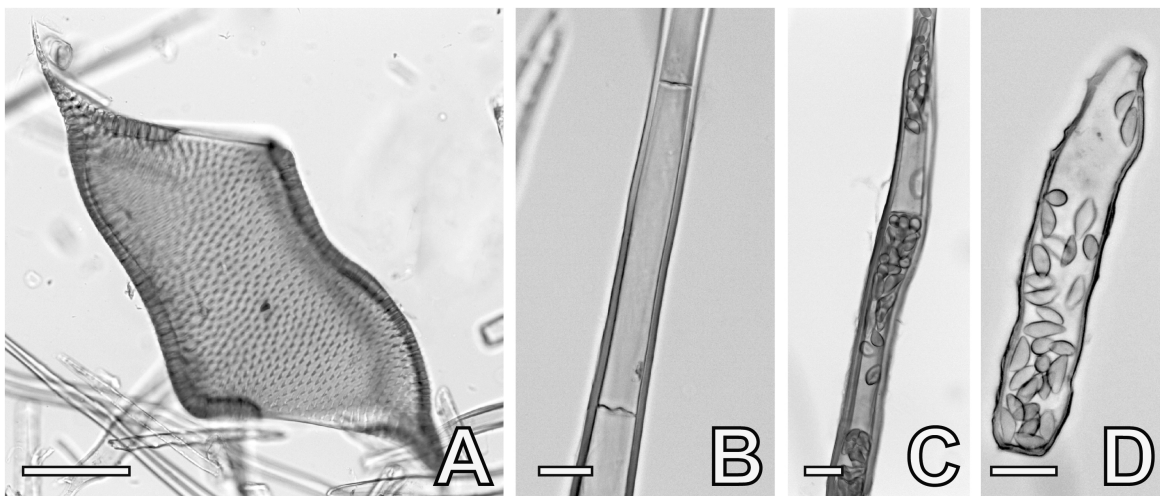


Fig. 6: Fotografias ilustrativas do material dissociado: elemento de vaso (A), fibras (B e C) e célula parenquimática (D). Fibras septadas (B) estavam presentes nos dois

ecótipos. Fibras e parênquima apresentaram acúmulo de reserva na forma de grãos de amido (C e D, coleta durante o período de seca). Barras: A =100 μm ; B, C e D = 25 μm .

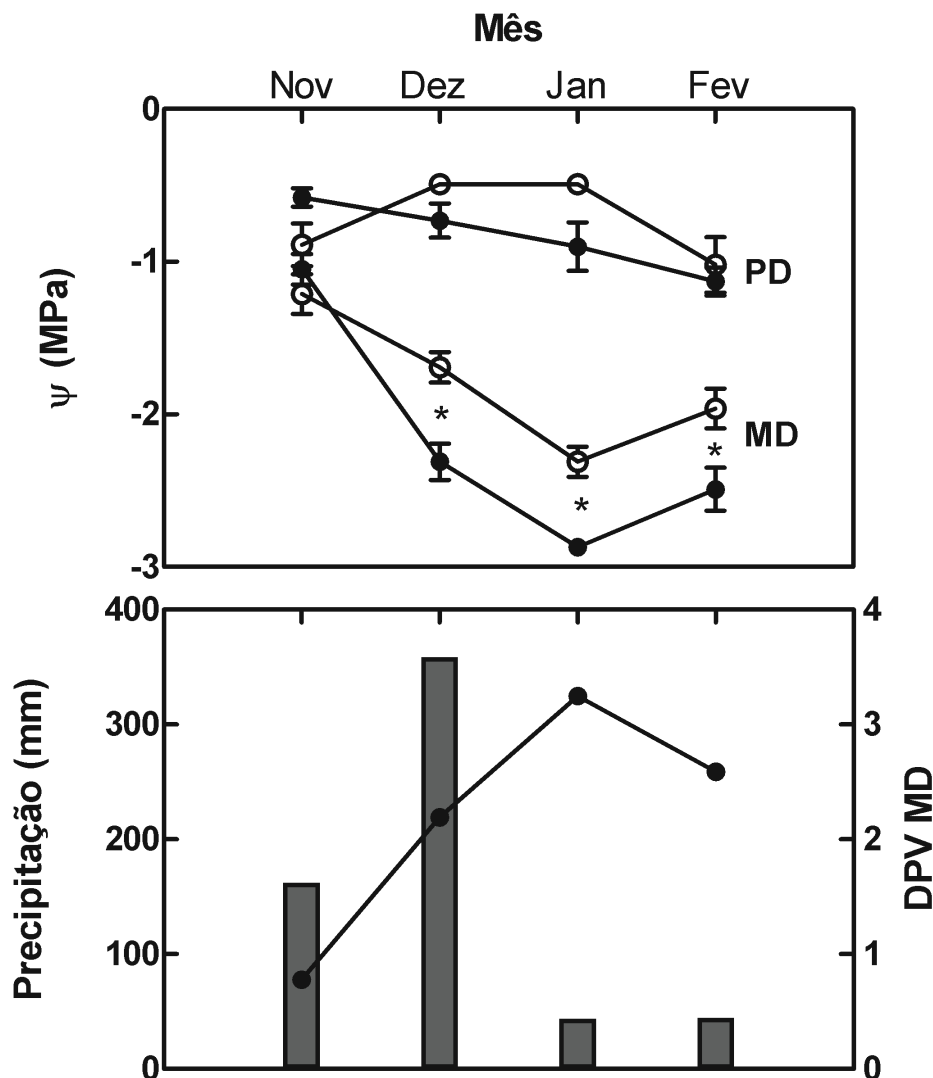


Fig. 7: Acima - Potencial hídrico de ramos terminais no final da madrugada (*PD*) e ao meio dia (*MD*) dos indivíduos dos ecótipos de Mata (círculos vazios) e Cerrado (círculos preenchidos). Abaixo - Total de acumulado de precipitação mensal (barras) e déficit de pressão de vapor ao meio dia (linha, DPV MD) nos meses e no dia da mensuração do potencial hídrico, respectivamente. As barras representam o erro padrão; asterisco representa diferença significativa entre os ecótipos ($P < 0,05$).

Os resultados da correlação de Spearman (Tab. 5), utilizando os dados obtidos para os dois ecótipos, mostraram que a densidade está negativamente correlacionada com o conteúdo de água na saturação (C_{sat}), com as variáveis relacionadas ao diâmetro dos vasos (A e D_v) e

com as variáveis de porte dos indivíduos (altura e CAP). Altura e CAP apresentaram correlação positiva com a condutividade estimada (K_{sc}) e com C_{sat} . Esta última apresentou correlação positiva com Dv e A . As correlações entre Fwf , Df e E_f com as outras variáveis não apresentaram significância (dados não apresentados na tabela), exceto com altura do indivíduo, que foi negativamente relacionado a Df ($\rho=-0,539$), E_f ($\rho=-0,591$) e Fwf ($\rho=-0,552$). O Ψ mínimo registrado no período estudado (Ψ_{min} , correspondente ao Ψ_{MD} do mês de janeiro) apresentou correlação significativa com C_{sat} ($\rho=0,5308$, $P=0,04$) e D ($\rho=-0,6273$, $P=0,01$)(dados não apresentados na tabela). Os resultados das regressões lineares também ilustram claramente a relação negativa da densidade com altura, E_c e E_a (Fig. 8) e com S , Dv e C_{sat} (Fig. 9). N e Dv também apresentaram uma relação linear negativa significativa ($r^2=0,577$, $P<0,01$).

SPEARMAN

Tabela 5: Valores ρ da correlação de Spearman entre as variáveis: D = densidade da madeira; A = área média dos vasos; N = frequência de vasos; S = índice de composição de vasos; F = fração da secção transversal ocupada por vasos; C_{sat} = conteúdo de água na saturação; C_v = comprimento dos elementos de vasos; D_v = diâmetro dos vasos; K_{se} = condutividade estimada; Altura; CAP = circunferência à altura do peito; E_c = espessura da casca; E_a = espessura do alburno. Significância estatística: não significativo, $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$.

| | D | A | N | $S = A/N$ | $F = A \cdot N$ | C_{sat} | C_v | D_v | K_{se} | Altura | CAP | E_c | E_a |
|-----------------|----------------------|---------------------|----------------------|----------------------|-----------------|----------------------|---------------|----------------------|---------------------|---------------|----------------------|---------------|---------------------|
| D | | -0,736 | <u>0,556</u> | -0,723 | -0,262 | <u>-0,864</u> | <u>-0,565</u> | <u>-0,780</u> | -0,675 | <u>-0,631</u> | <u>-0,785</u> | <u>-0,631</u> | -0,666 |
| A | -0,736 | | <u>-0,591</u> | <u>0,934</u> | 0,517 | <u>0,648</u> | 0,446 | 0,662 | <u>0,908</u> | <u>0,626</u> | <u>0,798</u> | 0,499 | <u>0,815</u> |
| N | <u>0,556</u> | <u>-0,591</u> | | <u>-0,811</u> | 0,297 | -0,429 | -0,697 | <u>-0,789</u> | -0,363 | -0,354 | -0,354 | -0,539 | -0,719 |
| $S = A/N$ | -0,723 | <u>0,934</u> | <u>-0,811</u> | | 0,253 | <u>0,604</u> | <u>0,618</u> | <u>0,793</u> | <u>0,793</u> | 0,530 | 0,679 | <u>0,569</u> | <u>0,807</u> |
| $F = A \cdot N$ | -0,262 | 0,517 | 0,297 | 0,253 | | 0,323 | -0,209 | -0,037 | 0,741 | 0,481 | 0,459 | 0,064 | 0,196 |
| C_{sat} | <u>-0,864</u> | -0,517 | -0,429 | <u>0,604</u> | 0,323 | | 0,257 | <u>0,635</u> | 0,675 | <u>0,569</u> | 0,666 | <u>0,565</u> | 0,530 |
| C_v | <u>-0,565</u> | <u>0,648</u> | -0,697 | <u>0,618</u> | -0,209 | 0,257 | | 0,776 | 0,288 | 0,125 | 0,354 | 0,393 | 0,495 |
| D_v | <u>-0,780</u> | 0,446 | <u>-0,789</u> | <u>0,793</u> | -0,037 | <u>0,635</u> | 0,776 | | <u>0,578</u> | 0,477 | <u>0,560</u> | <u>0,539</u> | <u>0,657</u> |
| K_{se} | -0,675 | 0,662 | -0,363 | <u>0,793</u> | 0,741 | 0,675 | 0,288 | <u>0,578</u> | | 0,662 | 0,670 | 0,371 | <u>0,609</u> |
| Altura | <u>-0,631</u> | <u>0,908</u> | -0,354 | 0,530 | 0,481 | <u>0,569</u> | 0,125 | 0,477 | 0,662 | | <u>0,596</u> | <u>0,626</u> | 0,697 |
| CAP | <u>-0,785</u> | <u>0,626</u> | -0,354 | 0,679 | 0,459 | 0,666 | 0,354 | <u>0,560</u> | 0,670 | <u>0,596</u> | | <u>0,604</u> | <u>0,798</u> |
| E_c | <u>-0,631</u> | <u>0,798</u> | -0,539 | <u>0,569</u> | 0,064 | <u>0,565</u> | 0,393 | <u>0,539</u> | 0,371 | <u>0,626</u> | <u>0,604</u> | | 0,670 |
| E_a | -0,666 | 0,499 | -0,719 | <u>0,807</u> | 0,196 | 0,530 | 0,495 | <u>0,657</u> | <u>0,609</u> | 0,697 | <u>0,798</u> | 0,670 | |

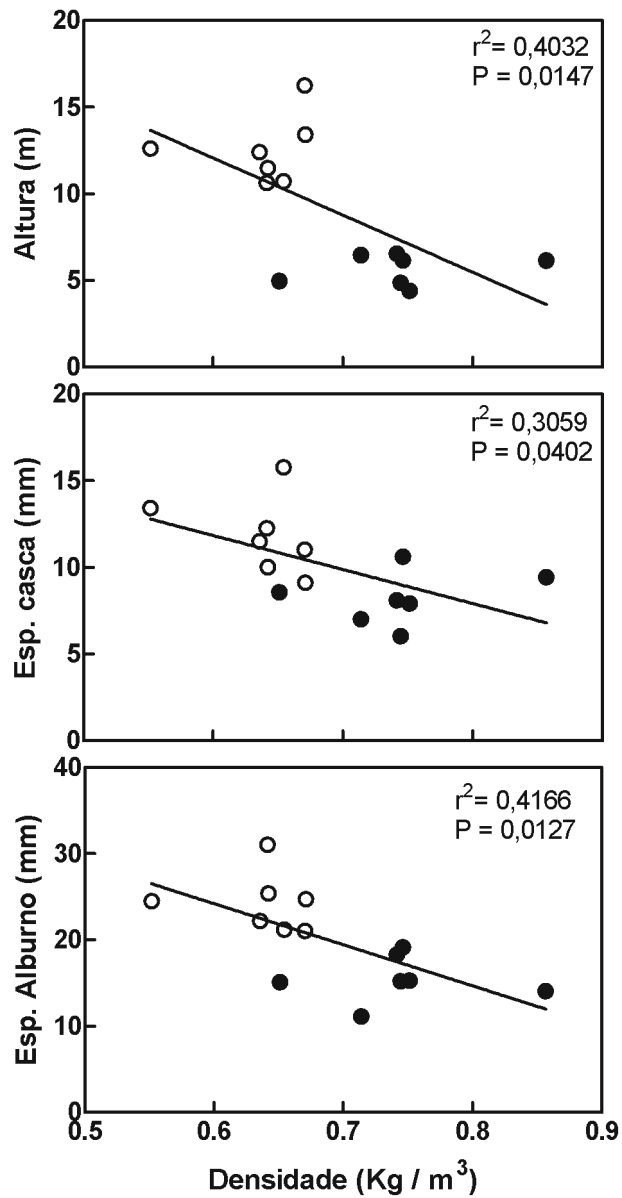


Fig. 8: Regressão linear entre a densidade da madeira e a altura, espessura da casca e espessura do alburno dos indivíduos dos ecótipos de Mata (círculos vazios) e Cerrado (círculos preenchidos).

O resultado da análise de componentes principais (PCA) mostrou que os indivíduos dos dois ecótipos foram separados no eixo 1 (Fig. 10) que explicou 59,9% da variação. Essa separação é determinada por D e por várias outras variáveis negativamente relacionadas a ela (principalmente CAP , mas também A , C_{sat} , Ψ_{min} , etc). Ao longo do eixo 2, que explicou 16,7% da variação, os indivíduos se distribuíram esparsamente. Este eixo está relacionado às

variáveis C_v , N e F , apontando que essas variáveis são importantes fontes de diferenças entre os indivíduos, porém não contribuíram para a separação em ecótipos.

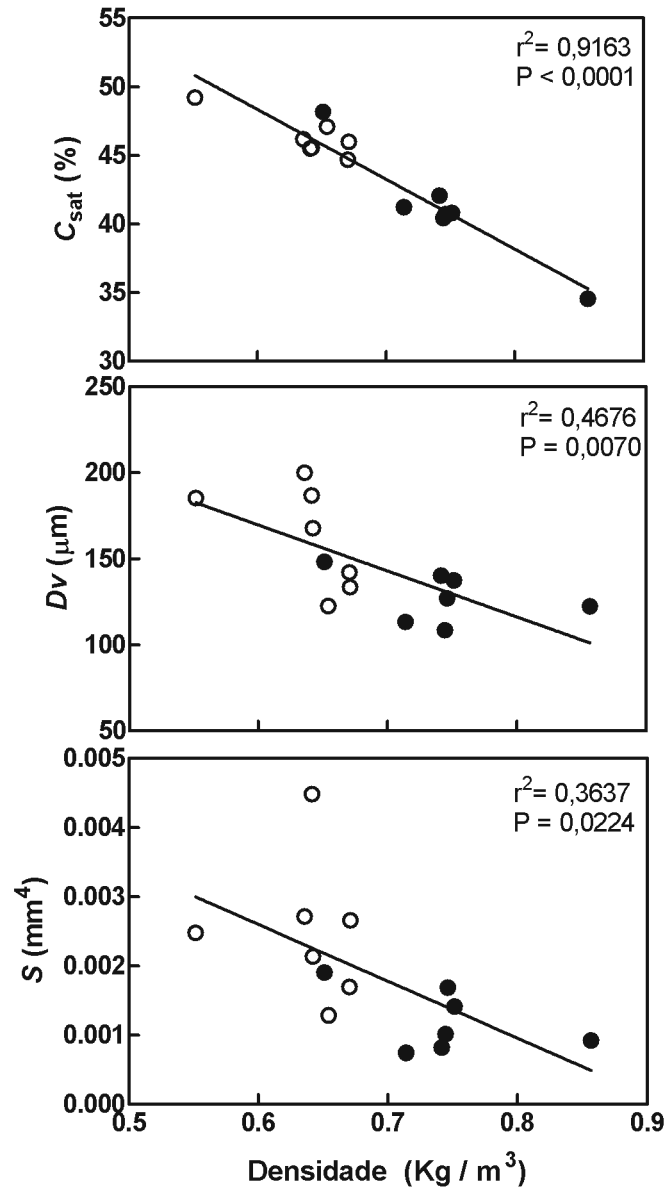


Fig. 9: Regressão linear entre a densidade da madeira e conteúdo de água na saturação (C_{sat}), diâmetro do vaso (Dv) e índice de composição de vasos (S) dos indivíduos dos ecótipos de Mata (círculos vazios) e Cerrado (círculos preenchidos).

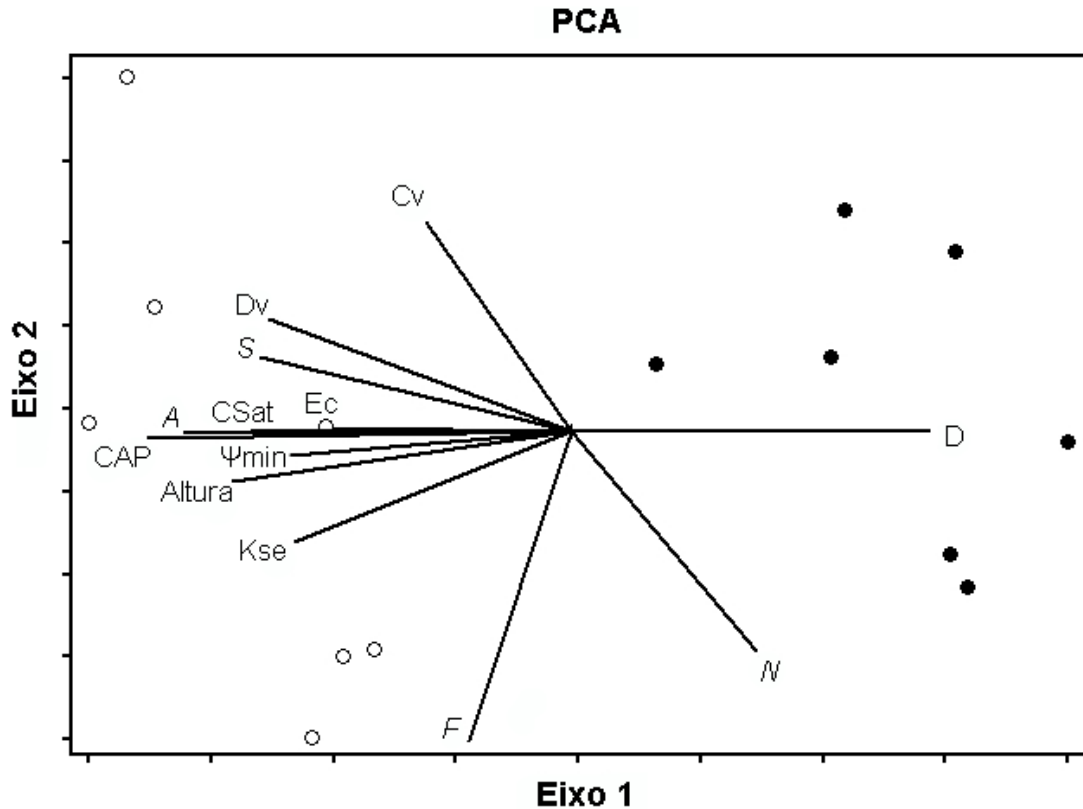


Fig. 10: Resultado da análise dos componentes principais de correlação (PCA) com todas as variáveis deste estudo que apresentaram normalidade e homocedasticidade de resíduos. O eixo 1 explica 59,9% da variação e o eixo 2 explica 16,7% da variação. D = densidade, N = número de vasos por mm^2 , F = fração da secção transversal ocupada por vasos, K_{se} = condutividade estimada, CAP = circunferência a altura do peito, Ψ_{min} = potencial hídrico mínimo no período estudado (Ψ_{MD} do mês de janeiro), A = área média dos vasos, C_{sat} = conteúdo de água da madeira na saturação, E_c = espessura da casca, S = índice de composição de vasos, Dv = diâmetro dos vasos, Cv = comprimento dos elementos de vaso.

DISCUSSÃO

Os resultados obtidos mostram que o ecótipo de Mata apresenta um maior potencial de condutividade hidráulica do que o ecótipo de Cerrado pois, segundo a lei de Hagen-Poiseuille, a condutividade de um capilar ideal é proporcional a quarta potência de seu raio. Essa lei já foi demonstrada como válida, guardadas as devidas proporções, para os vasos de xilema (Zimmermann, 1983; Comstock & Sperry, 2000; Jacobsen *et al.*, 2007). A frequência de vasos também relaciona-se positivamente com a condutividade (Sperry, 2003; Baas & Wheeler, 2010). Essa variável, juntamente com a área dos vasos, é levada em conta no cálculo do índice S , que foi maior no ecótipo de Mata. Este fato evidencia a ocorrência de vasos mais

amplos e em menor quantidade quando comparado com os indivíduos do ecótipo de Cerrado, refletindo um maior investimento em condutividade hidráulica. A presença de vasos estreitos e muito numerosos no ecótipo de Cerrado indica maior investimento em segurança no transporte de água, por aumentar a resistência ao embolismo (Zimmermann, 1983; Baas *et al.*, 2004; Wheeler *et al.*, 2007; Baas & Wheeler, 2010). Além disso, no ecótipo de Mata foi constatado maior diâmetro dos vasos, fato que resultaria em maior condutividade caso a relação positiva entre diâmetro e comprimento do vaso, já constatada em algumas espécies (Zimmermann & Jeje, 1981), seja válida para *P. reticulata*.

Essa diferenciação entre os ecótipos nas características do lenho tem significado adaptativo. Deve-se considerar que o ecótipo de Cerrado evoluiu em um ambiente que experimenta um maior déficit hídrico sazonal (Lemos Filho *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2010), situação em que características que resultam em maior segurança no transporte de água possui importante valor adaptativo. Os indivíduos do ecótipo de Mata apresentaram maior porte e possuem copa mais ampla. Nesse caso, uma maior condutividade potencial do xilema pode ser requerida para sustentar uma maior superfície transpiratória. Já foi reportado que espécies florestais alocam mais recursos para área foliar quando comparadas com espécies de Cerrado (Hoffmann & Franco, 2003; Goulart, 2008; Gotsch *et al.*, 2010), e um estudo com juvenis dos ecótipos de *P. reticulata* mostrou que o ecótipo de Mata investe mais em área foliar que o ecótipo de Cerrado (Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008).

A densidade da madeira mostrou-se um bom indicador para predizer várias características do xilema (Bucci *et al.*, 2004; Jacobsen *et al.*, 2007), e dentre elas, muitas relacionadas ao status hídrico (Bucci *et al.*, 2004; Gartner & Meinzer, 2005). O ecótipo de Mata possuindo menor densidade em relação ao Cerrado implica em um maior conteúdo de água na saturação (C_{sat}). Essa característica faz com que este ecótipo possua maior capacidade

de armazenamento de água, ou capacitância (Stratton *et al.*, 2000; Meinzer, 2003; Bucci *et al.*, 2004).

Se considerarmos indivíduos dotados de maior capacitância do lenho, maior porte e maior espessura de alburno e casca viva, como observado no ecótipo Mata, espera-se que, em dias de alta demanda evaporativa, taxas de transpiração mais elevadas possam ocorrer sem uma queda acentuada no potencial hídrico, o que é chamado por alguns autores de “efeito tampão” (“buffering effect”, Pratt *et al.*, 2007; Sperry *et al.*, 2008; Zanne *et al.*, 2010). De fato, em dias com elevada demanda transpiratória, apesar de valores similares de $\Delta\Psi$, os indivíduos do ecótipo de Mata, apresentaram maior potencial hídrico ao meio dia comparativamente aos de Cerrado. O efeito de tamponamento também pode ser tomado como possível explicação para o conteúdo de água na hora da coleta (C_a) não ter diferenciado entre os ecótipos. Mensurado ao final da estação seca o C_a não foi maior no ecótipo de Mata, apesar da maior capacitância, pois os indivíduos desse ecótipo teriam maior transpiração.

Apesar de a razão “parede:lúmen” da fibra (F_{wf}) ter sido maior no ecótipo de Cerrado, esta variável não correlacionou significativamente com a densidade. Sendo assim, a diferença na densidade da madeira entre os dois ecótipos de *P. reticulata* está sendo influenciada não somente por características das fibras, mas também por características anatômicas dos vasos e outras não avaliadas neste estudo como, por exemplo, o percentual de parênquima no lenho, como observado por Martinez-Cabrera *et al.* (2009).

O resultado da PCA está de acordo com outras análises multivariadas feitas com características físicas e anatômicas da madeira em que a densidade e características dos vasos se mostraram posicionadas em eixos ortogonais distintos (Martinez-Cabrera *et al.*, 2009; Gotsch *et al.*, 2010). Foi proposto por Martinez-Cabrera *et al.* (2009) que esses dois traços definem eixos ecológicos. Neste estudo, os ecótipos se diferenciaram por caracteres

relacionados à densidade, enquanto os caracteres relacionados aos vasos, principalmente a frequência, mostraram grande variação entre indivíduos do mesmo ecótipo.

No presente trabalho observamos que os ecótipos são anatômica e funcionalmente distintos. Este fato, somado a outras características que diferenciam os ecótipos, permite uma ampla distribuição da espécie em ambientes tão distintos como Mata Atlântica e Cerrado. Novaes *et al.* (2010) sugeriram uma recente expansão de *P. reticulata* no continente, provavelmente determinada por mudanças climáticas do Pleistoceno. No cenário atual de mudanças climáticas, as previsões indicam que o volume de precipitação pode ser alterado na América do Sul (Bates *et al.*, 2008). Diante deste fato, qual seria a vantagem para a espécie possuir esta diversidade funcional entre os ecótipos? Caso estas previsões se concretizem, os ecótipos possuirão vantagens adaptativas diferentes face às mudanças. Sendo assim, as variações na distribuição desta espécie direcionadas pelo clima, independente de suas direções, podem ser determinadas pela vantagem de um ecótipo em relação ao outro.

Embora alguns trabalhos indiquem a recente expansão das florestas sobre o Cerrado (Silva *et al.*, 2008), as previsões sugerem que pode ocorrer a expansão do Cerrado e retração das florestas devido a uma redução na precipitação e consequente ampliação das regiões áridas, como reportado para os períodos glaciais (Davis & Shaw, 2001). Este caso poderia favorecer o ecótipo de Cerrado, que possui maior segurança hidráulica se comparado ao ecótipo de Mata. Porém, a presença da diversidade funcional intraespecífica permite diferentes sentidos nas respostas às mudanças climáticas, favorecendo a sobrevivência da espécie como um todo.

REFERÊNCIAS

Almeida SP, Proença CSB, Sano SM. 1998. *Cerrado: espécies vegetais úteis*, Planaltina, EMBRAPA.

- Auler AS, Smart PL. 2001.** Late Quaternary Paleoclimate in Semiarid Northeastern Brazil from U-Series Dating of Travertine and Water-Table Speleothems. *Quaternary Research*, **55**: 159-167.
- Baas P, Ewers F, Davis SD, Wheeler EA. 2004.** The evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I eds. *Evolution of plant physiology: from whole plants to ecosystems*. Elsevier Academic Press.
- Baas P, Werker E, Fahn A. 1983.** Some Ecological Trends in Vessel Characters. *Iawa Bulletin*, **4**: 141-159.
- Baas P, Wheeler EA. 2010.** Wood anatomy and climate change. *Iawa Journal*.
- Barajas-Morales J. 1985.** Wood Structural Differences between Trees of Two Tropical Forests in Mexico. *Iawa Bulletin*, **6**: 355-364.
- Bates BC, Kundzewicz ZW, Wu S, Palutikof JP. 2008.** IPCC Technical Paper VI - Climate Change and Water. Geneva, IPCC Secretariat.
- Behling H. 1998.** Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **99**: 143-156.
- Bentham G. 1842.** Mimoseae. *Hook. Journ. Bot.*, **4**: 333-334.
- Bentham G. 1876.** *Flora Brasiliensis*, Leipzig, R. Oldenbourg.
- Borchert R. 1994.** Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, **75**: 1437-1449.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004.** Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, **24**: 891-899.
- Comes HP, Kadereit JW. 1998.** The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution. *Trends in Plant Science*, **3**: 432-438.

- Comstock JP, Sperry JS. 2000.** Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytologist*, **148**: 195-218.
- Davis MB, Shaw RG. 2001.** Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, **292**: 673-679.
- Fiaschi P, Pirani JR. 2009.** Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**: 477-496.
- Gartner B, Meinzer FC. 2005.** Structure-function relationships in sapwood water transport and storage. In: Holbrook NM, Zwieniecki MA eds. *Vascular Transport in Plants*. Stanford, California, Elsevier Academic Press.
- Gorsuch DM, Oberbauer SF, Fisher JB. 2001.** Comparative vessel anatomy of arctic deciduous and evergreen dicots. *American Journal of Botany*, **88**: 1643-1649.
- Gotsch S, Geiger E, Franco A, Goldstein G, Meinzer F, Hoffmann W. 2010.** Allocation to leaf area and sapwood area affects water relations of co-occurring savanna and forest trees. *Oecologia*, **163**: 291-301.
- Goulart MF. 2008.** *Diferenças adaptativas entre plantas de savanas e florestas: o caso das populações de Plathymania reticulata (Leguminosae-Mimosoideae) do Cerrado e da Mata Atlântica*, Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2005.** Phenological variation within and among populations of *Plathymania reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany*, **96**: 445-455.
- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2006.** Variability in fruit and seed morphology among and within populations of *Plathymania* (Leguminosae-Mimosoideae) in areas of the Cerrado, the Atlantic Forest, and transitional sites. *Plant Biology*, **8**: 112-119.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **4**: 97-115.

- Heringer EP. 1956.** O gênero *Plathymenia*. *Annais da Sociedade Botânica do Brasil*, **7**: 55-64.
- Heringer EP, Ferreira MB. 1972.** Árvores úteis no cerrado (I): Vinhático: o gênero *Plathymenia* Benth. *P. foliolosa* Benth. e *P. reticulata* Benth., vinhático da mata e vinhático do campo (par vicariante). *Cerrado*, **5**: 28-34.
- Hoffmann WA, Franco AC. 2003.** Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, **91**: 475-484.
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, Haridasan M. 2005.** Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **19**: 932-940.
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, **95**: 171-183.
- Johansen DA. 1940.** *Plant Microtechnique*, New York, McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Kaiser E. 1880.** Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisch Zentralb.* 25-26.
- Lacerda DR, Lemos JP, Acedo MDP, Lovato MB. 2002.** Molecular differentiation of two vicariant neotropical tree species, *Plathymenia foliolosa* and *P. reticulata* (Mimosoideae), inferred using RAPD markers. *Plant Systematics and Evolution*, **235**: 67-77.
- Lacerda DR, Lemos JP, Goulart MF, Ribeiro RA, Lovato MB. 2004.** Seed-dormancy variation in natural populations of two tropical leguminous tree species: *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) and *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae). *Seed Science Research*, **14**: 127-135.

- Lemos Filho JPd, Goulart MF, Lovato MB. 2008.** Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **20**: 205-216.
- Lenoir J, Gegout JC, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H. 2008.** A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**: 1768-1771.
- Luchi AE. 2004.** Anatomia do lenho de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) de solos com diferentes níveis de umidade. *Revista Brasileira de Botânica*, **27**: 271-280.
- Martinelli LA, Pessenda LCR, Espinoza E, Camargo PB, Telles EC, Cerri CC, Victoria RL, Aravena R, Richey J, Trumbore S. 1996.** Carbon-13 variation with depth in soils of Brazil and climate change during the quaternary. *Oecologia*, **106**: 376-381.
- Martinez-Cabrera HI, Jones CS, Espino S, Schenk HJ. 2009.** Wood Anatomy and Wood Density in Shrubs: Responses to Varying Aridity Along Transcontinental Transects. *American Journal of Botany*, **96**: 1388-1398.
- McCune B, Mefford MJ. 2006.** PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.10 ed. Gleneden Beach, Oregon, USA, MjM Software.
- Meinzer FC. 2003.** Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, **134**: 1-11.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Nagy ES, Rice KJ. 1997.** Local adaptation in two subspecies of an annual plant: Implications for migration and gene flow. *Evolution*, **51**: 1079-1089.
- Novaes RML, De Lemos JP, Ribeiro RA, Lovato MB. 2010.** Phylogeography of *Plathymenia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. *Molecular Ecology*, **19**: 985-998.

- Parizzi MG, Salgado-Labouriau ML, Kohler HC. 1998.** Genesis and environmental history of Lagoa Santa, southeastern Brazil. *Holocene*, **8**: 311-321.
- Poorter L, McDonald I, Alarcon A, Fichtler E, Licona JC, Pena-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010.** The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**: 481-492.
- Pott A, Pott VJ. 1997.** *Plathymenia reticulata*, Leguminosae-Mimosoideae. *Plants of Pantanal*. Brasilia, EMBRAPA.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Ewers FW, Davis SD. 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.
- Rasband W.** ImageJ 1.42q. , USA, National Institutes of Health.
- Sanaiotti TM, Martinelli LA, Victoria RL, Trumbore SE, Camargo PB. 2002.** Past vegetation changes in Amazon savannas determined using carbon isotopes of soil organic matter. *Biotropica*, **34**: 2-16.
- Schulze E-D, Mooney HA, Bullock SH, Mendoza A. 1988.** Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season. *Boletín de la sociedad botánica de México*: 113-118.
- Silva LCR, Sternberg L, Haridasan M, Hoffmann WA, Miralles-Wilhelm F, Franco AC. 2008.** Expansion of gallery forests into central Brazilian savannas. *Global Change Biology*, **14**: 2108-2118.
- Sperry JS. 2003.** Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences*, **164**: S115-S127.
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA. 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 FC. 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.
- Tamis WLM, Van't Zelfde M, Van der Meijden R, De Haes HAU. 2005.** Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics. *Climatic Change*, **72**: 37-56.
- Valencia M, Vargas J. 1997.** Método empírico para estimar la densidad básica en muestras pequeñas de madeira. *Madera y Bosques*, **3**: 81-87.
- Wang XF, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA, Shen CC. 2004.** Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*, **432**: 740-743.
- Warwick MC, Lewis GP. 2003.** Revision of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae). *Edinburgh Journal of Botany*, **60**: 111-119.
- Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. 2007.** Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the insidewood database. *Iawa Journal*, **28**: 229-258.
- Zanne AE, Falster DS. 2010.** Plant functional traits - linkages among stem anatomy, plant performance and life history. *New Phytologist*, **185**: 348-351.
- Zanne AE, Westoby M, Falster DS, Ackerly DD, Loarie SR, Arnold SEJ, Coomes DA. 2010.** Angiosperm Wood Structure: Global Patterns in Vessel Anatomy and Their Relation to Wood Density and Potential Conductivity. *American Journal of Botany*, **97**: 207-215.
- Zar JH. 1996.** *Biostatistical Analysis*, Prentice Hall.
- Zimmermann MH. 1983.** *Xylem structure and the ascent of sap*, Berlin, Springer-Verlag.
- Zimmermann MH, Jeje AA. 1981.** Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Canadian Journal of Botany*, **59**: 1882-1892.

Capítulo 2:

Incremento radial, fenologia e status hídrico em ecótipos de *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae)

Marcos Miranda Toledo, José Pires de Lemos Filho* e Élder Antônio Sousa Paiva

Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas

Gerais, Minas Gerais, Brasil

Para correspondência: lemos@icb.ufmg.br

‘Running title’:

Incremento radial, fenologia e status hídrico

RESUMO

Entender o crescimento das árvores é essencial para se prever efeitos do clima e de ações antrópicas na estrutura e diversidade da vegetação. Pouco é conhecido acerca das relações entre atividade cambial, fenologia e status hídrico em árvores tropicais. Ecótipos de *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae) ocorrem na Mata Atlântica, Cerrado e regiões de transição. O objetivo deste trabalho foi comparar o incremento radial entre eles em região ecotonal floresta-savana, relacionando com o clima, fenologia e status hídrico. Foram instalados dendrômetros em quatorze indivíduos de cada ecótipo e acompanhados por nove meses, abrangendo uma estação chuvosa e uma estação seca. Fenologia e potencial hídrico foram avaliados mensalmente. Os dados foram submetidos a testes de comparação de médias e análise de correlação de Spearman. Os ecótipos apresentaram incremento radial positivo nos meses de maior precipitação, e estagnação ou decremento nos meses de baixa precipitação. A variação radial foi maior para o ecótipo de Mata. A deciduidade coincidiu com a estagnação do crescimento radial. O ecótipo de Cerrado apresentou menor potencial hídrico no veranico, porém, durante a seca, não houve grande amplitude diária desta variável. O crescimento se correlacionou positivamente com precipitação ($\rho=0.687$) e temperatura ($\rho=0.380$), e negativamente com a deciduidade ($\rho=-0.415$). A variação observada no diâmetro do tronco se deve à atividade cambial e status hídrico dos tecidos internos e externos ao câmbio. Características destes tecidos no ecótipo de Mata (Capítulo 1) podem ter determinado a maior variação radial e menor queda no potencial hídrico nos dias de alta demanda evaporativa do ar. O estresse hídrico é evitado durante a estação seca com a queda das folhas, que ocorre simultaneamente à dormência cambial. A precipitação foi determinante na fenologia e no crescimento. É possível inferir que as diferenças dos ecótipos influenciam a distribuição atual e futura da espécie.

Palavras chave: dendrômetros, interação planta-ambiente, potencial hídrico, atividade cambial, *Plathymenia reticulata*.

ABSTRACT

Understanding tree growth is essential to predict the effects of climate and human changes on vegetation structure and composition. Little is known about the cambial activity and its relation to phenology and water status in tropical trees. In Brazil, ecotypes of *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae, Mimosoideae) occur in Atlantic forest, savannas and transitional areas. The aim of this study was to compare the radial increment between ecotypes in a forest-savanna boundary, and to investigate the relationship of radial growth with climate, phenology and water status. Band dendrometers were installed in fourteen individuals of each ecotype and measurements were taken during a nine-month period, including one wet and one dry seasons. Phenology and water potential were evaluated monthly. Mean comparison tests and Spearman correlation analyses were carried out with the data. Both ecotypes showed a positive radial increment during the months of high precipitation, but no increment, or decrement, in months of low rainfall. The radial variation was greater in the Forest ecotype. Leaf-fall coincides with the cessation of radial increment. The Cerrado ecotype showed lower water potentials during the short drought period, but, during the dry season, there was no significant daily variation. Radial growth was positively correlated with precipitation and temperature and negatively with deciduousness. The radial variation was due to cambial activity (growth) and tissue water status. The secondary tissues characteristics of the Forest ecotype may have caused the greatest radial variation and a smaller drop in water potential during high evaporative demand conditions. Leaf shed, coincided with cambial dormancy and may decrease water stress during the dry season. Precipitation was determinant in phenology and growth of this species. The differences between ecotypes probably reflect in *P. reticulata* current and future distribution.

Key words: band dendrometer, plant-environment interactions, water potentials, cambial activity, *Plathymenia reticulata*.

INTRODUÇÃO

Informações sobre crescimento das espécies arbóreas são necessárias para se fazer previsões dos efeitos do clima e de ações antrópicas na estrutura e diversidade da vegetação (February *et al.*, 2007). Apesar disso, em regiões tropicais, pouco se sabe sobre dinâmica de crescimento secundário das espécies nativas (Callado *et al.*, 2001; Marcati *et al.*, 2008; O'Brien *et al.*, 2008). A avaliação contínua do incremento radial, a médio e longo prazo, permite determinar o ritmo e a taxa de crescimento das árvores, além da periodicidade da atividade cambial e a correlação destas variáveis com fatores climáticos (Botosso & Tomazello, 2000). A periodicidade no crescimento é determinada por fatores endógenos e exógenos (Valdez-Hernández *et al.*, 2010) sendo o status hídrico a principal variável fisiológica que controla a atividade cambial e a fenologia em florestas tropicais sazonais (Borchert, 1991, 1999).

Espécies arbóreas que ocorrem em regiões com sazonalidade climática possuem diversas estratégias de respostas para sobreviver aos períodos desfavoráveis ao crescimento. Em estudo com espécies arbóreas nas florestas secas de Guanacaste, Costa Rica, Borchert (1994a) propôs uma classificação em diferentes grupos funcionais com base na fenologia e densidade da madeira, características estritamente relacionadas às relações hídricas. As espécies classificadas como “decíduas de madeira de densidade média” diminuem a superfície de transpiração durante a estação seca permitindo a re-hidratação dos tecidos o que possibilita a brotação antes ou logo após as primeiras chuvas (Borchert, 1991). Entretanto, a queda de folhas pode estar acoplada a baixa atividade cambial ou à dormência, levando, conseqüentemente, à redução ou ausência de incremento radial do tronco (O'Brien *et al.*, 2008).

As variações radiais do tronco estão relacionadas não somente à produção de células pelo câmbio, e conseqüente crescimento secundário irreversível, como a outros fatores

variáveis como hidratação dos tecidos, expansão e contração térmica ou variações das tensões internas no xilema (Daudet *et al.*, 2005; Scholz *et al.*, 2008). Apesar disso, a atividade cambial pode ser indiretamente acessada por meio de dendrômetros, uma forma prática, barata e não destrutiva de se avaliar o crescimento (Botosso & Tomazello, 2001; Ohashi *et al.*, 2001; da Silva *et al.*, 2002). O crescimento é, segundo Rossatto *et al.* (2009), uma das variáveis importantes na dinâmica de fronteiras entre savanas e florestas.

Plathymenia, um gênero economicamente importante (Pott & Pott, 1997; Almeida *et al.*, 1998; Carvalho, 2009), possui ampla ocorrência nos biomas neotropicais Mata Atlântica e Cerrado. O status taxonômico deste gênero foi alvo de discussão na literatura recentemente, sendo proposto por Warwick & Lewis (2003) a sinonimização de *P. foliolosa*, ocorrente na Mata Atlântica, e *P. reticulata*, ocorrente no Cerrado. Lemos Filho *et al.* (2008) propuseram a existência de ecótipos adaptados a esses dois biomas, que apresentam diferença na sazonalidade e disponibilidade de recursos: Mata Atlântica se caracteriza por ambientes florestais méxicos e o Cerrado por ambientes savânico com marcante sazonalidade hídrica, solos ácidos e pobres (Ratter *et al.*, 1997; Fiaschi & Pirani, 2009). Devido a sua ampla distribuição nestes ambientes tão distintos, uma série de trabalhos vem abordando a ecofisiologia e genética de populações desta espécie (Lacerda *et al.*, 2001; Lacerda *et al.*, 2002; Lacerda *et al.*, 2004; Goulart *et al.*, 2005; Goulart *et al.*, 2006; Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008; Novaes *et al.*, 2010).

Estudando populações de áreas *core* dos dois biomas e regiões de transição, Goulart *et al.* (2005) mostraram que o comportamento fenológico não varia entre os ecótipos, exceto pelo fato de que no bioma Cerrado os indivíduos perdem as folhas mais precocemente. Em estudo comparando as características físicas e anatômicas da madeira entre os ecótipos, em uma região ecotonal, mostramos que a madeira dos ecótipos se difere mesmo sob condições ambientais similares (Toledo *et al.*, dados não publicados). O ecótipo de Mata apresentou

menor densidade e maior potencial de condutividade hidráulica do lenho, enquanto que o ecótipo de Cerrado apresentou madeira de maior densidade e maior potencial de resistência ao embolismo. Muitos dados ecofisiológicos, incluindo relacionados ao crescimento, foram obtidos com indivíduos juvenis (Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008), porém, pouco se sabe sobre o crescimento e incremento radial de indivíduos adultos em ambiente natural e as influências climáticas nestes aspectos. Conhecimento destas variáveis mostra-se relevante na previsão de futuras mudanças na distribuição desta espécie, sobretudo aquelas advindas das alterações climáticas.

Tendo em vista o acima exposto, o objetivo deste trabalho foi comparar o incremento radial do tronco e suas relações com o clima, a fenologia e status hídrico, em indivíduos de *P. reticulata* dos ecótipos de Mata e Cerrado ocorrendo sob influências ambientais semelhantes. Para isso, trabalhou-se em região de transição entre os dois biomas, em que indivíduos dos dois ecótipos coocorrem. Considerando as diferenças nas características físicas e anatômicas da madeira, tomou-se como hipótese de trabalho que os ecótipos, mesmo crescendo em ambiente ecotonal, apresentariam diferenças no crescimento, o que pode estar relacionado à adaptação ao ambiente de origem (Mata Atlântica ou Cerrado). Essas diferenças podem auxiliar no entendimento de aspectos ecofisiológicos da espécie, os quais permitiriam explicar a sua ocorrência em ambientes tão distintos e prever mudanças futuras em sua distribuição.

MATERIAL E METODOS

Local de estudo

O estudo foi realizado em uma região ecotonal entre Mata Atlântica e Cerrado que apresenta um mosaico de fitofisionomias (Parizzi *et al.*, 1998). Localizada no Parque Estadual do Sumidouro (19°32'35.66"S, 43°55'47.79"W), Unidade de Conservação do Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais (IEF-MG) no município de Lagoa Santa - MG, a área

possui solo do tipo Latossolo Vermelho Escuro álico moderado de textura muito argilosa, segundo levantamento do Serviço Geológico do Brasil (CPRM). O clima da região é tropical quente semi-úmido, e apresenta sazonalidade anual na precipitação com uma estação seca de 3-4 meses de duração, entre Maio e Agosto (Fig. 1). A média anual de precipitação é de 1381 mm de chuva concentrados entre o mês de Outubro e Abril, com Agosto sendo o mês mais seco e Janeiro o mais úmido. Média de temperatura anual de 20.8° C (Parizzi *et al.*, 1998). Os dados climáticos históricos e de precipitação dos meses em que foi realizado o estudo foram obtidos de uma estação do INMET instalada em Sete Lagoas, Minas Gerais, localizada a aproximadamente 27 Km da área do estudo. A densidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, temperatura e umidade relativa do ar nos dias de coleta foram obtidos com um data logger LiCor modelo LI-1400 (Lincoln, EUA).

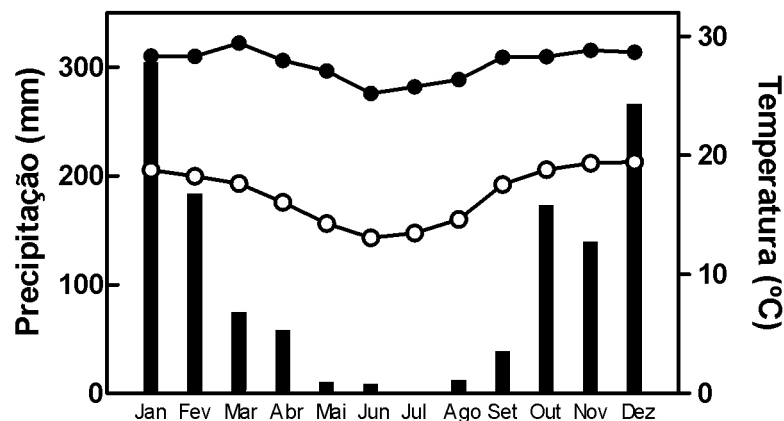


Fig. 1: Médias históricas mensais (10 anos) de temperatura máxima diária (círculo preenchido), temperatura mínima diária (círculo aberto) e precipitação acumulada (barras). Dados: INMET, Sete Lagoas.

Seleção e caracterização dos indivíduos

Indivíduos de *P. reticulata* dos ecótipos de Mata e Cerrado que ocorrem na área são diferenciados por apresentarem características distintas como porte e tortuosidade, e características da casca externa (Warwick & Lewis, 2003; Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008) (ver Fig. 2, Cap. 1). Para cada ecótipo, quatorze indivíduos adultos apresentando porte

e diâmetro caulinar similares, foram selecionados, ocorrendo em áreas de pastagem em regeneração. Para a caracterização dos ecótipos, utilizando-se uma fita métrica e um medidor de distâncias Bosch (DLE 40) avaliou-se a circunferência na altura do peito (CAP, ~1,3 m do solo), altura do indivíduo e altura da primeira bifurcação.

Avaliação do incremento radial

A atividade cambial foi analisada pelo método indireto de mensurações no incremento em circunferência do tronco. Para isso, foram utilizadas faixas dendrométricas metálicas (dendrômetros, Band dendrometer DB20 marca EMS, Brno, Republica Checa), instaladas à altura do CAP em cada indivíduo selecionado. Estes dendrômetros, confeccionados em aço inox, são dotados de uma escala graduada e um nônio, possuindo a precisão de 0,2 mm. A faixa metálica é mantida sob tração ao redor do tronco por uma mola (Botosso & Tomazello, 2001). Foi tomado o cuidado de se retirar o excesso de casca externa no local antes da instalação. Instalados no início do mês de agosto de 2009, aguardaram-se dois meses de estabilização dos dendrômetros, sendo iniciado o acompanhamento mensal a partir do final do mês de outubro. As leituras foram feitas sempre no mesmo horário do dia e pela mesma pessoa para se evitar qualquer influência ou variação na leitura. Para comparação entre os ecótipos os dados de variação em circunferência do tronco foram transformados em incremento radial.

Fenologia

A fenologia vegetativa e reprodutiva dos indivíduos foi avaliada mensalmente com base no método do Percentual de intensidade de Fournier (Fournier, 1974). Com este método, utilizou-se uma escala intervalar semiquantitativa de cinco categorias (0 a 4) e intervalo de 25% entre cada categoria, permitindo estimar a porcentagem de intensidade da fenofase em cada indivíduo. Para cada mês, foi feita a soma dos valores de intensidade obtidos para todos os indivíduos da amostra e dividiu-se pelo valor máximo possível (número de indivíduos

multiplicado por 4). O valor obtido corresponde a uma proporção e foi multiplicado por 100 para obter-se um valor percentual de cada fenofase para a população.

Avaliação do status hídrico

Para se avaliar o status hídrico dos indivíduos foram feitas medidas do potencial hídrico (Ψ) de ramos terminais (~15cm) com uma câmara de pressão (PMS Model 600, Corvallis, Oregon, EUA). As medidas foram feitas no final da madrugada ('predawn', Ψ_{PD}) e ao meio dia ('midday', Ψ_{MD}), sempre no final de cada mês. A partir dos dados do Ψ_{PD} e Ψ_{MD} calculou-se a amplitude diária de variação do potencial hídrico ($\Delta\Psi = \Psi_{MD} - \Psi_{PD}$).

Análises estatísticas

Para se avaliar a diferença estatística das médias do Ψ e do $\Delta\Psi$ entre os ecótipos, os dados foram submetidos a testes paramétricos de comparação de médias (teste t-student) caso apresentassem normalidade e homocedasticidade dos resíduos (Zar, 1996). Caso contrário, foi aplicado teste não-paramétrico (teste de Mann-whitney). Para se avaliar a correlação existente entre incremento radial, variáveis climáticas (precipitação e médias mensais das temperaturas máxima e mínima diárias) e variáveis fisiológicas (Ψ , $\Delta\Psi$ e fenologia) foi realizado uma análise de correlação de Spearman com os dados de cada indivíduo. Uma análise foi feita para cada ecótipo e uma incluindo todos os indivíduos sem distinção de ecótipos. Esta análise não paramétrica se torna adequada devido a não independência de alguns dados mensais (incremento radial, por exemplo). Foi considerado um valor de referência de 95% de significância para todos os testes.

RESULTADOS

As características utilizadas para se classificar os indivíduos em ecótipos de Mata e Cerrado mostraram-se estatisticamente diferentes (Tab. 1). As variáveis altura, circunferência a altura do peito (CAP) e altura da primeira bifurcação mostraram-se significativamente

maiores nos indivíduos do ecótipo de Mata.

Tabela 1: Médias seguidas de desvio padrão das características arquiteturais dos indivíduos de *P. reticulata*, ecótipos de Mata e Cerrado. CAP = circunferência a altura do peito (1,3 m); A_{bif}= Altura da 1ª bifurcação. Em negrito estão representados valores estatisticamente distintos. (t = valores do teste t-student; n=7 indivíduos).

| Variável | Médias | | Valor | |
|----------------------|---------------------|--------------------|---------------|--------------------|
| | Mata | Cerrado | t | p-valor |
| CAP (m) | 1,5 ± 0,17 | 0,57 ± 0,05 | 13,915 | < 0,0001 |
| Altura (m) | 12,51 ± 1,93 | 6,65 ± 0,88 | 8,518 | < 0,0001 |
| A _{bif} (m) | 4,2 ± 0,97 | 3,1 ± 0,83 | 2,311 | 0,04 |

Durante a estação chuvosa, nos primeiros meses de acompanhamento dos dendrômetros, os indivíduos dos dois ecótipos apresentaram incremento radial (Fig. 1). A partir do mês de dezembro, ocorreu uma queda acentuada na precipitação (veranico) e os indivíduos apresentaram diminuição no incremento radial, ocorrendo decremento no mês de fevereiro. O aumento da precipitação no mês de março foi acompanhado de incremento radial. Entre abril e junho, início da estação seca, houve uma estagnação do incremento, com o ecótipo de Mata apresentando decremento nos meses de abril e junho. Em geral, o ecótipo de Mata apresentou uma maior variação mensal no incremento radial em comparação com o ecótipo de Cerrado: nos meses propícios ao crescimento (outubro-janeiro e março) este ecótipo apresentou maiores valores de incremento, porém, nos meses com pouca precipitação apresentou maior decremento em relação ao ecótipo de Cerrado (Fig. 1). Na análise de correlação de Spearman o incremento radial foi positivamente correlacionado com a média mensal da temperatura máxima diária e com a precipitação. Os coeficientes de correlação (ρ) entre incremento e precipitação foram aproximadamente o dobro daqueles entre incremento e média da temperatura máxima diária (Tab. 2). Uma baixa correlação foi encontrada entre a média da temperatura mínima diária e o incremento radial para o ecótipo de Cerrado ($\rho=0,190$; $P<0,05$) e na análise independente dos ecótipos ($\rho=0,162$; $P<0,05$).

Tabela 2: Valores ρ da correlação de Spearman entre Incremento radial dos ecótipos de Mata e Cerrado, e todos os indivíduos (linhas), e a deciduidade (% queda de folhas), Ψ_{PD} , Ψ_{MD} , $\Delta\Psi$, média mensal da temperatura máxima diária, média mensal da temperatura mínima diária e precipitação, para os indivíduos de *P. reticulata*. Significância estatística: não significativo, $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$.

| | Deciduidade | Ψ_{PD} | Ψ_{MD} | $\Delta\Psi$ | T _{máx} | T _{mín} | Precip. |
|---------|----------------------|---------------------|-------------|--------------|---------------------|------------------|---------------------|
| Mata | <u>-0,380</u> | <u>-0,188</u> | -0,008 | 0,008 | <u>0,324</u> | 0,118 | <u>0,707</u> |
| Cerrado | <u>-0,464</u> | <u>0,341</u> | 0,063 | -0,016 | <u>0,439</u> | <u>0,190</u> | <u>0,681</u> |
| Todos | <u>-0,415</u> | 0,050 | 0,009 | -0,022 | <u>0,380</u> | <u>0,162</u> | <u>0,687</u> |

A fenologia vegetativa e reprodutiva dos indivíduos não variou consideravelmente entre os ecótipos (Fig. 1). O pico de brotação aconteceu antes do início da estação chuvosa, no mês de setembro, coincidindo com o início da floração. No mês de outubro ocorreu a maturação da maior parte das folhas e a floração continuou, sendo que a formação e maturação dos frutos jovens ocorreu de forma sincrônica de novembro a junho. Antes do início da estação seca, em março, iniciou-se a queda de folhas. O ecótipo de Cerrado apresentou uma rápida e intensa deciduidade em comparação com o ecótipo de Mata, chegando ao final da avaliação com a maioria dos indivíduos completamente sem folhas (Fig. 1). A deciduidade (porcentagem da queda de folhas) foi negativamente correlacionada com incremento radial do tronco para os dois ecótipos e para análise independente de ecótipos (Tab. 2).

Entre os ecótipos, o padrão de variação do potencial hídrico (Ψ) foi bem semelhante, ocorrendo pouca diferença entre eles nos dois momentos diários de medição (Ψ_{PD} e Ψ_{MD} , Fig. 2). Apenas entre dezembro e fevereiro, meses em que ocorreu uma redução na precipitação (veranico), os ecótipos apresentaram diferença significativa de Ψ_{MD} , sendo que maiores valores ocorreram no ecótipo de Mata. O valor de Ψ_{PD} foi significativamente diferente entre os ecótipos apenas no mês de maio, único mês em que ocorreu diferença significativa no $\Delta\Psi$ entre ecótipos. O incremento radial se correlacionou positivamente com Ψ_{PD} para o ecótipo de Cerrado e negativamente para o ecótipo de Mata, porém, esta última relação se mostrou

estatisticamente muito fraca ($\rho=0,188$; $P<0,05$). Ademais, a correlação incremento- Ψ_{PD} não foi significativa para a análise independente dos ecótipos (Tab. 2). Apesar de os dois ecótipos apresentaram uma queda no Ψ e maior $\Delta\Psi$ nos meses de veranico (dezembro-janeiro), durante a estação seca (abril-junho), em que ocorreu queda na precipitação, o $\Delta\Psi$ apresentou valores baixos devido à diminuição de Ψ_{PD} e aumento de Ψ_{MD} (Fig. 2). O incremento radial não se mostrou correlacionado com Ψ_{MD} nem com o $\Delta\Psi$ (Tab. 2).

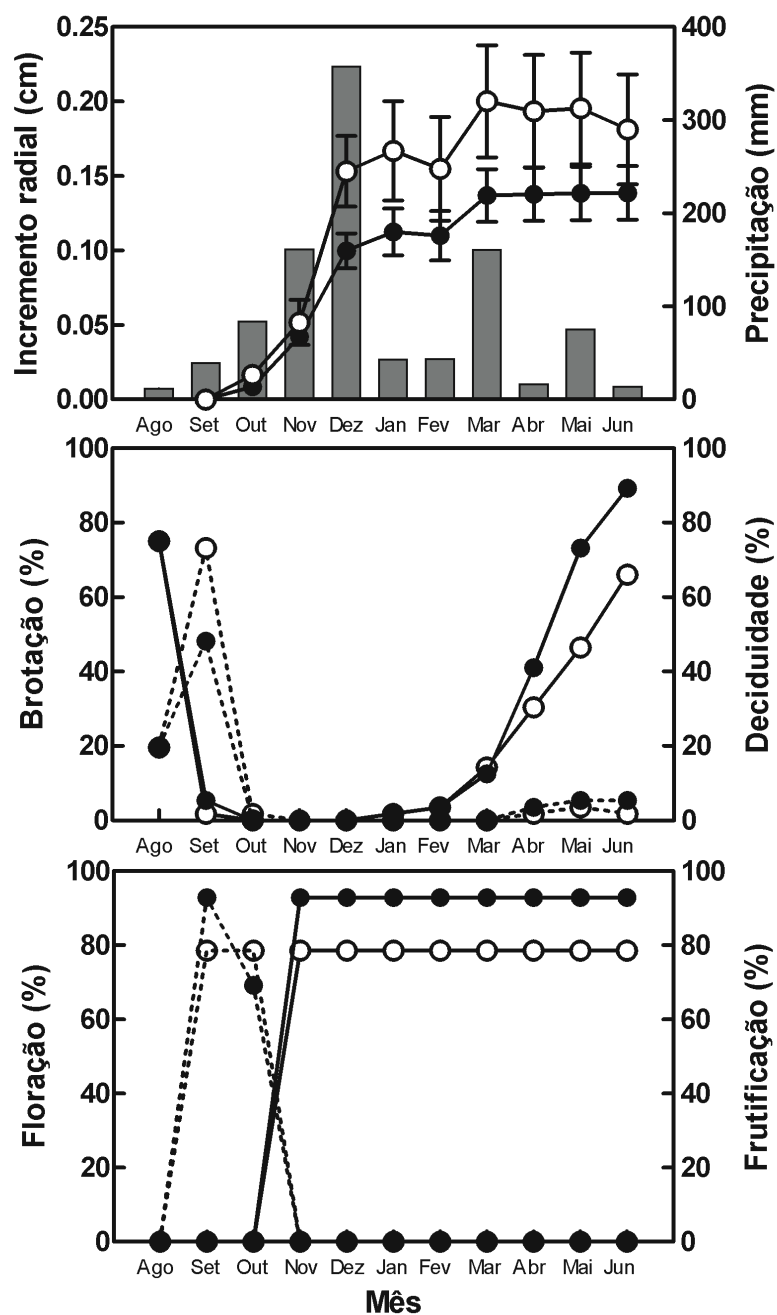


Fig. 1: Incremento radial e precipitação, fenologia vegetativa (linha descontinua = brotação, linha contínua = queda de folhas) e fenologia reprodutiva (linha descontinua = floração, linha contínua = frutificação) dos ecótipos de Mata (círculos abertos) e Cerrado (círculos fechados) durante os meses de estudo. As barras representam o erro padrão.

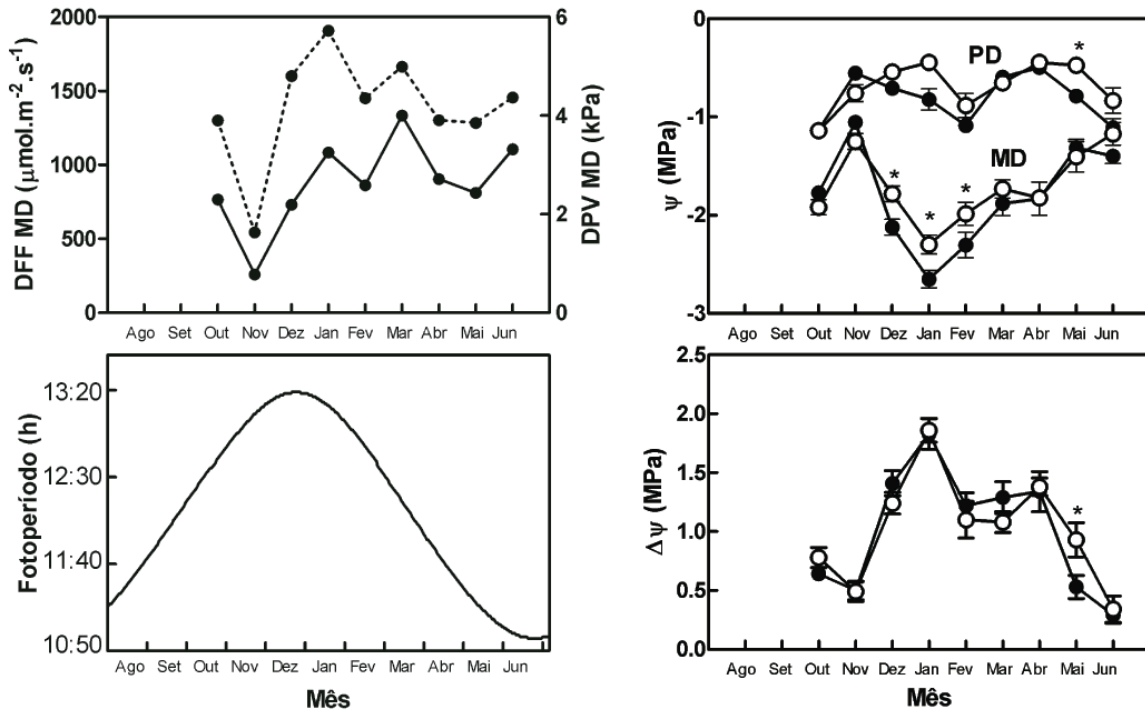


Fig. 2: Esquerda: Acima - Densidade do fluxo de fótons ao meio dia (DFF MD, linha tracejada, média entre 11 e 13 horas) e Déficit de Pressão de Vapor do Ar ao meio dia (DPV MD, linha cheia) do dia da mensuração do potencial hídrico; Abaixo - Fotoperíodo dos meses de estudo. **Direita:** Acima - Potencial hídrico (Ψ) no final da madrugada (PD) e ao meio dia (MD); Abaixo - Amplitude diária do potencial hídrico ($\Delta\Psi$) para os ecótipos de Mata (círculos vazios) e de Cerrado (círculos preenchidos) durante os meses de estudo. As barras representam o erro padrão; asteriscos representam diferenças estatisticamente significativas ($P < 0,05$) entre os ecótipos.

DISCUSSÃO

Após nove meses de acompanhamento, abrangendo uma estação chuvosa seguida de três meses de seca, o incremento radial final ocorreu devido à atividade cambial durante a estação chuvosa (setembro-março). Apesar disso, variações nas leituras dos dendrômetros entre meses consecutivos com grande diferença na precipitação, alguns meses apresentando valores menores que do mês anterior, revela que a hidratação ou a perda de água pelos tecidos internos e externos ao câmbio também são responsáveis por variações radiais no tronco, fato também reportado por Scholz *et al.* (2008) para espécies do cerrado e por Stahl *et al.* (2010) para espécies florestais da Guiana.

Os ecótipos de Mata e Cerrado de *P. reticulata*, sob mesmas influências climáticas,

apresentaram um padrão semelhante de sazonalidade no incremento radial (Fig. 1), porém, ocorreu maior variação de incremento/decremento do raio para o ecótipo de Mata quando comparado com o de Cerrado. Características dos tecidos secundários do tronco foram descritas por Daudet *et al.* (2005) e Stahl *et al.* (2010) como determinantes desta variação. Indivíduos de Mata possuem maior espessura da casca, maior espessura do alburno e menor densidade da madeira e, por consequência, maior capacitância (veja Capítulo 1). Estas características fazem com que a hidratação/desidratação do alburno e da casca sejam maiores (Bucci *et al.*, 2004; Jacobsen *et al.*, 2007), levando a uma maior variação no diâmetro. Maior capacitância do lenho do ecótipo de Mata quando comparada com a do Cerrado também é a possível explicação para menor queda do Ψ_{MD} durante o veranico. A utilização da água armazenada no tronco, para reposição daquela transpirada pelas folhas, permite uma menor queda no Ψ dos ramos terminais (Scholz *et al.*, 2008), fenômeno denominado por alguns autores como “efeito tampão” (Meinzer, 2003).

O incremento radial, independente dos ecótipos, mostrou-se estritamente relacionado às variáveis ambientais, principalmente precipitação, e à fenologia dos indivíduos, semelhante ao demonstrado por outros autores (Borchert, 1991; Botosso & Vetter, 1991; Killmann & Thong, 1995; Sass *et al.*, 1995; Borchert, 1999; Botosso *et al.*, 2000; da Silva *et al.*, 2002; Yanez-Espinosa *et al.*, 2006; Lisi *et al.*, 2008; Marcati *et al.*, 2008; Rossatto *et al.*, 2009). Incremento elevado durante os meses com alta precipitação e estagnação do incremento ou decremento nos meses de veranico e seca (Fig. 1) foram responsáveis pela correlação positiva entre crescimento radial e precipitação (Tab. 2). Esse fato sugere que, conforme já descrito por Borchert (1999) para espécies arbóreas de florestas tropicais, o crescimento do tronco em *P. reticulata* é limitado pela disponibilidade hídrica. Entretanto, deve ser salientado que a partição dos fotoassimilados em função do comportamento fenológico pode influenciar o incremento radial. O acúmulo de reservas, importante para garantir a brotação ao final da

estação seca, e o longo período de frutificação (8 meses) podem ter relação com a redução e estagnação do crescimento radial. Reserva no caule e raiz e a produção de frutos seriam os principais drenos de fotoassimilados a partir de fevereiro e março, em detrimento da atividade cambial.

O início da queda de folhas antes da estação seca pode ter sido desencadeado pela baixa precipitação durante os meses de janeiro e fevereiro ou, ainda, pela diminuição do fotoperíodo após o solstício de verão (Fig. 2; Rivera *et al.* 2002; Goulart *et al.* 2005). Após o mês de março, a queda de folhas foi acompanhada de estagnação no incremento radial, indicando que os indivíduos aparentemente entraram em dormência cambial. A associação entre a deciduidade e a dormência cambial, determinada pela sazonalidade na disponibilidade hídrica, bem relatada na literatura (i.e.: Heinrich & Banks, 2006), foi demonstrada pela análise de correlação de Spearman (Tab. 2). Apesar da pouca variação na temperatura máxima média entre os meses de estudo (26,3-29°C), a correlação positiva com o incremento radial mostra que os meses mais quentes são propícios ao crescimento, para ambos os ecótipos. A baixa correlação com a média da temperatura mínima diária, ainda que estatisticamente significativa, mostra que, em ambientes tropicais, a temperatura não é limitante para o crescimento, como já sugerido por alguns autores (Borchert, 1999; Breitsprecher & Bethel, 1990).

Diferentemente dos meses de veranico (dezembro-fevereiro), nos meses de seca (abril-junho), os valores de Ψ_{MD} não foram baixos e houve pouca amplitude diária de variação do potencial hídrico ($\Delta\Psi$, Fig. 2). Isto se deve, provavelmente, à deciduidade dos indivíduos pois a queda de folhas diminuiu a superfície transpiratória. Desta forma, evita baixos valores de potencial hídrico durante o dia, apesar da elevada demanda evaporativa do ar, como observado por Borchert (1994b). Entre dezembro e fevereiro, em que ocorreu uma alta demanda transpiratória durante o dia e as plantas apresentavam muitas folhas, os valores de

Ψ_{MD} foram baixos, sendo o $\Delta\Psi$ alto. Isso indica que a espécie em questão evita o estresse hídrico nos meses de seca com a queda de folhas (Singh & Kushwaha, 2005), acoplada com redução no incremento radial (Fig. 1, Borchert, 1999). Sendo assim, o potencial hídrico está influenciando a fenologia, e vice-versa. Enquanto os indivíduos apresentam copa com folhas a variação no potencial hídrico acompanha o déficit de pressão de vapor do ar, sendo menor nos dias de alta demanda evaporativa. Porém, após a queda de folhas, os indivíduos não apresentaram baixos valores de Ψ_{MD} mesmo em dias de alto déficit de pressão de vapor do ar.

A capacitância do caule tem estreita relação com as variações diárias no potencial hídrico (Goldstein *et al.* 1998) o que pode explicar as diferenças no Ψ_{MD} entre os ecótipos durante o período de veranico (Toledo *et al.*, dados não publicados). Durante a estação seca, a recuperação do potencial hídrico devido ao acesso à água do solo e diminuição da transpiração pela deciduidade permitiria a brotação antes das primeiras chuvas (Fig. 1, Borchert, 1994b; 1998). Foi proposto por Goulart *et al.* (2005) que o aumento do fotoperíodo também é o possível indutor da brotação de *P. reticulata* em setembro (Fig. 2). Brotar antes das chuvas permite às espécies decíduas alcançar um alto potencial fotossintético no momento de transição da estação seca para chuvosa aumentando o ganho de carbono no período propício ao crescimento (Franco *et al.*, 2005).

A deciduidade e a dormência durante a estação seca é uma das estratégias de plantas tropicais para sobreviver a um período de baixa disponibilidade de recursos (Borchert, 1999). Neste estudo, foi constatado que a disponibilidade hídrica é o principal fator limitante do crescimento de *P. reticulata*, independente dos ecótipos. Porém, o ecótipo de Mata apresentou maior crescimento do tronco em relação ao ecótipo de Cerrado. Rossatto *et al.* (2009), em estudo em áreas de transição Mata-Cerrado, mostraram que um maior crescimento de espécies de Mata em comparação com espécies de Cerrado, influencia a dinâmica de fronteiras entre esses tipos vegetacionais. Segundo estes autores, esta diferença no crescimento, associada à

copas maiores e mais densas nas espécies de Mata, facilita o avanço das florestas sobre a savana pelo sombreamento e diminuição da inflamabilidade da vegetação. No caso de *P. reticulata*, a diferença demonstrada entre o crescimento dos ecótipos tem relevância neste contexto.

Das características avaliadas evidenciou-se o maior crescimento radial do ecótipo de Mata como principal diferença entre os ecótipos na região de transição. Crescimento mais rápido do ecótipo de Mata em comparação com o de Cerrado foi reportado em indivíduos juvenis (Goulart, 2008; Lemos Filho *et al.*, 2008). Estas observações estão de acordo com as observações de Toledo *et al.* (dados não publicados), em que este ecótipo apresentou menor densidade da madeira e potencialmente maior condutividade hidráulica do lenho. Espécies de madeira densa apresentam caracteristicamente crescimento lento, devido aos custos de construção deste tecido (Hacke & Sperry, 2001), e a condutividade do sistema vascular é uma das restrições à produtividade (Enquist *et al.* 1999). Estas características do caule e o crescimento são determinantes na sobrevivência dos indivíduos e, provavelmente, influenciam a distribuição atual e futura da espécie, que pode ser determinada pelo clima. Sendo assim, a presença dos dois ecótipos em região ecotonal é uma vantagem para a espécie pois as diferenças das populações ecotonais significam possibilidade distinta de adaptação às variações climáticas.

REFERÊNCIAS

- Almeida SP, Proença CSB, Sano SM. 1998.** *Cerrado: espécies vegetais úteis*, Planaltina, EMBRAPA.
- Bates BC, Kundzewicz ZW, Wu S, Palutikof JP. 2008.** IPCC Technical Paper VI - Climate Change and Water. Geneva, IPCC Secretariat.

- Borchert R. 1991.** Growth periodicity and dormancy. In: Raghvendra AS ed. *Physiology of trees*. New York, John Wiley & Sons.
- Borchert R. 1994 a.** Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees - Structure and Function*, **8**: 115-125.
- Borchert R. 1994 b.** Soil and Stem Water Storage Determine Phenology and Distribution of Tropical Dry Forest Trees. *Ecology*, **75**: 1437-1449. **Borchert R. 1998.** Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change*, **39**: 381-393.
- Borchert R. 1999.** Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal*, **20**: 239-247.
- Botosso, PC, Vetter, RE. 1991.** Alguns aspectos sobre a periodicidade e taxa de crescimento em 8 espécies arbóreas tropicais de floresta de Terra Firme (Amazônia). *Revista do Instituto Florestal, São Paulo*, **3**: 163-180.
- Botosso PC, Tomazello M. 2001.** Aplicação de faixas dendrométricas na dendrocronologia: avaliação da taxa e do ritmo de crescimento do tronco de árvores tropicais e subtropicais. In: Maia, N. B.; Martos, H. L.; Barella, W.. (ed.). *Indicadores ambientais: conceitos e aplicações*. São Paulo.
- Breitsprecher A, Bethel JS. 1990.** Stem-Growth Periodicity of Trees in a Tropical Wet Forest of Costa-Rica. *Ecology*, **71**: 1156-1164.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004.** Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, **24**: 891-899.
- Callado CH, Neto SJD, Scarano FR, Costa CG. 2001.** Periodicity of growth rings in some flood-prone trees of the Atlantic Rain Forest in Rio de Janeiro, Brazil. *Trees-Structure and Function*, **15**: 492-497.

Carvalho PER. 2009. Comunicado Técnico 231: Vinhático *Plathymenia reticulata*. *Espécies arbóreas brasileiras*. Colombo - PR, Embrapa Florestas.

CPRM. Mapa semidetalhado de solos da APA Carste de Lagoa Santa - MG

da Silva RP, dos Santos J, Tribuzy ES, Chambers JQ, Nakamura S, Higuchi N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, **166**: 295-301.

Daudet FA, Ameglio T, Cochard H, Archilla O, Lacoite A. 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*, **56**: 135-144.

Enquist BJ, West GB, Charnov EL, Brown JH. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, **401**: 907-911.

February EC, West AG, Newton RJ. 2007. The relationship between rainfall, water source and growth for an endangered tree. *Austral Ecology*, **32**: 397-402.

Fiaschi P, Pirani JR. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**: 477-496.

Fournier LA. 1974. Quantitative Method for Measuring Phenological Characteristics of Trees. *Turrialba*, **24**: 422-423.

Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees-Structure and Function*, **19**: 326-335.

Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier 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.

- Goulart MF. 2008.** *Diferenças adaptativas entre plantas de savanas e florestas: o caso das populações de Plathymenia reticulata (Leguminosae-Mimosoideae) do Cerrado e da Mata Atlântica*, Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2005.** Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic Forest and transitional sites. *Annals of Botany*, **96**: 445-455.
- Goulart MF, Lemos JP, Lovato MB. 2006.** Variability in fruit and seed morphology among and within populations of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae) in areas of the Cerrado, the Atlantic Forest, and transitional sites. *Plant Biology*, **8**: 112-119.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **4**: 97-115.
- Heinrich I, Banks JCG. 2006.** Variation in phenology, growth, and wood anatomy of *Toona sinensis* and *Toona ciliata* in relation to different environmental conditions. *International Journal of Plant Sciences*, **167**: 831-841.
- Jacobsen AL, Agenbag L, Esler KJ, Pratt RB, Ewers FW, Davis SD. 2007.** Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, **95**: 171-183.
- Killmann W, Thong HL. 1995.** The periodicity of growth in tropical trees with special reference to dipterocarpaceae - A review. *Iawa Journal*, **16**: 329-335.
- Lacerda DR, Acedo MDP, Lemos JP, Lovato B. 2001.** Genetic diversity and structure of natural populations of *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae), a tropical tree from the Brazilian Cerrado. *Molecular Ecology*, **10**: 1143-1152.
- Lacerda DR, Lemos JP, Acedo MDP, Lovato MB. 2002.** Molecular differentiation of two vicariant neotropical tree species, *Plathymenia foliolosa* and *P. reticulata* (Mimosoideae), inferred using RAPD markers. *Plant Systematics and Evolution*, **235**: 67-77.

- Lacerda DR, Lemos JP, Goulart MF, Ribeiro RA, Lovato MB. 2004.** Seed-dormancy variation in natural populations of two tropical leguminous tree species: *Senna multijuga* (Caesalpinoideae) and *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae). *Seed Science Research*, **14**: 127-135.
- Lemos Filho JPd, Goulart MF, Lovato MB. 2008.** Populational approach in ecophysiological studies: the case of *Plathymenia reticulata*, a tree from Cerrado and Atlantic Forest. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **20**: 205-216.
- Lisi CS, Tomazello-Filho M, Botosso PC, Roig FA, Maria VR, Fedele LF, Voigt ARA. 2008.** Tree ring formation, radial increment periodicity and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in Southeast Brazil. *IAWA Journal*, **29**: 189-207.
- Marcati CR, Milanez CRD, Machado SR. 2008.** Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae : Caesalpinoideae). *Trees-Structure and Function*, **22**: 3-12.
- Meinzer FC. 2003.** Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*, **134**: 1-11.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Novaes RML, De Lemos JP, Ribeiro RA, Lovato MB. 2010.** Phylogeography of *Plathymenia reticulata* (Leguminosae) reveals patterns of recent range expansion towards northeastern Brazil and southern Cerrados in Eastern Tropical South America. *Molecular Ecology*, **19**: 985-998.
- O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB, Clark DA. 2008.** Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica*, **40**: 151-159.
- Ohashi Y, Sahri MH, Yoshizawa N, Itoh T. 2001.** Annual rhythm of xylem growth in rubberwood (*Hevea brasiliensis*) trees grown in Malaysia. *Holzforschung*, **55**: 151-154.

- Parizzi MG, Salgado-Labouriau ML, Kohler HC. 1998.** Genesis and environmental history of Lagoa Santa, southeastern Brazil. *Holocene*, **8**: 311-321.
- Pelissier R, Pascal JP. 2000.** Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 429-446.
- Pott A, Pott VJ. 1997.** *Plathymenia reticulata*, Leguminosae-Mimosoideae. *Plants of Pantanal*. Brasilia, EMBRAPA.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997.** The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, **80**: 223-230.
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolossi G, Coradin VTR, Borchert R. 2002.** Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees-Structure and Function*, **16**: 445-456.
- Rossatto DR, Hoffmann WA, Franco AC. 2009.** Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology*, **23**: 689-698.
- Sass U, Killmann W, Eckstein D. 1995.** Wood formation in two species of dipterocarpaceae in Peninsular Malaysia. *Iawa Journal*, **16**: 371-384.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F. 2008.** Temporal dynamics of stem expansion and contraction in savanna trees: withdrawal and recharge of stored water. *Tree Physiology*, **28**: 469-480.
- Singh KP, Kushwaha CP. 2005.** Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, **89**: 964-975.
- Stahl C, Burban B, Bompoy F, Jolin ZB, Sermage J, Bonal D. 2010.** Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **26**: 393-405.

- Warwick MC, Lewis GP. 2003.** Revision of *Plathymenia* (Leguminosae-Mimosoideae). *Edinburgh Journal of Botany*, **60**: 111-119.
- Yanez-Espinosa L, Terrazas T, Lopez-Mata L. 2006.** Integrated analysis of tropical trees growth: A multivariate approach. *Annals of Botany*, **98**: 637-645.
- Valdez-Hernandez M, Andrade JL, Jackson PC, Rebolledo-Vieyra M. 2010.** Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, **329**: 155-171.
- Venugopal N, Liangkuwang MG. 2007.** Cambial activity and annual rhythm of xylem production of elephant apple tree (*Dillenia indica* Linn.) in relation to phenology and climatic factor growing in sub-tropical wet forest of northeast India. *Trees-Structure and Function*, **21**: 101-110.
- Zar JH. 1996.** *Biostatistical Analysis*, Prentice Hall.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir deste trabalho podemos concluir que os ecótipos de *Plathymenia reticulata*, mesmo sob condições ambientais semelhantes em um ambiente ecotonal, apresentam aspectos morfológicos e fisiológicos distintos. Dentre as variáveis avaliadas as que mais contribuíram para o entendimento das diferenças entre os ecótipos foram a densidade da madeira, características anatômicas do lenho e crescimento do tronco. As características da madeira e variáveis ambientais mostraram influências nos aspectos fisiológicos (potencial hídrico e fenologia).

Corroborando dados de literatura o incremento radial mostrou-se estritamente relacionado à fenologia dos indivíduos e às variáveis ambientais, principalmente a distribuição da precipitação. Sendo assim, o crescimento parece ser limitado pela disponibilidade hídrica. Apesar de não apresentarem considerável diferença no comportamento fenológico, exceto pela queda de folhas precoce no ecótipo de Cerrado (já demonstrado na literatura), o ecótipo de Mata apresentou um crescimento, expresso pelo incremento radial do tronco, maior.

As características físicas e anatômicas do lenho, bem como aspectos físicos dos tecidos externos ao câmbio condizem com esta diferença no crescimento. O ecótipo de Cerrado apresentou maior densidade da madeira e menor espessura da casca. A maior densidade da madeira, possivelmente, é determinante em um menor incremento radial do tronco. Características anatômicas avaliadas mostraram que o lenho do ecótipo de Mata apresenta um maior potencial de condutividade, além de maior capacitância, o que influencia as relações hídricas dos indivíduos levando à diferenças no potencial hídrico em dias de alta demanda evaporativa durante a estação de crescimento.

As diferenças que os ecótipos apresentaram determinam diferenças funcionais, o que demonstra que as populações do ecótono podem apresentar aspectos ecofisiológicos variados. Sendo assim, cada ecótipo possui vantagens diferentes caso ocorra mudanças ambientais, podendo responder de formas distintas às variações climáticas. Caso as previsões de aumento de temperatura e diminuição da precipitação se concretizem é provável que as savanas aumentem sua distribuição e que as florestas úmidas diminuam. Neste caso, o ecótipo de Cerrado teria vantagens em relação ao ecótipo de Mata, podendo aumentar a sua distribuição. A ocorrência das populações ecotonais possuindo diversidade funcional intraespecífica torna-se importante para a sobrevivência da espécie. Em diferentes cenários de mudanças climáticas a espécie poderá responder de maneira eficiente, alcançando com sucesso uma nova distribuição dos ecótipos.