

DIEGO ROMEIRO

**A ARQUITETURA HIDRAÚLICA E A DENSIDADE DA MADEIRA NA SEPARAÇÃO DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM GRUPOS FUNCIONAIS**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

São Paulo

2013

DIEGO ROMEIRO

**A ARQUITETURA HIDRAÚLICA E A DENSIDADE DA MADEIRA NA SEPARAÇÃO DE  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM GRUPOS FUNCIONAIS**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADORA: DRA. EDENISE SEGALA ALVES

Ficha Catalográfica elaborada pelo **NÚCLEO DE BIBLIOTECA E MEMÓRIA**

Romeiro, Diego

R763a A arquitetura hidráulica e a densidade da madeira na separação de espécies arbóreas em grupos funcionais / Diego Romeiro -- São Paulo, 2013.  
54 p. il.

Dissertação (Mestrado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2013  
Bibliografia.

1. Anatomia da madeira. 2. Estratificação florestal. 3. Competição por luz. I. Título

CDU: 634.0.811

<b>ÍNDICE</b>	
<b>RESUMO</b>	I
<b>ABSTRACT</b>	II
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	8
<b>2. JUSTIFICATIVA</b>	11
<b>3. OBJETIVO</b>	11
<b>4. MATERIAL E MÉTODOS</b>	12
4.1. Descrição da área de coleta	12
4.2.1 Características ecológicas do arboreto	13
4.2.2 Obtenção do material	13
4.2.3 Descrição de características morfológicas e ecológicas das espécies estudadas	16
4.3. Análises anatômicas qualitativas	20
4.4. Análises anatômicas quantitativas	20
4.5. Arquitetura hidráulica	20
4.6. Densidade básica e aparente	21
4.7. Altura da árvore e diâmetro a altura do peito (DAP)	22
4.8. Acompanhamento da cicatrização	22
4.9. Sequestro de carbono	22
4.10. Análise estatística	23
<b>5. RESULTADOS</b>	24
5.1 Análises anatômicas qualitativas	24
5.2 Análises anatômicas quantitativas	32
5.3 Arquitetura hidráulica e Densidade aparente	34
5.4 Altura e diâmetro das arvores	35
5.5 Cicatrização	36
5.6 Sequestro de carbono	38
5.7 Separação em grupos funcionais a partir de análises multivariadas	39
<b>6. DISCUSSÃO</b>	41
<b>7. CONCLUSÃO</b>	47
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	48

## AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Dra. Edenise Segala Alves pela dedicada orientação, pela paciência e compreensão nas horas mais difíceis; por acreditar no meu potencial e sempre me incentivar ao melhor.

Ao meu co-orientador Dr. Eduardo Luiz Longui pela dedicação, paciência, compreensão e amizade, já há quase cinco anos; por ter me acolhido e me dado suporte mesmo nas horas mais difíceis, a toda sua família, agradeço.

À Camila Moura Santos por todo companheirismo e auxílio em todo o processo deste trabalho; sua compreensão e afeto me forneceram estímulo ao longo destes dois anos; agradeço também a toda sua família, por ter me acolhido como parte desta.

À toda minha família por me estimular a seguir meu caminho; pelo apoio, carinho, compreensão e paciência em todos esses anos, principalmente à minha mãe, meu pai, meu tio Luiz e meus avós, que me forneceram todo suporte para que eu estivesse aqui.

À Carolina Brandão Coelho pela amizade e toda ajuda fornecida nos últimos anos.

Ao Luiz Santini Junior pela amizade e ajuda nos últimos cinco anos.

A todos do Laboratório de Madeiras, pela possibilidade e desenvolvimento de toda parte prática desta dissertação, disponibilizando laboratórios, equipamentos, funcionários e estagiários, especialmente a Sandra M. B. Florsheim, Israel L. Lima e Sônia Campeão.

Ao Instituto Florestal por possibilitar, permitir e contribuir na elaboração deste estudo, aos pesquisadores Osny T. de Aguiar, Geraldo A. D. C. Franco, Natalia M. Ivanauskas pela amizade e contribuição e a todos funcionários que me ajudaram pela amizade.

Ao Núcleo de Pesquisa em Anatomia, pela possibilidade e desenvolvimento desta dissertação e a todos seus funcionários, alunos e estagiários.

Ao Instituto de Botânica de São Paulo e ao Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente por possibilitar, permitir e contribuir na elaboração desta dissertação.

Ao CNPq por ter concedido o apoio financeiro.

## RESUMO

A distribuição de plantas no ambiente terrestre é determinada pela competição por luz, para tanto as espécies são selecionadas a partir de seus aparatos de transporte de água, necessários nas trocas gasosas e indispensáveis nos processos fotossintéticos. A diversidade de padrões da arquitetura hidráulica é estabelecida a partir do “trade off” entre eficiência e segurança, e esses padrões são distribuídos no ambiente em estratos verticais. O objetivo deste trabalho foi o de separar 12 espécies arbóreas, coletadas em arboreto plantado, em grupos funcionais, tendo como base características da madeira, incluindo principalmente a arquitetura hidráulica e a densidade aparente. As espécies selecionadas foram: *Alchornea glandulosa*, *Caesalpinia echinata*, *Cariniana legalis*, *C. estrellensis*, *Ceiba speciosa*, *Gallesia integrifolia*, *Guazuma ulmifolia*, *Handroanthus chrysotrichus*, *H. heptaphyllus*, *Inga sessilis*, *Maclura tinctoria*, *Peltophorum dubium*. Para tanto foram realizadas análises estatísticas multivariadas, como a análise dos componentes principais (PCA) e análise de agrupamento. Considerando os parâmetros analisados, foram estabelecidos três grupos funcionais. Assim, com base na arquitetura hidráulica e densidade inferimos sobre as características de cada grupo: *Gallesia Integrifolia* - árvore de dossel e/ou emergentes, de crescimento rápido, com densidade baixa e possivelmente grande longevidade; Grupo 1 - espécies de dossel ou emergentes com crescimento lento, densidade alta e possivelmente grande longevidade; Grupo 2 - espécies de dossel, rápido a médio crescimento com média densidade e grande longevidade são as características que delimitam este grupo; Grupo 3 - espécies iniciais com formação de dossel, de crescimento rápido, baixa densidade da madeira, e longevidade determinada pela competição. Os grupos funcionais estabelecidos estão de acordo com o “trade off” entre eficiência e segurança no transporte de água, sendo possível sugerir um modelo sucessional hipotético para o arboreto estudado, porém é necessário ampliar o número de espécies para confirmar os agrupamentos e identificar possíveis grupos novos.

Palavras chave: estratificação florestal, sucessão, competição por luz, floresta tropical, anatomia ecológica da madeira.

## ABSTRACT

Light competition determine the plant distribution on earth by selection of the species water transport apparatus, this apparatus is needful to gas exchange and photosynthetic process. The diversity of the hydraulic architecture pattern is established by efficiency and security trade off, and distribute on vertical stratus at the environmental. The object of this work is separate in functional groups twelve species collected at the arboretum, based on wood features include wood density and hydraulic architecture. The selected species were: *Alchornea glandulosa*, *Caesalpinia echinata*, *Cariniana legalis*, *C. estrellensis*, *Ceiba speciosa*, *Gallesia integrifolia*, *Guazuma ulmifolia*, *Handroanthus chrysotrichus*, *H. heptaphyllus*, *Inga sessilis*, *Maclura tinctoria*, *Peltophorum dubium*. With the Principle Component Analyses (PCA) and Grouping Analyses we establish three groups: *Gallesia integrifolia* – emergent or canopy tree, with fast growth, soft wood and great longevity; Group one – emergent or canopy trees, with slow growth, hard wood and great longevity; Group two – canopy trees, with fast to mid growth, mid density, and great longevity; Group three – initial species with a canopy formation, fast growth, soft wood, and competition determining the longevity. For the efficiency and security of the water transport, the functional groups were established and a successional model were hypothetically made to the arboretum, although it is necessary amplify the number of species to confirm the group and indentify possible new groups.

Key words: forestry stratification, succession, light competition, tropical forest, and ecological wood anatomy.

## 1. INTRODUÇÃO

Desde a colonização do ambiente terrestre pelas plantas, o transporte de água foi e continua sendo o principal desafio, pois todos os mecanismos fisiológicos da planta são dependentes de água.

O transporte de água nas plantas está de acordo com a teoria de tensão – coesão, sendo a água transportada no caule em um gradiente de pressão negativa. A capacidade de transporte é determinada pelas células do xilema que possibilitam a adesão da água em suas paredes devido à matriz de celulose que produz uma tensão de capilaridade, que associada à tensão superficial da água, fornecem a força necessária para condução contra a gravidade (KOCK *et al.*, 2004).

O desenho da hidráulica nas árvores influencia o transporte de água, sendo que diferenças existentes entre tais desenhos produzirão diferentes consequências para cada espécie. Estes trazem vantagens e desvantagens que irão influenciar nas estratégias biológicas e ecológicas para a competição na comunidade, determinando inclusive a altura máxima de cada espécie. Sendo assim, o estudo da arquitetura hidráulica é fundamental para se entender os aspectos funcionais das espécies arbóreas (TYREE & EWERS, 1991).

O estudo da arquitetura hidráulica abrange características anatômicas do xilema como: arranjo, frequência e diâmetro dos vasos, espessura de suas paredes, comprimento do elemento de vaso e características das pontuações.

Tal estudo permite o entendimento da resistência hidráulica às pressões negativas e a segurança contra cavitação, que é o processo de formação de bolhas de ar dentro do elemento condutor provocado, no caso de estresse hídrico, pelo aumento da pressão negativa. A integração do conhecimento sobre o funcionamento da árvore em resposta a fatores internos e externos permite prever a distribuição das plantas em resposta às alterações climáticas (FONTI & JANSEN, 2012).

Para o entendimento da arquitetura hidráulica podemos estabelecer o *trade-off* entre as características determinantes no transporte de água, como a condutividade hidráulica, que é determinada pela quantidade de água transportada por uma determinada área do tecido xilemático sob um gradiente de pressão ( $P_i$ ; BAAS *et al.*, 2004). A condutividade hidráulica é estimada pelo potencial de condutividade hidráulica ( $K_p$ ); a resistência ao embolismo ou vulnerabilidade de cavitação, que se refere à capacidade da planta de suportar grandes pressões negativas sem que ocorra a formação de bolhas de ar dentro do elemento condutor, sendo aqui estimada pela porcentagem de perda de condutividade hidráulica (PPC) e a resistência da parede do elemento condutor à pressão de implosão ( $P_i$ ; BAAS *et al.*, 2004).

A arquitetura hidráulica da madeira depende da distribuição de carbono ao longo das raízes, caule e ramos e reflete as estratégias de alocação de carbono estrutural e não estrutural utilizadas pelas espécies (RÜGER *et al.* 2012). Além disso, o teor de carbono estrutural irá determinar a

densidade da madeira, característica que está fortemente ligada às taxas de crescimento das espécies arbóreas.

Espécies com baixa densidade possuem altas taxas de crescimento devido ao baixo custo na sua construção, conseqüentemente apresentam altas taxas de sequestro de carbono em curto espaço de tempo; as espécies com alta densidade possuem alto custo na sua construção e, conseqüentemente, baixa taxa de crescimento (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010).

Tanto a condutividade hidráulica quanto a densidade da madeira influenciam nas estratégias das plantas para adquirir recursos e podem ser empregadas para compreender a distribuição das espécies arbóreas durante a sucessão florestal, uma vez que tais características determinam os padrões alométricos de crescimento determinantes na dinâmica florestal (RÜGER *et al.* 2012).

Em ecossistemas florestais, a competição por luz determina grande parte da estrutura da comunidade (PACALA *et al.*, 1996). A competição entre árvores altas e baixas é definida como assimétrica, pois existe um maior favorecimento dos indivíduos altos, de copa larga em detrimento dos indivíduos mais baixos (BAUER *et al.*, 2004). A competição é determinante para a dinâmica florestal, pois influenciará nos níveis hierárquicos relacionados à altura, não só entre espécies, mas também entre indivíduos da mesma espécie e de diferentes idades (WEINER, 1990; CAPLAT *et al.*, 2008). A assimetria existente na competição por luz produzirá a convergência para um estado de equilíbrio na dinâmica florestal (PACALA & WEINER, 1991), produzindo uma estratificação (PARKER & BROWN, 2000).

Para os estudos relativos à sucessão florestal é necessário classificar a vegetação em grupos ecológicos, sendo que ao longo de décadas alguns modelos foram propostos, contudo todos eles apresentam pontos positivos e negativos, o que gera controvérsias (FINEGAN, 1984).

Com os estudos das mudanças climáticas, os conhecimentos anteriores relativos aos agrupamentos sucessionais, muitas vezes baseados em observações empíricas, precisaram ser ajustados, por meio de modelos matemáticos, para incorporar essa nova abordagem; assim, a conexão entre as mudanças na vegetação e o funcionamento dos ecossistemas abrange o estudo da dinâmica florestal, que auxilia na compreensão das comunidades e mecanismos ambientais, além de ampliar os conhecimentos relacionados às características ecológicas individuais de cada espécie (PAKEMAN, 2004). Portanto, estes estudos colaboram no desenvolvimento de modelos da dinâmica da vegetação global e as características ou tipos funcionais das plantas passam a ser importantes para os estudos ecológicos (BOX, 1996; PURVES & PACALA, 2008; BOULANGEAT *et al.*, 2012).

A tendência atual dos estudos em dinâmica florestal é trabalhar em termos de grupos funcionais, ampliando o conceito usado até então de espécies pioneiras, secundárias ou clímax (BOULANGEAT *et al.*, 2012).

Os tipos funcionais das plantas podem ser definidos pelos tipos de resposta aos processos dominantes do ecossistema, sendo que grupos funcionais correspondem aos agrupamentos formados por espécies com respostas similares a um ou mais fatores, ou seja, com base em correlações entre características morfológicas, anatômicas, ecofisiológicas e mecanismos ecológicos do funcionamento de um ecossistema (PAKEMAN, 2004; CHATURVEDI *et al.*, 2011).

Em ecossistemas com alta biodiversidade, os grupos funcionais podem simplificar os modelos ecológicos (DOMINGUEZ *et al.*, 2006). Em uma escala global, as plantas podem ser classificadas em sete grupos funcionais: árvores, arbustos esclerófilos, arbustos anões e plantas almofadadas, dicotiledôneas herbáceas, gramíneas, hemiparasitas e epífitas vasculares (LARCHER, 2000). Porém, para o melhor entendimento da dinâmica florestal são necessários grupos com delimitações bem definidas.

De acordo com Pakeman (2004), as características funcionais são usadas adequadamente para descrever as mudanças da vegetação no espaço – tempo (sucessão ecológica). Assim, o agrupamento das espécies com a mesma função no ecossistema permite prever mudanças ecológicas, modelar as respostas da comunidade às mudanças climáticas, gerenciar e conservar a biodiversidade (WILSON, 1999).

Para diferenciar os grupos são usadas características funcionais como: rota e capacidade fotossintética, taxa respiratória, área foliar, área foliar específica, capacidade de fixação de nitrogênio, capacidade de regeneração, longevidade e altura máxima da planta, densidade da madeira, forma de crescimento, fenologia, teores de nitrogênio e fósforo na folha, longevidade da folha e massa da semente (TRY, 2012). No entanto, Dominguez *et al.* (2006), analisando as trocas gasosas e a eficiência fotossintética, concluíram que existe a necessidade da combinação de dados fisiológicos e químico-anatômicos para evitar classificações equivocadas, como a ocorrida entre as árvores de dossel e os grupos das amostras de pastagem na classificação realizada *a priori* no mesmo trabalho.

Dentre os tipos funcionais utilizados por TRY (2012), alguns podem ser relacionados direta ou indiretamente com características anatômicas do lenho, já que possuem relação com o transporte de água, dentre eles: capacidade fotossintética taxa respiratória, capacidade de regeneração, longevidade, densidade da madeira, forma de crescimento e altura máxima da planta.

Kempes *et al.* (2011) resumindo tais características citam que o modelo fisiológico da planta incorpora relações entre metabólitos basais, disponibilidade de água, captação de energia solar, perda de calor e temperatura ambiental, sendo que para determinar a amplitude dessas características os autores utilizaram um único parâmetro: o tamanho da árvore, que é o resultado da integração dessas características.

## **2. JUSTIFICATIVA**

Com relação aos grupos funcionais para os biomas brasileiros, é do nosso conhecimento que existe atualmente apenas uma classificação para a Região Leste Amazônica, onde a vegetação é dividida em seis grupos funcionais: gramíneas de pasto, arbustos de pasto, árvores de dossel, lianas de topo de copa, árvores de copa intermediária e árvores de sub-bosque (DOMINGUEZ *et al.*, 2006). Porém, a diversidade de espécies arbóreas e a variedade de estratégias que as mesmas apresentam, possivelmente, permitem a sua separação em mais do que apenas os três grupos.

## **3. OBJETIVO**

Este trabalho tem por finalidade o melhor entendimento da arquitetura hidráulica, que atua na distribuição vertical que ocorre em florestas tropicais em função da competição por luz, fornecendo subsídio para avanços na modelagem da dinâmica florestal.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Descrição da área de coleta

A área de coleta localiza-se no Parque Estadual Alberto Löfgren – PEAL, zona norte da cidade de São Paulo, latitude 23° 27' S, longitude 46° 38' W e altitude média de 814 m (Figura 1). O clima é mesotérmico e úmido, com verão chuvoso e inverno seco, Cwa de Köeppen (ROSSI *et al.*, 2009). A principal formação vegetacional do PEAL é a Floresta Ombrófila Densa Montana; também ocorrem áreas antrópicas com arboretos de uma ou mais espécies (ARZOLLA *et al.*, 2009). As árvores investigadas neste estudo se localizam em um destes arboretos, denominado “Arboreto Comemorativo dos 500 Anos do Brasil” (Figura 2). No ano 2000, foram plantadas no local 24 espécies nativas, com espaçamento 4 x 5 m, ocupando uma área de um hectare (BONUCCI *et al.*, 2007).



Figura 1. Área de coleta localizada no Parque Estadual Alberto Löfgren – PEAL.



Figura 2. Vista geral do Arboreto Comemorativo dos 500 Anos do Brasil localizado no Parque Estadual Alberto Löfgren – PEAL.

#### 4.2.1 Características ecológicas do arboreto

A área do arboreto é adjacente a um antigo plantio de *Eucalyptus*, que hoje se encontra em avançado processo de regeneração, com vegetação nativa em seu sub-bosque, o que contribuiu para o desenvolvimento do arboreto 500 anos, criando um microclima favorável. Outro fato importante é que alguns remanescentes de vegetação nativa permaneceram em áreas adjacentes (Figura 1), auxiliando na dinâmica florestal com a disseminação de sementes. No sub-bosque, podemos observar o desenvolvimento de muitas mudas, algumas até provenientes de árvores do plantio, onde existem vários indivíduos em maturidade reprodutiva, como *Alchornea glandulosa*, *Machura tinctoria*, *Guazuma ulmifolia*, *Gallesia integrifolia* e *Inga sessilis*. O local foi escolhido uma vez que as características ambientais e a idade das árvores são conhecidas, o que permitiu maior padronização da amostragem.

#### 4.2.2 Obtenção do material

Para obtenção do material de estudo foi realizado um inventário exploratório para identificar árvores com DAP (diâmetro a altura do peito - 1,30 m) mínimo de 10 cm e com quantidade de indivíduos representativos por espécie. Com base no inventário foram selecionadas 12 espécies com cinco indivíduos cada, *a priori* seis espécies pioneiras e seis espécies não pioneiras, totalizando 60 árvores investigadas (Tabela 1). Do tronco de cada árvore, por meio de método não destrutivo,

foram retiradas amostras à altura do peito com auxílio de serrote, martelo e formão que depois foram reduzidas às dimensões adequadas para cada análise.

Tabela 1. Espécies estudadas com o respectivo número de registro na Xiloteca do Instituto Florestal (SPSFw) e número do indivíduo no plantio.

Espécies	Nº de SPSFw	Nº arboreto
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl. (Euphorbiaceae)	5079	255
	5080	256
	5081	304
	5082	361
	5083	402
<i>Caesalpinia echinata</i> Lam. (Fabaceae-Caesalpinoideae)	5084	194
	5085	217
	5086	297
	5087	368
	5088	455
<i>Cariniana legalis</i> (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae)	5089	21
	5090	50
	5091	137
	5092	224
	5093	344
<i>Cariniana estrellensis</i> (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae)	5094	175
	5095	240
	5096	269
	5097	436
	5098	449
<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae)	5099	190
	5100	268
	5101	299
	5102	326
	5103	407
<i>Gallesia integrifolia</i> (Spreng.) Harms (Phytolaccaceae)	5104	107
	5105	198
	5106	265
	5107	315
	5108	442
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. (Malvaceae)	5109	68
	5110	98
	5111	99
	5112	130
	5113	182
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex DC.) Mattos. (Bignoniaceae)	5114	225
	5115	253
	5116	305
	5117	325
	5118	390
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos. (Bignoniaceae)	5119	16
	5120	23
	5121	154
	5122	262
	5123	434
<i>Inga sessilis</i> (Vell.) Mart. (Fabaceae-Mimosoideae)	5124	232
	5125	334
	5126	371
	5127	374
	5128	408
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don exSteud. (Moraceae)	5129	6
	5130	40
	5131	71
	5132	151
	5133	293
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub. (Fabaceae-Caesalpinoideae)	5134	128
	5135	252
	5136	369
	5137	379
	5138	450

### 4.2.3 Descrição de características morfológicas e ecológicas das espécies estudadas

#### ***Alchornea glandulosa* Poepp. & Endl. (Euphorbiaceae)**

Árvore com 10 a 20 metros de altura e diâmetro de 50 a 70 cm; ocorre nas regiões Sudeste e Sul do Brasil no bioma Mata Atlântica; dióica, com floração nos meses de maio-junho e outubro-novembro e frutificação entre os meses de setembro a outubro e dezembro-janeiro; perenifólia, heliófita; pioneira (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2006).

#### ***Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae-Caesalpinoideae)**

As árvores dessa espécie podem atingir 8 a 12 m de altura, com fuste curto com diâmetro de 40 a 100 cm; a espécie ocorre na Mata Atlântica na faixa litorânea do Nordeste e Sudeste em floresta ombrófila densa e floresta estacional semidecídua das terras baixas; semidecídua, heliófita ou esciófita; espécie clímax; hermafrodita com início do processo reprodutivo a partir dos quatro anos, floresce de setembro a dezembro, a maturação dos frutos ocorre de novembro a janeiro, com dispersão autocórica e barocórica, suas sementes são recalcitrantes, embora alguns trabalhos vêm indicando que elas resistem à dessecação (BARBEDO *et al.*, 2002), com germinação epígea; o plantio homogêneo a pleno sol não é recomendado, aconselha-se plantio associado a espécies secundárias, porém em arborização paisagística, efetua-se plantio a pleno sol (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; LEWIS, 2012).

#### ***Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (Lecythidaceae)**

As árvores dessa espécie possuem crescimento de moderado a rápido, podendo chegar à altura de 35 a 45 m com fuste de até 25 m e diâmetro de 90 a 120 cm; a espécie ocorre na Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica na faixa tropical, com exceção da região pantaneira, em floresta pluvial atlântica e florestas de galeria; semidecídua, heliófita; secundária tardia ou clímax exigente de luz; hermafrodita com início do processo reprodutivo a partir dos dez anos, floresce de outubro a novembro concomitante com surgimento de nova folhagem; a maturação dos frutos ocorre entre junho e setembro, quando as plantas se encontram parcialmente sem folhas, dispersão anemocórica, sementes ortodoxas com germinação epígea; em plantio homogêneo suporta ser plantada a pleno sol, mas tolera sombreamento na fase juvenil (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; SMITH *et al.*, 2012).

#### ***Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae)**

Árvore que atinge de 30 a 50 metros de altura, o fuste pode alcançar até 20 m com diâmetro de 70 a 400 cm; ocorre na Mata Atlântica, do nordeste ao sudeste em floresta pluvial e latifoliada semidecídua; semidecídua, heliófita ou esciófita; secundária tardia (secundária longeva) não clímax;

monóica com início do processo reprodutivo próximo dos vinte anos possui floração nos meses de dezembro a fevereiro e seus frutos amadurecem entre agosto e setembro, a dispersão é autocórica, principalmente barocórica e anemocórica, sementes sem dormência com germinação epígea; em plantio homogêneo ou heterogêneo, pode ser plantada a pleno sol, porém tolerante a sombreamento na fase inicial (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; SMITH *et al.*, 2012).

### ***Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae)**

Com crescimento moderado a rápido a árvore atinge de 15 a 30 m de altura, com fuste de 8 a 16 m e diâmetro de 80 a 120 cm; ocorre em todas as regiões do país nos domínios Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e em floresta latifoliada semidecídua; decídua, heliófita, seletiva higrófitas; secundária inicial a tardia; hermafrodita se reproduz entre cinco e oito anos, floresce de dezembro até abril e a maturação dos frutos ocorre em agosto e setembro, apresenta dispersão anemocórica das sementes, sendo estas não recalcitrantes de germinação epígea; suporta plantio a pleno sol, mas tolera sombreamento no estágio inicial (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; DUARTE, 2012).

### ***Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (Phytolaccaceae)**

A altura das árvores pode chegar de 15 a 30 m, com fuste de até 15 m e 70 a 140 cm de diâmetro; ocorrendo no Amazonas e Ceará e na faixa tropical, com exceção da região pantaneira, nos domínios da Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Amazônia, em floresta semidecídua e mata fluvial atlântica; perenifólia, heliófita, seletiva higrófitas; pioneira, secundária inicial e secundária tardia; planta hermafrodita que inicia a reprodução entre dez e vinte anos, com floração ocorrendo entre os meses de fevereiro a abril e maturação dos frutos entre setembro e outubro, a dispersão é anemocórica sendo a germinação epígea; pode ser plantada a pleno sol, em plantio homogêneo, ou para tutoramento de espécies secundárias e clímax (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; MARCHIORETTO, 2012).

### ***Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae)**

Árvore com altura variando de 8 a 16 m e fuste de até 12 m, com diâmetro de 30 a 50 cm, de crescimento rápido; encontrada nos domínios da Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, ocorrendo em quase todo Brasil, principalmente em florestas latifoliadas semidecíduas; planta semidecídua, heliófita; pioneira, secundária inicial e ou clímax e exigente quanto à luz; monóica inicia reprodução aos cinco anos, floresce a partir do mês de setembro até início de novembro, com maturação dos frutos entre agosto e setembro; a dispersão é zoocórica e as sementes ortodoxas, com

dormência por barreira mecânica; germinação epígea; autoecologia apta ao plantio homogêneo a pleno sol (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2006; ESTEVES, 2012).

***Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.) Mattos (Bignoniaceae)**

Os indivíduos dessa espécie podem atingir de 4 a 35 m de altura, fuste de até 10 m e diâmetro com 30 a 130 cm; ocorre nas regiões Nordeste, Sudeste e Sul, nos biomas do Cerrado e Mata Atlântica; decídua, heliófita; secundária tardia; monóica florescendo, entre os meses de agosto a setembro, a maturação dos frutos ocorre de setembro a outubro com dispersão anemocórica, suas sementes suportam armazenamento em câmara fria; suporta plantio a pleno sol, porém não é recomendado para exploração madeireira, sendo que para tal deve ser plantada associada a espécies pioneiras (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2006; LOHMANN, 2012).

***Handroanthus heptaphyllus* (Vell.) Toledo (Bignoniaceae)**

Árvores de 10 a 20 m de altura, com diâmetro variando de 40 a 80 cm; ocorre nas regiões Sul e Sudeste do Brasil e nos Estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul; decídua, heliófita; secundária tardia; hermafrodita floresce em julho a setembro, sua frutificação ocorre entre os meses de setembro a outubro, a dispersão de seus frutos e sementes ocorre por anemocoria. Indicada para reflorestamentos mistos em áreas degradadas (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; LOHMANN, 2012).

***Inga sessilis* (Vell.) Mart. (Fabaceae-Mimosoideae)**

Árvores com 12 a 20 m de altura, com fuste liso de 20 a 40 cm de diâmetro; ocorre no Sudeste do país na Mata Atlântica e Cerrado, sendo mais encontrada em matas ciliares; é uma espécie semidecídua, heliófita, seletiva higrófita; secundária; floresce de setembro a fevereiro, com frutos maduros de julho-agosto até janeiro, sementes dispersas por zoocoria, recalcitrantes, germinação hipógea; (LORENZI, 2002).

***Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. (Moraceae)**

Árvores com 15 a 30 m de altura, fuste de até 10 m de altura com diâmetro que pode atingir de 50 a 100 cm; ocorre em todas as regiões do Brasil, em várias formações florestais, com exceção da floresta de pinhais; decídua, heliófita, seletiva higrófita; secundária inicial ou clímax e exigente quanto à luz; planta dióica que floresce entre os meses de setembro e outubro, quando se encontra quase sem folhas, a maturação dos frutos ocorre de dezembro a janeiro e sua dispersão é zoocórica, as sementes não apresentam dormência e possuem germinação epígea; deve ser plantada em plantio misto a pleno sol (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; ROMANIUC *et al.*, 2012).

***Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (Fabaceae-Caesalpinoideae)**

Os indivíduos dessa espécie podem chegar com altura entre 15 e 25 m e fuste de até 15 m, o diâmetro atinge de 50 a 70 cm; ocorre na Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, e Pantanal, nas regiões Sul, Sudeste, Nordeste e Centro-Oeste, principalmente em floresta latifoliada semidecídua; decídua, heliófita; secundária inicial com característica de pioneira; hermafrodita, floresce nos meses de dezembro a fevereiro, a maturação dos frutos ocorre nos meses de março a abril com dispersão autocórica, principalmente barocórica, com tendência a formação de banco de sementes, possuem dormência, sendo ortodoxas, com germinação epígea; plantio homogêneo a pleno sol (LORENZI, 2002; CARVALHO, 2003; LEWIS, 2012).

### 4.3. Análises anatômicas qualitativas

Os corpos de prova com cerca de 2 cm<sup>3</sup> foram amolecidos em solução de água, álcool e glicerina para a retirada de secções (12-25 µm) em micrótomo de deslize Zeiss Hyrax S50. Uma parte das secções foi clarificada com hipoclorito de sódio 60% e corada com safranina aquosa 1% (SASS, 1951). O material foi montado em glicerina 60% para posterior registro fotográfico em microscópio marca Olympus modelo CX 31, e está equipado com câmera digital Olympus EVOLT E-330 e computador com software de análise de imagens Image – Pro Plus versão 6.3.

Foram analisadas características anatômicas qualitativas que influenciam direta ou indiretamente na condutividade hidráulica, como: o tipo de placa de perfuração, os tipos de pontoações, tipos de parênquima axial, composição dos raios e os tipos de delimitação das camadas de crescimento de acordo com IAWA Committee (1989).

### 4.4. Análises anatômicas quantitativas

A análise quantitativa foi realizada nas lâminas utilizadas para as análises qualitativas e também em lenho dissociado. Para tanto, fragmentos dos corpos de prova foram amolecidos em solução de ácido acético glacial e peróxido de hidrogênio 1/1, em estufa a 60°C por 48 horas; posteriormente o material foi lavado em água corrente, corado com safranina 1% (BERLYN & MIKSCHE, 1976) e montado em glicerina 60%.

As análises anatômicas seguiram as recomendações do IAWA Committee (1989). Foram realizadas análises quantitativas dos elementos celulares relacionados aos vasos, parênquima axial e radial e fibras, sendo adotado n=25, com exceção das pontoações, para as quais foi adotado n=10.

### 4.5. Arquitetura hidráulica

Para o cálculo do potencial de condutividade hidráulica ( $Kp$ ), pressão de implosão ( $P_i$ ) e porcentagem de perda de condutividade hidráulica (PPC) foram mensurados a totalidade de vasos e suas respectivas paredes duplas em uma área de 9,94 mm<sup>2</sup>, que corresponde a área da imagem capturada, sendo realizados cinco registros fotográficos por corpo de prova, totalizando 49,7 mm<sup>2</sup>. Segundo McCulloh *et al.* (2010), para os cálculos da arquitetura hidráulica foram mensurados no mínimo 100 vasos por amostra. Na área total de 49,7 mm<sup>2</sup> foi atingido esse número em *Alchornea glandulosa*, sendo que para as demais espécies tal número foi maior.

Com os valores mensurados, foi realizada a transformação do diâmetro dos vasos para o diâmetro hidráulico ( $Dh$ ), sendo este a média do diâmetro do lume de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille.

$$Dh = (\sum d^4/n)^{1/4} \text{ onde } d \text{ é o diâmetro de cada condutor (MCCULLOH } et al., 2010).$$

Utilizando os valores do diâmetro dos vasos ( $D$ ), o potencial de condutividade hidráulica ( $K_p$ ) das espécies foi obtido com o uso da fórmula abaixo, sendo este o volume de água que potencialmente passa através dos elementos condutores no xilema:

$K_p = (\pi\rho/128\eta)\sum(D_i^4)$  onde  $i = 1$  ou  $n$  vasos por área,  $\rho$  = densidade da água (998,2 kg m<sup>-3</sup> a 20°C) e  $\eta$  é a viscosidade da água (1,002 x 10<sup>-9</sup> MPa s<sup>-1</sup> a 20°C),  $K_p$ , kg MPa<sup>-1</sup> m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> (TYREE & EWERS, 1991).

A porcentagem de perda de condutividade hidráulica ocasionada pela cavitação, processo de formação de bolhas de ar dentro dos elementos condutores, é estimada a partir da fórmula abaixo, sendo que, quanto menor o diâmetro do vaso, menor é a probabilidade de ocorrência de cavitação induzida por seca (SPERRY *et al.*, 2008):

Porcentagem de perda de condutividade =  $100 (\sum (d \geq d_c)^4) / \sum d^4$ , onde  $d$  é o diâmetro de 1 ou  $n$  vasos,  $d_c$  é o diâmetro de cavitação = 44  $\mu$ m (DAVIS *et al.*, 1999).

Para o cálculo de resistência mecânica vinculada a condutividade hidráulica, sendo esta a resistência mecânica apenas do elemento condutor, foi utilizado o cálculo de resistência da parede do elemento condutor a implosão, com a utilização da fórmula abaixo, sendo esta a relação entre diâmetro, comprimento e parede dupla dos elementos de vasos:

$P_1 = (W/\beta)(t_w/b)^2$ , onde  $W$  é a força da parede (força da parede sólida saturada = 80 MPa),  $\beta$  é o coeficiente dependente da relação largura/altura da parede, estabelecido a partir dos valores médios obtidos para cada espécie,  $t_w$  é a espessura da parede dupla e  $b$  é a largura da parede dupla,  $P_1$  = pressão de implosão em MPa (SPERRY & HACKE, 2004).

#### 4.6. Densidade básica e aparente

As duas formas de determinação da densidade da madeira foram empregadas, pois a densidade básica foi usada no cálculo do sequestro de carbono, sendo essa metodologia escolhida por determinar a densidade sem a presença de água, a 0% de umidade. Já a densidade aparente, se aproxima mais das condições naturais da árvore em pé, pois é calculada considerando certo teor de umidade da madeira, sendo essa forma mais usada em estudos ecológicos.

Para a densidade básica empregou-se o método da balança hidrostática, segundo Foelkel *et al.* (1971). Os corpos de prova (2 cm<sup>3</sup>) foram saturados por meio de tratamento em sistema com dessecador e bomba de vácuo por 72 h para a obtenção de suas massas úmidas e imersas.

Posteriormente, as mesmas foram secas em estufa para a determinação da massa seca constante a  $105 \pm 3$  °C. A partir dos valores obtidos foi empregada a fórmula:

$$DB = \frac{M_s}{M_u - M_i}$$

$DB$  = densidade básica ( $\text{kg m}^{-3}$ );  $M_s$  = massa da madeira a 0% de umidade (kg);  $M_u$  = massa da madeira úmida (kg);  $M_i$  = massa da madeira imersa (kg).

Para a determinação da densidade aparente, outros corpos de prova ( $2 \text{ cm}^3$ ) tiveram suas massas estabelecidas com balança digital (resolução de 0,5 g). Em seguida, utilizando-se do princípio de Arquimedes e com auxílio de um aparato que forçou os corpos de prova a ficarem totalmente submersos, os mesmos foram colocados em um béquer com água para a determinação de seus volumes. Assumindo-se que a densidade da água é de  $1.000 \text{ kg m}^{-3}$ , a diferença de massa indicada na balança forneceu o volume deslocado, que corresponde ao volume dos corpos de prova (SILVEIRA *et al.* 1999). A partir dos valores obtidos foi empregada a equação:

$$\rho_{ap} = \frac{P_u}{V_u} \quad \text{Em que: } \rho_{ap} = \text{densidade aparente (kg m}^{-3}\text{); } P_u = \text{massa do corpo-de-prova a 15\% de umidade (kg) e } V_u = \text{volume do corpo-de-prova a 15\% de umidade (m}^3\text{).}$$

#### 4.7. Altura da árvore e diâmetro a altura do peito (DAP)

As medidas de altura da árvore e diâmetro a altura do peito foram realizadas para determinar o crescimento dos indivíduos e relacionar com os dados anatômicos. Tais valores silviculturais foram utilizados no cálculo do sequestro de carbono (item 5.9).

#### 4.8. Acompanhamento da cicatrização

O acompanhamento da cicatrização foi feito para registrar o processo de recuperação das árvores na área lesionada. Após a coleta das amostras, para auxiliar na cicatrização, foi utilizado pasta bordalesa em todas as árvores a fim de evitar a penetração de patógenos no lenho. Foram efetuados registros fotográficos ao final do período de 24 meses.

#### 4.9. Sequestro de carbono

Após a coleta das amostras foram realizados os seguintes procedimentos por árvore e espécie, conforme BROWN (1997):

- Cálculo do volume do tronco ou Volume do Fuste ( $\text{m}^3$ ) com base na equação:

$$\pi/4 \times \text{DAP}^2 \times h \times 0,5$$

- Cálculo do volume dos ramos e raízes estimado em 25% (1,25) sobre o volume do tronco.
- Cálculo do Volume Total com base na equação  $1,25 \times \text{Volume do Fuste (m}^3\text{)}$ .
- Cálculo do Peso (kg),  $DB \times \text{Volume total} \times 1000$ , sendo  $DB$  a Densidade básica da madeira descrita a seguir.
- Densidade básica da madeira: relação entre a massa absolutamente seca e o volume saturado de umidade de uma peça de madeira.
- Cálculo do Carbono fixado: sobre o peso da árvore aplica-se o fator 0,5, considerando que a madeira é constituída de 50% de carbono e 50% de outros constituintes.
- Cálculo do  $\text{CO}_2$  absorvido: a absorção foi calculada multiplicando-se o teor de carbono fixado por 3,67, obtido da relação  $\text{CO}_2/\text{C}$  ou 44/12. Razão entre a massa molecular do  $\text{CO}_2$  e a massa atômica do carbono.

#### 4.10. Análise estatística

Para todas as variáveis foi realizada análise estatística descritiva e a comparação entre as médias e desvios-padrão para testar as diferenças entre os grupos. Com estes resultados, foi empregado o teste T para determinar o número de mensurações para atingir o poder de 0,9. Foi realizado teste de normalidade para observar a distribuição dos dados e teste de equidade de variância para verificar se os desvios-padrão das duas populações são iguais.

Para comparar as características anatômicas, foi empregada análise de variância paramétrica e os resultados apresentados como média e desvio-padrão, sendo que quando os dados não apresentaram distribuição normal, estes foram transformados. Ao se observar diferença significativa, o teste de Tukey foi utilizado para identificar os pares determinantes das diferenças.

Para separação das espécies em grupos funcionais foram utilizadas análises estatísticas multivariadas como: análise dos componentes principais (PCA) e análises de agrupamento. Para a PCA utilizou-se a análise de correlação com gráfico Biplot, e para análise de agrupamento utilizou-se o coeficiente de distância euclidiana média com agrupamento por método de agrupamento não ponderado com média aritmética (UPGMA).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Análises anatômicas qualitativas

Além de se avaliar a presença de camadas de crescimento, foram descritas as características que estão envolvidas com a arquitetura hidráulica, a saber: tipos de pontoações, presença e tipo de parênquima ao redor dos vasos e composição celular do raio (Tabela 2, Figuras 3-8).

Tabela 2: Descrição qualitativa das espécies estudadas.

Espécies	Características qualitativas
<i>Alchornea glandulosa</i>	Parênquima axial apotraqueal difuso em agregados; raios unisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento pouco distintas.
<i>Caesalpinia echinata</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme confluyente trechos curtos; raios multisseriados, estratificados; pontoação intervascular poligonal, alterna, guarnecida; camadas de crescimento distintas e delimitadas por uma linha de parênquima axial.
<i>Cariniana estrellensis</i>	Parênquima axial reticulado, raios multisseriados; pontoação intervascular circular e ou poligonal, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Cariniana legalis</i>	Parênquima axial reticulado, raios multisseriados; pontoação intervascular poligonal, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Ceiba speciosa</i>	Parênquima axial apotraqueal difuso em agregados; raios multisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Gallesia integrifolia</i>	Parênquima axial apotraqueal difuso; floema incluso alternado por tecido conjuntivo parenquimático; raios multisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento indistintas.
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Parênquima axial apotraqueal difuso e ou difuso em agregados; raios multisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento pouco distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme confluyente em trechos longos; raios bisseriados, estratificados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por linha de parênquima e por zona fibrosa.

---

<i>Handroanthus heptaphyllus</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme confluyente; raios multisseriados, estratificados; pontoação intervascular circular, alterna e ou oposta; camadas de crescimento distintas e delimitadas por fina camada de parênquima e zona fibrosa.
<i>Inga sessilis</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme confluyente; raios bisseriados; pontoação intervascular circular, alterna, guarnecida; camadas de crescimento distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Maclura tinctoria</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme com extensão linear confluyente; raios multisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por zona fibrosa.
<i>Peltophorum dubium</i>	Parênquima axial paratraqueal aliforme losangular; raios bisseriados; pontoação intervascular circular, alterna; camadas de crescimento distintas e delimitadas por linha de parênquima.

---

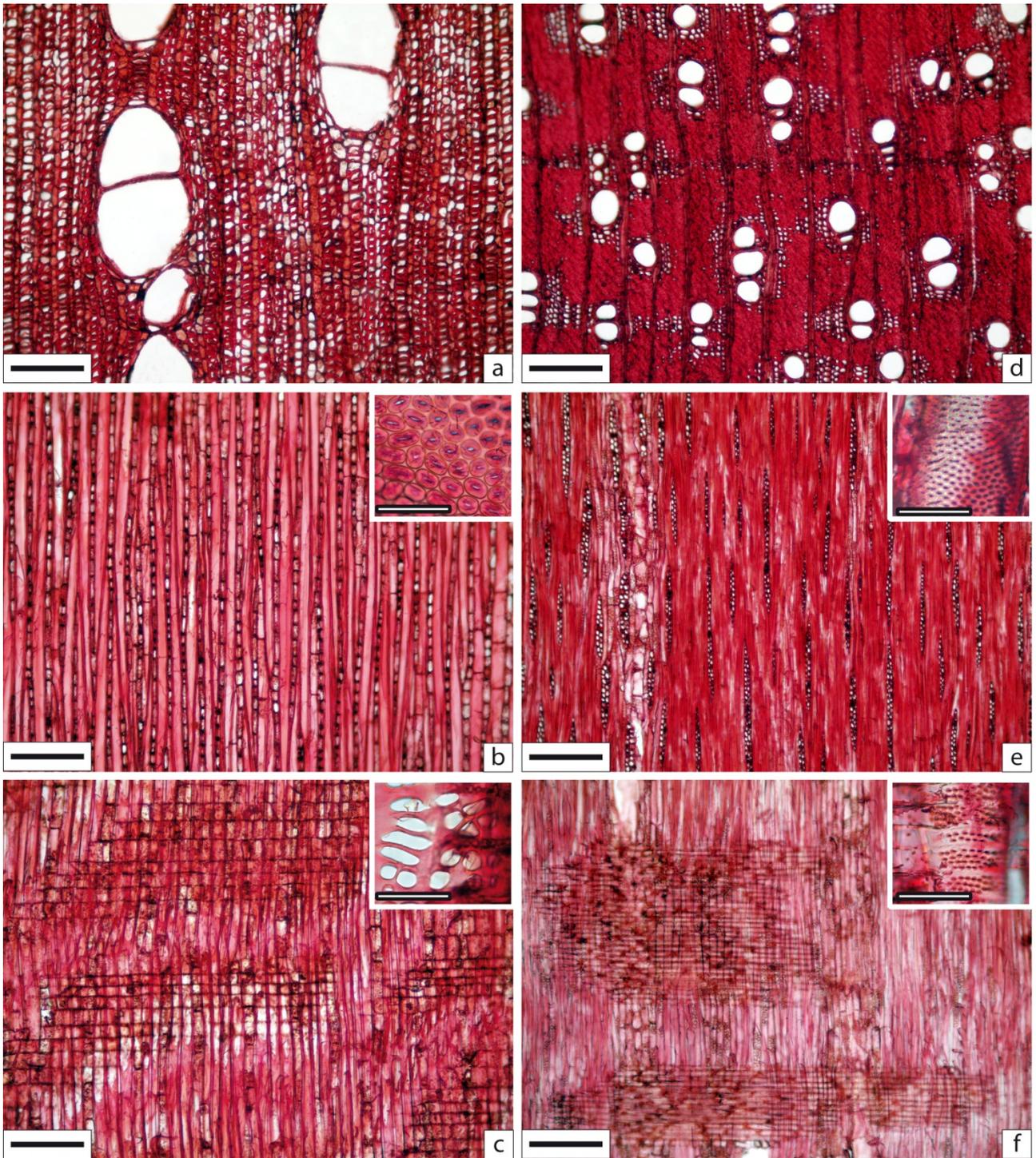


Figura 3. Secções do lenho de *Alchornea glandulosa* (a,b,c), *Caesalpinia echinata* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200 µm, barra detalhe = 50 µm.

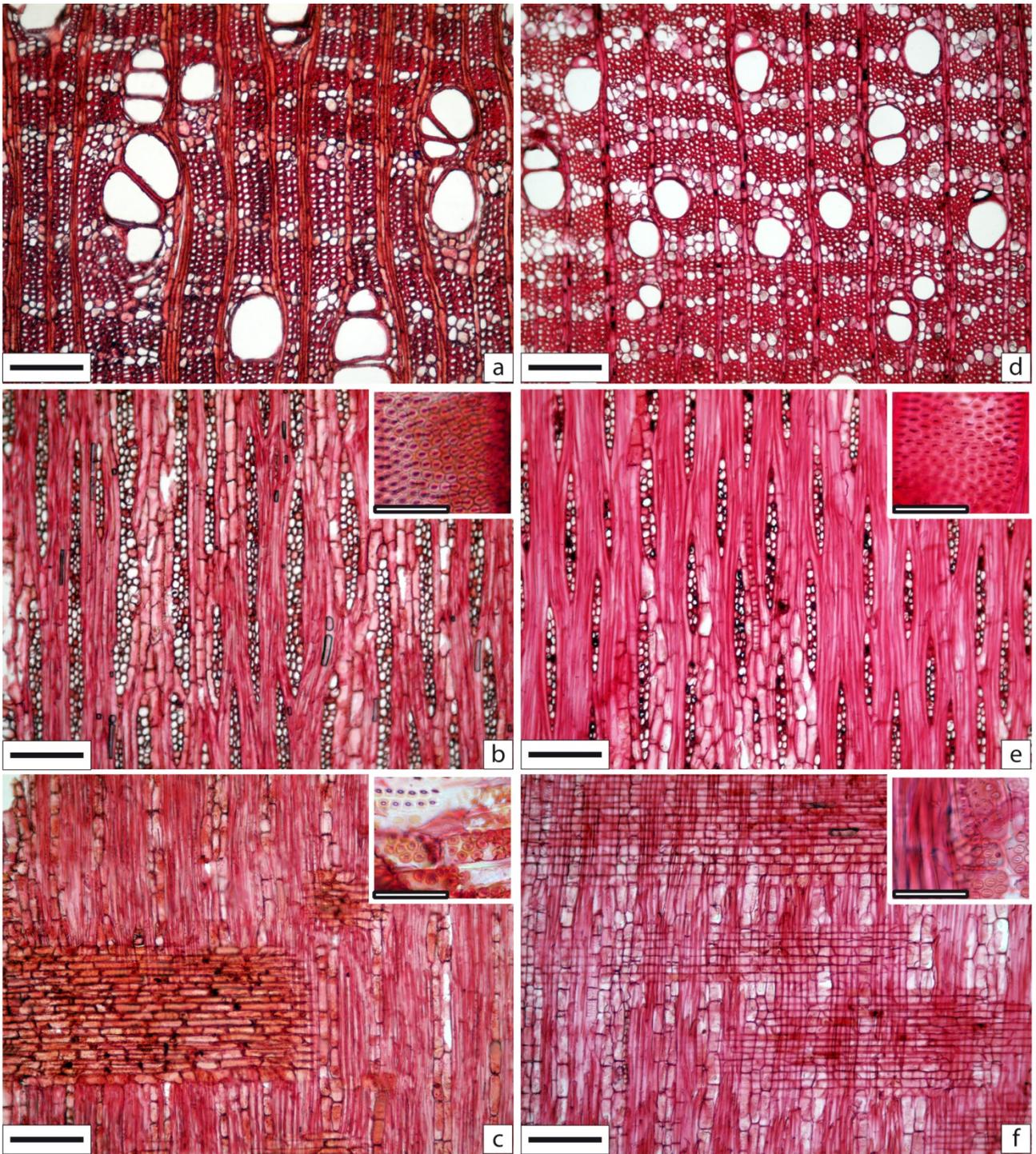


Figura 4. Secções do lenho de *Cariniana estrellensis* (a,b,c), *Cariniana legalis* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200  $\mu\text{m}$ , barra detalhe = 50  $\mu\text{m}$ .

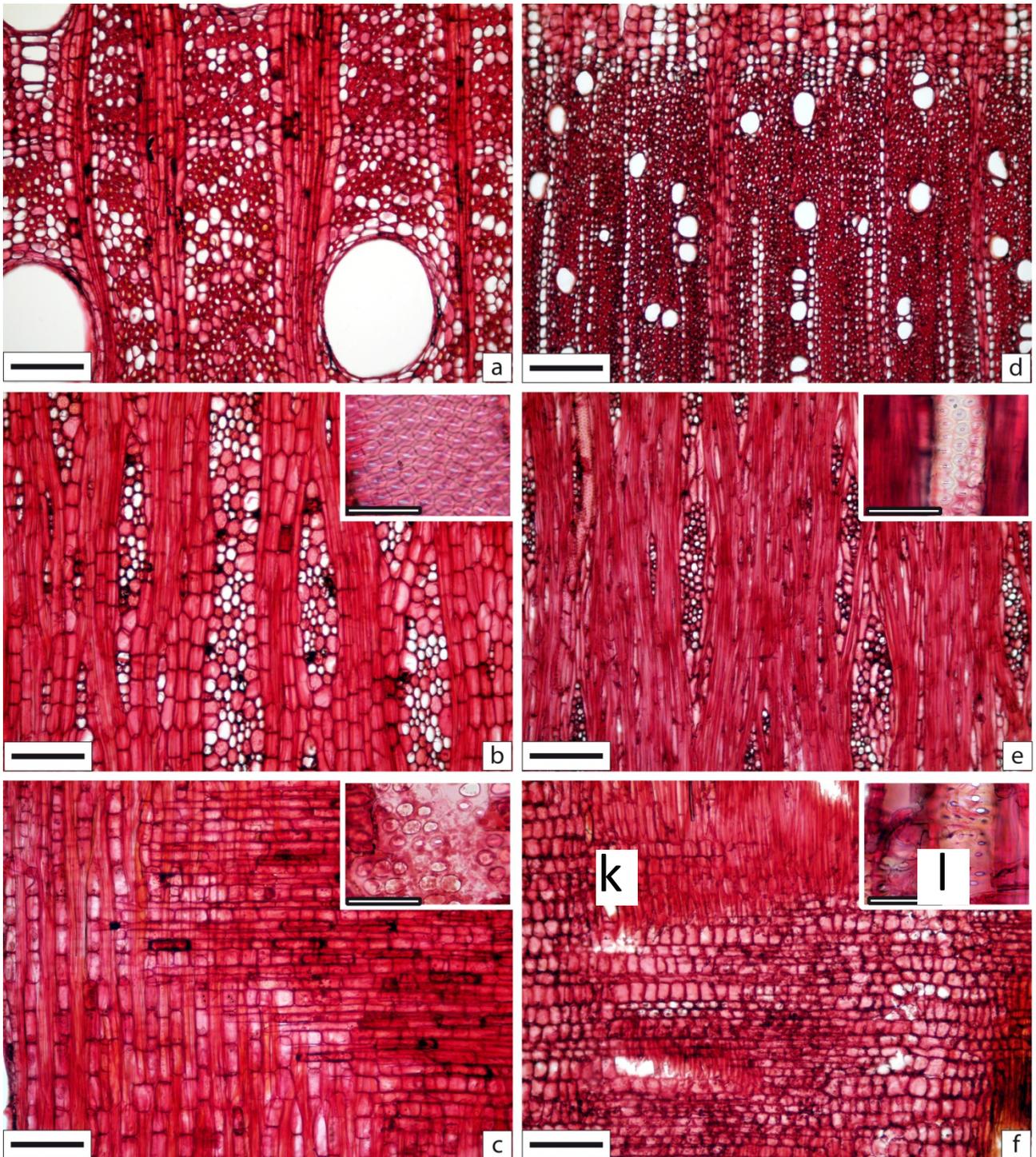


Figura 5. Secções do lenho de *Ceiba speciosa* (a,b,c), *Galesia integrifolia* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200  $\mu\text{m}$ , barra detalhe = 50  $\mu\text{m}$ .

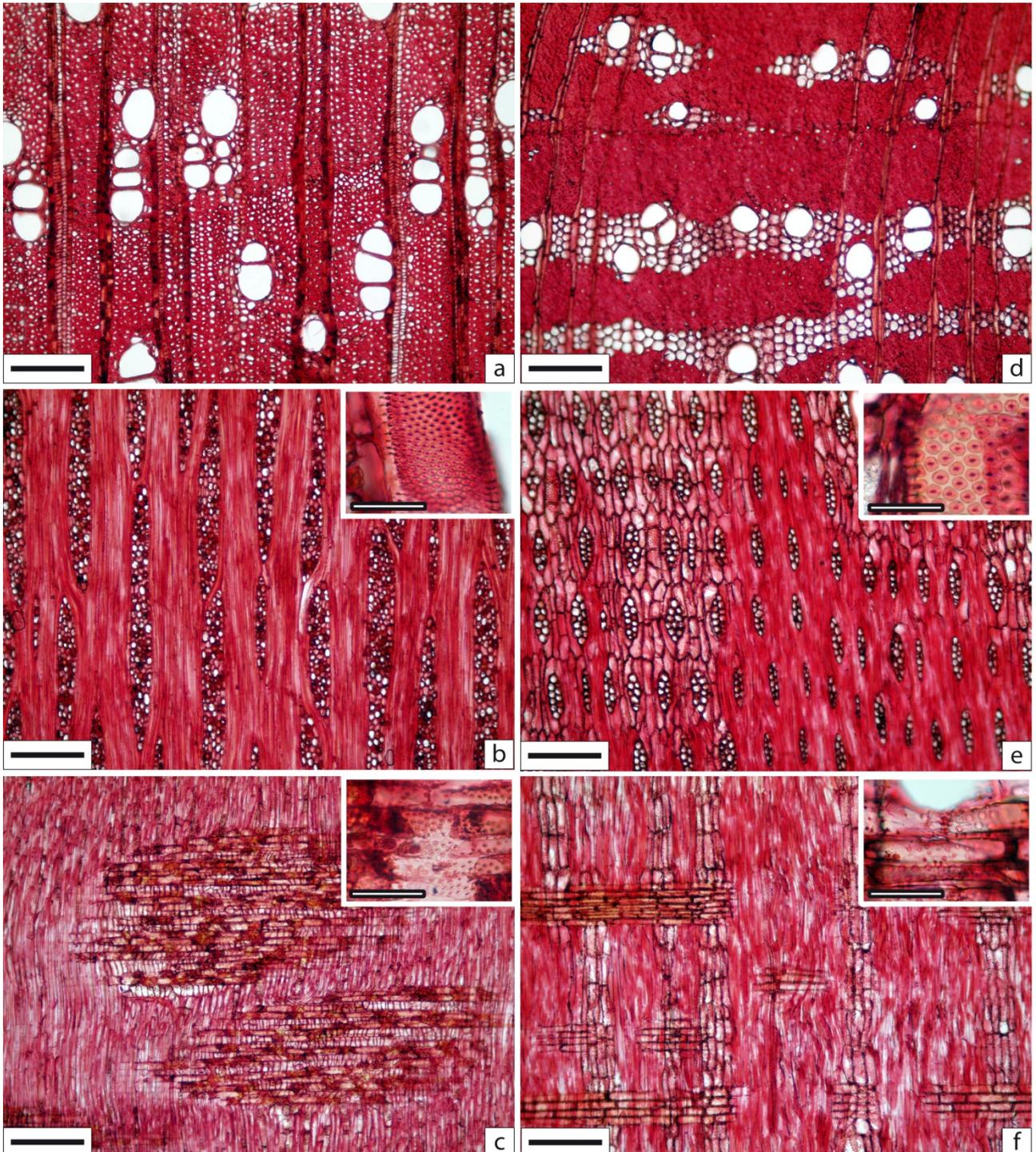


Figura 6. Secções do lenho de *Guazuma ulmifolia* (a,b,c), *Handroanthus chrysotrichus* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200 µm, barra detalhe = 50 µm.

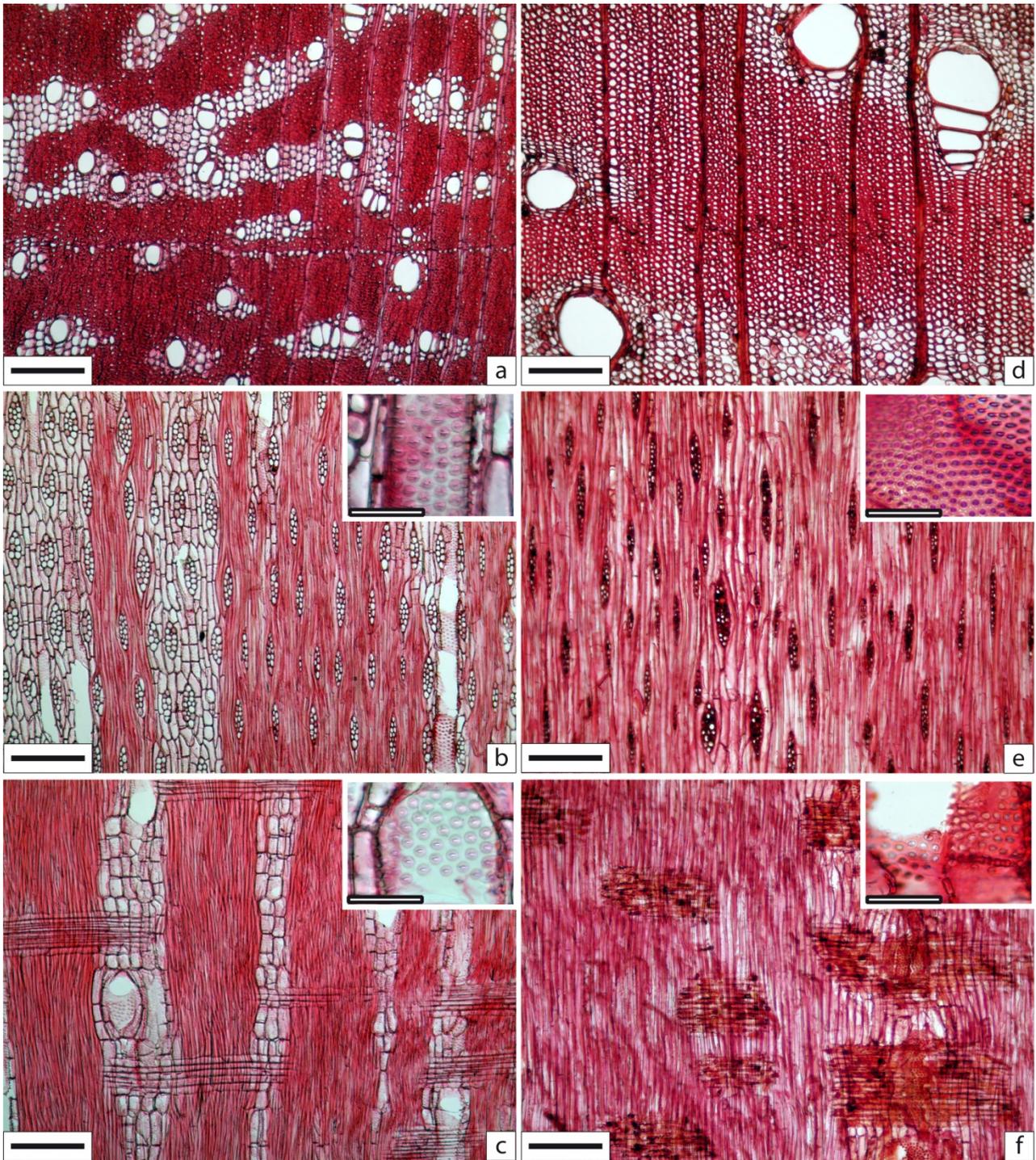


Figura 7. Secções do lenho de *Handroanthus heptaphyllus* (a,b,c), *Inga sessilis* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200 µm, barra detalhe = 50 µm.

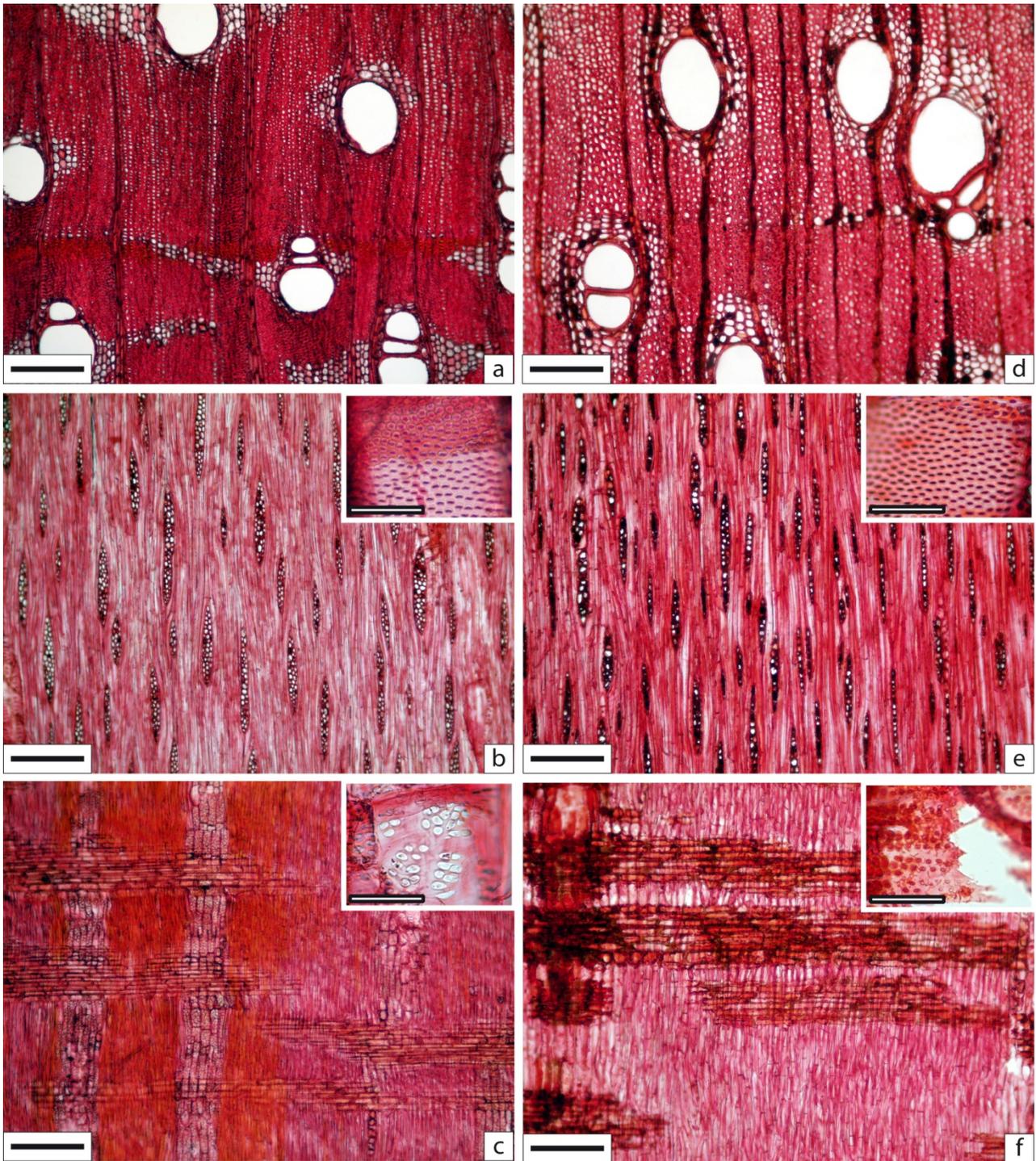


Figura 8. Secções do lenho de *Maclura tinctoria* (a,b,c), *Peltophorum dubium* (d,e,f), secções transversais (a,d) secções tangenciais com detalhe das pontoações intervasculares (b,e), secções radiais com detalhe das pontoações raiovasculares (c,f) Barra = 200  $\mu\text{m}$ , barra detalhe = 50  $\mu\text{m}$ .

## 5.2. Análises anatômicas quantitativas

Foram observadas diferenças significativas entre as espécies com  $p < 0,001$  determinadas por meio de análise de variância. Porém os resultados apresentaram valores de grau de liberdade muito altos, o que era esperado, uma vez que espécies possuem diferenças anatômicas muito acentuadas. Diante disso, a análise anatômica quantitativa (valores médios e desvio padrão apresentados na tabela 4 foram utilizados de forma exploratória, não sendo utilizados posteriormente para a separação dos grupos funcionais, Tabela 3).

Tabela 3. Dados de teste de variância. CV= comprimento do elemento de vaso, CF =comprimento da fibra, EPF = espessura da parede da fibra, DV = diâmetro do vaso, FV = frequência de vaso, AR= altura do raio, LR = largura do raio, FR = frequência de raio, PI = pontuação intervascular, PR = pontuação raiovascular, DF = Grau de liberdade, F= Variação de distribuição e  $p$  = Nível de significância.

	DF	F	p
CV	1.488	326.779	<0,001
CF	1.488	346.223	<0,001
EPF	1.488	21.448	<0,001
DV	1.488	396.117	<0,001
FV	1.488	345.699	<0,001
AR	1.488	244.163	<0,001
LR	1.488	173.464	<0,001
FR	1.488	640.706	<0,001
PI	588	201.263	<0,001
PR	588	235.052	<0,001

Tabela 4. Valores médios e desvio padrão em parênteses das características quantitativas das madeiras estudadas. CV= comprimento do elemento de vaso ( $\mu\text{m}$ ), CF =,comprimento da fibra ( $\mu\text{m}$ ), EPF = espessura da parede da fibra ( $\mu\text{m}$ ), DV = diâmetro do vaso ( $\mu\text{m}$ ), FV = frequência de vaso ( $\text{n}^\circ \text{mm}^{-1}$ ), AR= altura do raio ( $\mu\text{m}$ ), LR = largura do raio ( $\mu\text{m}$ ), FR = frequência de raio ( $\text{n}^\circ \text{mm}^{-1}$ ), PI = diâmetro da pontoação intervascular ( $\mu\text{m}$ ), PR = diâmetro da pontoação raiovascular ( $\mu\text{m}$ ).

<b>Espécies</b>	<b>CV</b>	<b>CF</b>	<b>EPF</b>	<b>DV</b>	<b>FV</b>	<b>AR</b>	<b>LR</b>	<b>FR</b>	<b>PI</b>	<b>PR</b>
<i>A.glandulosa</i>	722,4(154,0)	1351,0 (183,6)	5,6 (1,0)	214,2 (17,9)	4,6 (0,7)	1059,4 (105,9)	24,2 (1,5)	16,4 (0,9)	13,2 (2,2)	12,9 (1,1)
<i>C. echinata</i>	296,7 (46,5)	1068,5 (131,5)	6,2 (0,6)	90,0 (3,3)	19,2 (4,3)	242,5 (25,9)	26,0 (1,8)	9,5 (0,5)	4,5 (0,4)	3,5 (0,4)
<i>C. estrellensis</i>	454,1 (89,5)	1627,0 (209,6)	5,4 (0,6)	141,3 (9,0)	10,2 (3,2)	481,5 (32,0)	54,0 (4,9)	8,1 (0,6)	8,1 (0,5)	7,5 (0,5)
<i>C. legalis</i>	418,8(119,8)	1627,2 (207,3)	4,7 (0,2)	90,2 (8,8)	10,7 (1,4)	351,3 (51,4)	38,0 (7,4)	8,1 (0,6)	8,0 (0,4)	6,4 (0,6)
<i>C. speciosa</i>	390,6 (66,3)	2048,9 (276,0)	6,1 (0,9)	218,2 (18,3)	3,4 (0,8)	922,6 (72,1)	109,1 (34,5)	3,6 (0,4)	14,7 (2,0)	15,2 (0,8)
<i>G. integrifolia</i>	227,9 (52,1)	986,1 (155,7)	4,5 (0,8)	78,6 (22,0)	16,8 (2,1)	699,5 (91,4)	89,2 (91,4)	3,6 (0,3)	10,2 (1,3)	8,0 (1,2)
<i>G. ulmifolia</i>	357,2 (50,0)	1440,3 (229,1)	5,6 (0,3)	115,4 (12,9)	12,9 (5,0)	566,9 (59,4)	74,9 (4,6)	6,4 (0,3)	5,1 (0,6)	4,3 (0,3)
<i>H. chrysotrichus</i>	243,5 (41,0)	1217,5 (143,7)	7,1 (1,4)	83,7 (2,8)	20,7 (3,1)	147,4 (11,0)	42,8 (1,5)	9,3 (0,4)	9,6 (2,5)	5,3 (0,5)
<i>H. heptaphyllus</i>	219,5 (25,5)	969,4 (161,5)	5,4 (0,5)	66,1 (5,6)	33,7 (5,4)	151,8 (20,0)	35,9 (5,2)	7,6 (0,6)	9,3 (1,4)	5,9 (0,9)
<i>I. sessilis</i>	409,2 (99,8)	1268,8 (184,4)	4,7 (0,5)	184,2 (23,9)	6,3 (2,1)	253,1 (25,5)	32,6 (4,8)	6,8 (0,5)	7,1 (0,6)	6,1 (0,9)
<i>M. tinctoria</i>	278,6 (61,2)	1057,9 (146,8)	4,3 (0,4)	148,4 (16,0)	6,9 (1,5)	272,5 (45,1)	35,5 (4,3)	6,4 (0,5)	7,0 (0,4)	8,0 (0,2)
<i>P. dubium</i>	410,0(116,7)	1297,8 (213,2)	5,3 (0,7)	153,0 (12,5)	4,6 (0,7)	229,5 (26,2)	33,8 (4,9)	9,4 (0,8)	6,5 (0,4)	6,2 (0,7)

### 5.3. Arquitetura Hidráulica e Densidade Aparente

Os dados de Arquitetura Hidráulica e Densidade Aparente foram utilizados para a separação em grupos funcionais utilizando a análise de componentes principais (PCA). Na Tabela 5 foram apresentadas suas respectivas médias e desvios padrão.

Tabela 5. Média e desvio padrão em parênteses dos dados de arquitetura hidráulica e densidade aparente utilizados na Análise de Componentes Principais para separação dos grupos.

<b>Espécies</b>	<b>Condutividade Hidráulica (kg MPa<sup>-1</sup> m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>)</b>	<b>Densidade Aparente (g cm<sup>-3</sup>)</b>	<b>Potencial de Implosão (MPa)</b>	<b>Porcentagem de Perda de Condutividade (%)</b>
<i>A.glandulosa</i>	7,79E-03 (0,003)	0,36 (0,03)	1,38 (0,62)	71,41 (38,28)
<i>C. echinata</i>	8,97E-04 (0,0002)	0,66 (0,03)	0,37 (0,11)	99,05 (1,60)
<i>C. estrellensis</i>	2,82E-03 (0,001)	0,46 (0,06)	0,40 (0,22)	100 (0)
<i>C. legalis</i>	7,67E-04 (0,0003)	0,47 (0,22)	0,36 (0,08)	98,51 (1,68)
<i>C. speciosa</i>	6,71E-03 (0,002)	0,31 (0,05)	0,83 (0,14)	98,91 (0,61)
<i>G. integrifolia</i>	6,79E-04 (0,0004)	0,34 (0,03)	0,26 (0,06)	98,86 (1,80)
<i>G. ulmifolia</i>	2,18E-03 (0,001)	0,51 (0,03)	1,16 (0,41)	94,86 (4,51)
<i>H. chrysotrichus</i>	8,22E-04 (9,8)	0,57 (0,02)	0,69 (0,13)	97,40 (1,47)
<i>H. heptaphyllus</i>	6,80E-04 (0,0002)	0,59 (0,03)	0,72 (0,14)	99,23 (1,22)
<i>I. sessilis</i>	4,85E-03 (0,001)	0,51 (0,06)	1,25 (0,19)	80,27 (20,44)
<i>M. tinctoria</i>	2,87E-03 (0,0009)	0,57 (0,02)	0,89 (0,21)	97,35 (1,39)
<i>P. dubium</i>	2,52E-03 (0,0009)	0,55 (0,13)	1,88 (0,43)	89,73 (5,40)

#### 5.4. Altura e diâmetro das arvores

As Figuras 9 e 10 mostram a altura e o diâmetro à altura do peito (DAP) de cada indivíduo das espécies estudadas. *Inga sesselis* (Figura 10D) apresentou maior altura média (18,8 m) e maior diâmetro médio (41,1 cm), enquanto *Handroanthus chrysotrichus* (Figura 10B) apresentou os menores valores médios para as duas características (9,5 m e 11,3 cm, respectivamente). *Gallesia integrifolia* foi a espécie que apresentou maior variação individual, com alturas entre 9 e 24 m e DAP entre 16,6 e 46,5 cm (Figura 9F).

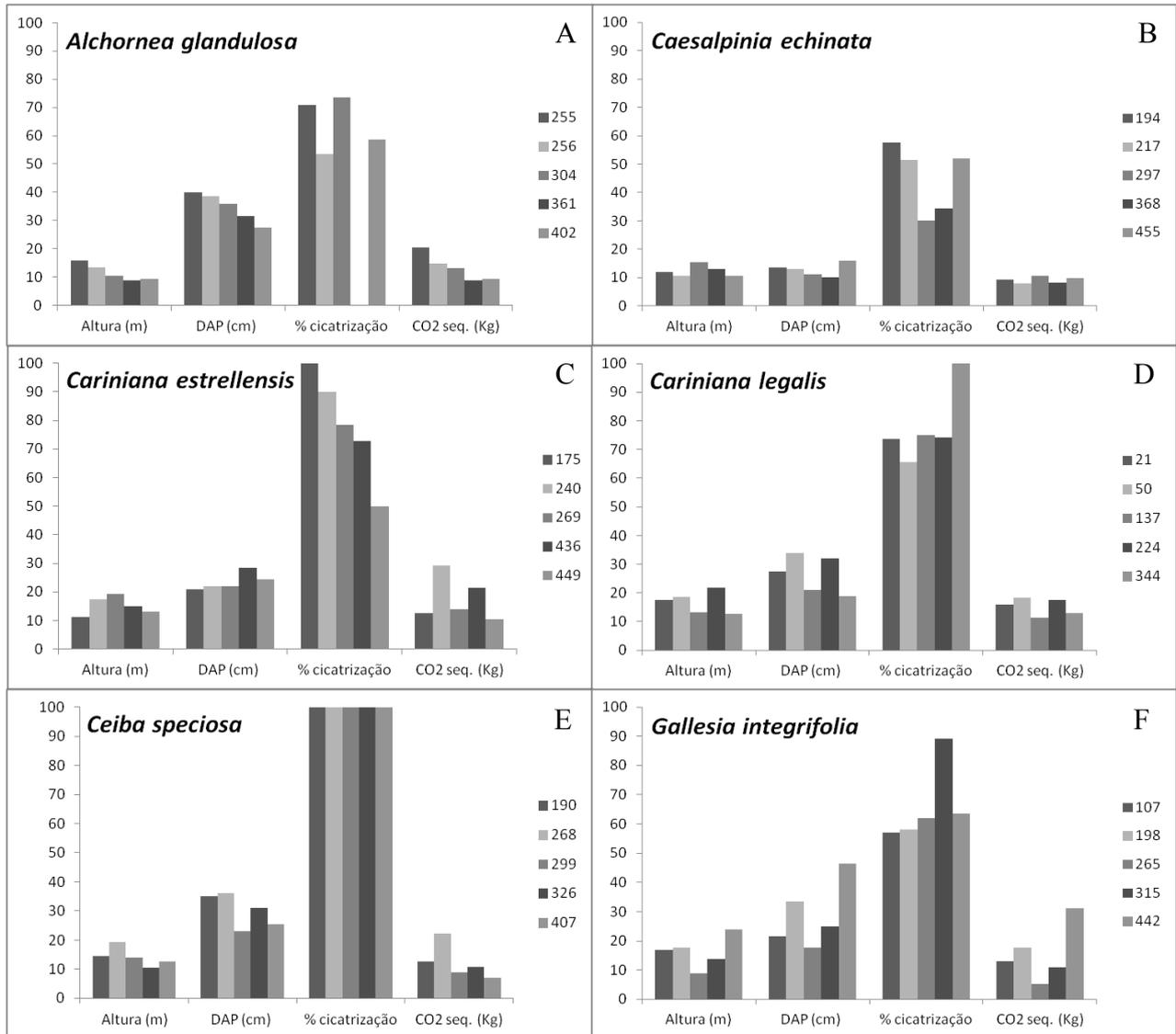


Figura 9. Altura (m), diâmetro - DAP (cm) porcentagem de cicatrização (medidas tomadas em 2012) e sequestro de carbono - CO<sub>2</sub> seq. (kg) de cada indivíduo, identificado pelo seu número no arboreto. *Alchornea glandulosa* (A), *Caesalpinia echinata* (B), *Cariniana estrellensis* (C), *Cariniana legalis* (D), *Ceiba speciosa* (E) e *Gallesia integrifolia* (F). Os números à direita identificam a árvore no arboreto.

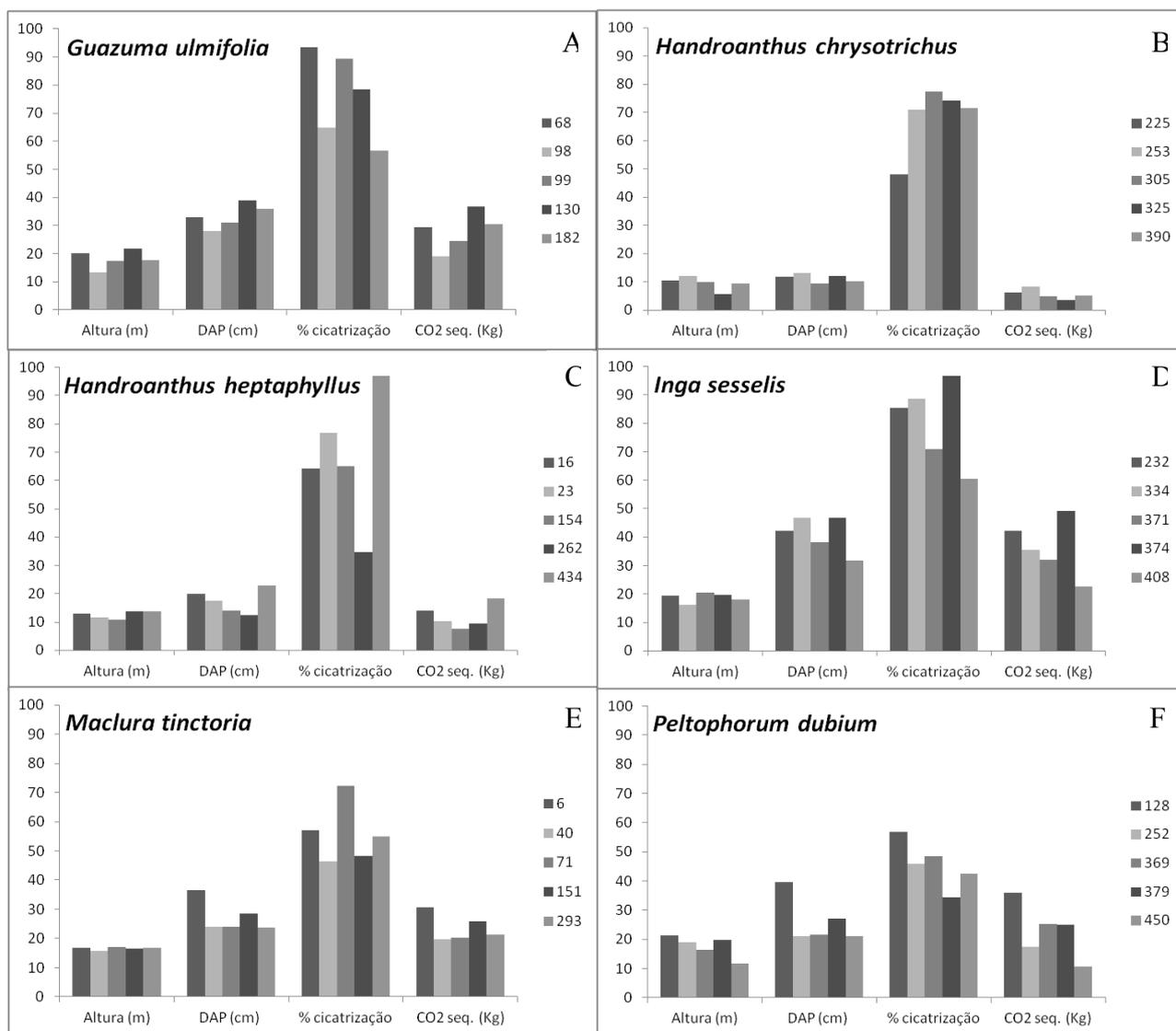


Figura 10. Altura (m), diâmetro -DAP (cm) porcentagem de cicatrização (medidas tomadas em 2012) e sequestro de carbono - CO<sub>2</sub> seq. (kg) de cada indivíduo, identificado pelo seu número no arboreto. *Guazuma ulmifolia* (A), *Handroanthus chrysotrichus* (B), *Handroanthus heptaphyllus* (C), *Inga sessilis* (D), *Maclura tinctoria* (E) e *Peltophorum dubium* (F). Os números à direita identificam a árvore no arboreto.

### 5.5. Cicatrização

As maiores porcentagem de cicatrização foram encontradas em *Ceiba speciosa* (Figura 9E). As figuras 11 e 12 mostram a cicatrização nas espécies, sendo observadas variações intra-específicas. Em todas as espécies analisadas o processo de cicatrização mostrou-se presente, sendo que em alguns indivíduos a mesma já foi observada após 12 meses da coleta, principalmente em *Inga sessilis* e *Ceiba speciosa*; nas demais espécies a cicatrização vem ocorrendo de forma mais lenta em *Peltophorum dubium* e *Caesalpinia echinata*. Após 24 meses de coleta foram realizados os registros fotográficos de todos os indivíduos aqui estudados objetivando analisar a capacidade de regeneração das espécies, o que pode ser um fator importante para os estudos de grupos funcionais.



Figura 11. Imagens da cicatrização dos indivíduos após 24 meses da coleta. Os números identificam a árvore no arboreto.



Figura 12. Imagens da cicatrização dos indivíduos após 24 meses da coleta. Os números identificam a árvore no arboreto.

### 5.6. Sequestro de carbono

Para os valores de sequestro de carbono foram encontradas diferenças entre *Inga sessilis*, *Guazuma ulmifolia*, *Peltophorum dubium* e *Maclura tinctoria* diferindo de *Handroanthus chrysotrichus*, e *Caesalpinia echinata* e *H. chrysotrichus* que diferem de *Inga sessilis*, o restante não diferiu estatisticamente.

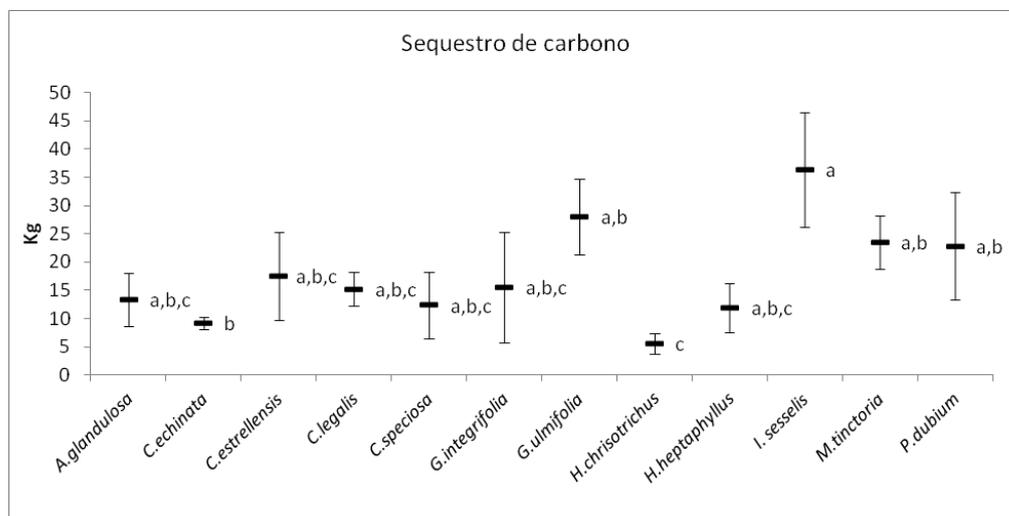


Figura 13. Variação do sequestro de carbono conforme o teste de Tukey. Letras diferentes indicam diferenças significativas conforme o teste de Tukey ( $p < 0,05$ ).

### 5.7. Separação em grupos funcionais a partir de análises multivariadas com componentes da arquitetura hidráulica e densidade

As análises multivariadas inicialmente foram realizadas com todos os dados coletados (resultados não mostrados); posteriormente foram selecionadas as características que possuíam os maiores auto-vetores, com o intuito estabelecer as maiores porcentagens de variância. Na Tabela 6 são apresentados os auto-vetores.

Tabela 6. Valores dos auto-vetores das características com os eixos.  $Kp$  = potencial de condutividade hidráulica, PPC = porcentagem de perda de condutividade,  $Pi$  = pressão de implosão,  $\rho_{ap}$  = densidade aparente.

Linhas	Eixo 1	Eixo 2
$Kp$	-0,5797	0,1263
PPC	-0,4446	-0,6296
$Pi$	0,5802	0,1141
$\rho_{ap}$	0,3601	-0,7580

O diagrama de ordenação resultante da análise dos componentes principais (PCA) resumiu 90,65% da variabilidade total nos eixos 1 e 2 (figura 14). No lado positivo do eixo 1 o valor de  $Pi$  (pressão de implosão) apresentou correlação positiva ( $r = 0,58$ ) agrupando *H. heptaphyllus* e *C. echinata*. Já no lado negativo deste mesmo eixo o  $Kp$  (potencial de condutividade hidráulica) mostrou correlação negativa ( $r = -0,57$ ) agrupando *C. speciosa* e *A. glandulosa*.

No lado negativo do eixo 2 a PPC (porcentagem de perda de condutividade) e a  $\rho_{ap}$  (densidade aparente) apresentaram correlações negativas ( $r = -0,62$  e  $-0,75$ ) respectivamente, agrupando o maior número de espécies: *Maclura tinctoria*, *Guazuma ulmifolia*, *Handroanthus chrysotrichus*, *Peltophorum dubium*, *Inga sessilis*, *Cariniana estrellensis* e *Cariniana legalis*.

Nenhuma das características permitiu o agrupamento de *Gallesia integrifolia* às demais espécies como pode ser observado na ordenação e na análise de agrupamento (figuras 14 e 15).

**: Componentes Principais(PCA) [Correlação/Centrada] : Escores para linhas**

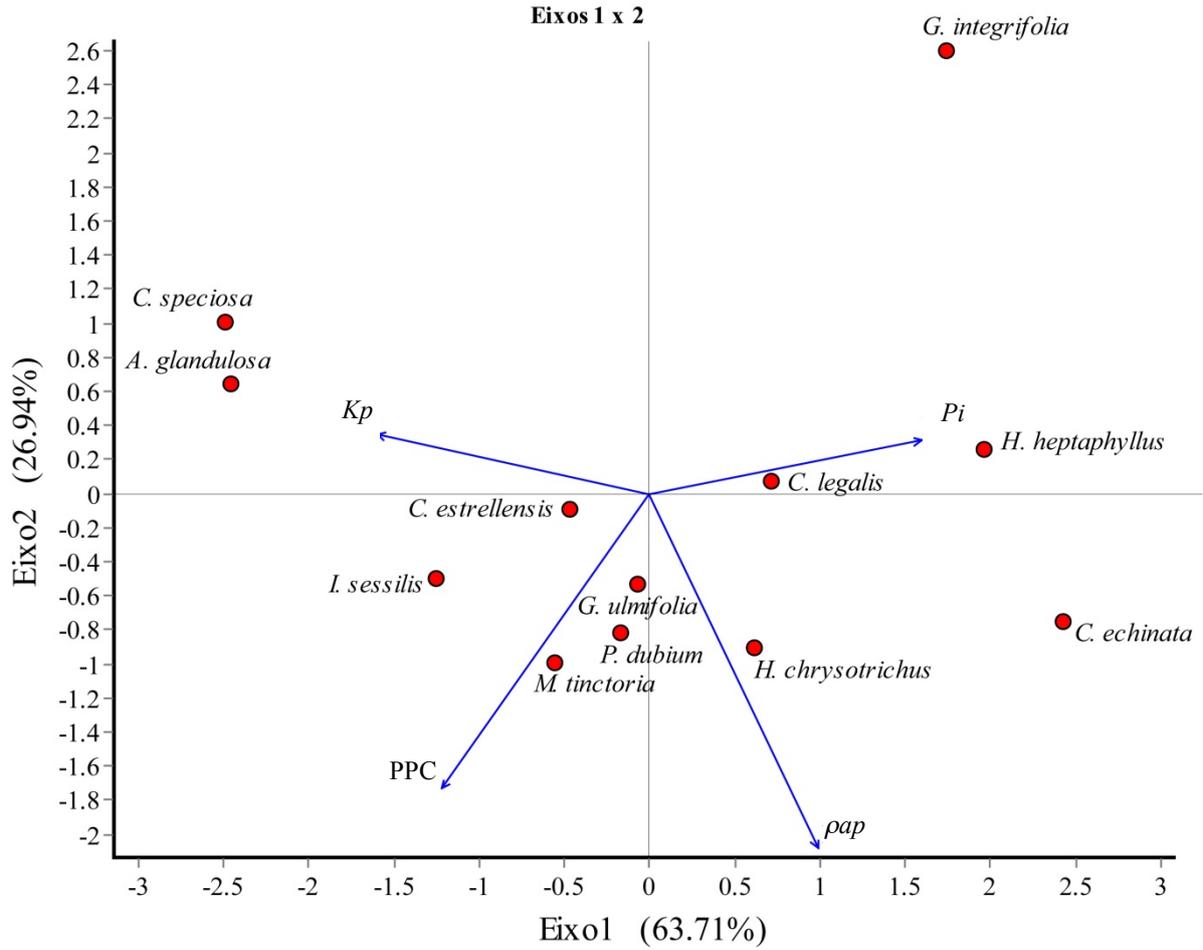


Figura 14. Análise dos Componentes Principais utilizando quatro vetores: Densidade aparente ( $\rho_{ap}$ ); Potencial de condutividade hidráulica ( $K_p$ ); Porcentagem de perda de condutividade hidráulica (PPC) e Pressão de implosão ( $P_i$ ).

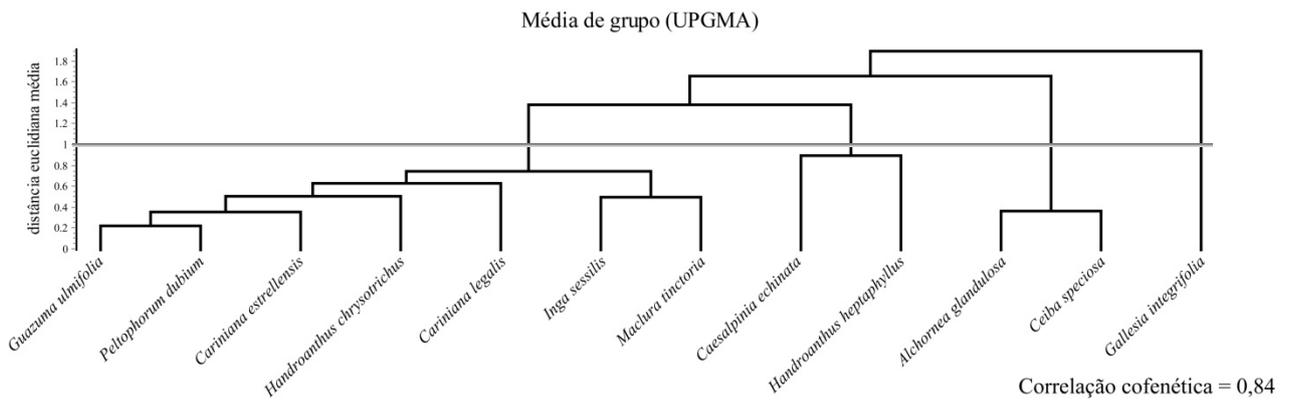


Figura 15. Análise de Agrupamento utilizando quatro vetores: Densidade aparente ( $\rho_{ap}$ ); Potencial de condutividade hidráulica ( $K_p$ ); Porcentagem de perda de condutividade hidráulica (PPC) e Pressão de implosão ( $P_i$ ).

## 6. DISCUSSÃO

Quando analisamos os resultados aqui obtidos concluímos que as características anatômicas isoladamente não forneceram suporte para a separação das espécies estudadas em grupos funcionais, embora existam diferenças significativas entre elas. Porém, a análise dos componentes principais e a utilização de características da arquitetura hidráulica possibilitaram a separação das espécies em três grupos funcionais e *Gallesia integrifolia*, que serão discutidos a seguir.

Essa divisão está sustentada, pois com base nas análises realizadas pudemos identificar os padrões arquitetônicos hidráulicos que estão relacionados diretamente com a capacidade de crescimento em altura de cada grupo de espécies, determinante na competição por luz e na distribuição da árvore no ambiente.

Dentre as espécies estudadas, *Gallesia integrifolia*, que possui características muito particulares, como os câmbios sucessivos (RAJPUT *et al.*, 2012), foi a única que não se agrupou com as demais como pode ser observado na PCA (figura 14). Essa espécie apresenta segurança na condutividade hidráulica, uma vez que possui alta pressão de implosão (1,39 MPa) e média porcentagem de perda de condutividade hidráulica (71,4%). Possui alta taxa de crescimento, já que apresenta baixo custo de produção de tecidos, como pode ser inferido a partir da densidade aparente ( $0,35 \text{ g cm}^{-3}$ ; WILLIAMSON *et al.*, 2012).

Em *G. integrifolia* o baixo custo de produção de tecidos está relacionado com a grande produção de células parenquimáticas presentes no tecido conjuntivo, que se origina a partir dos câmbios sucessivos, que formam anéis concêntricos, onde se alternam xilema e floema (RAJPUT *et al.*, 2012). De acordo com Robert *et al.*, (2011), o floema incluso pode ser encontrado com maior frequência em espécies de ambientes secos ou salinos, ou seja, plantas que estão submetidas a maior estresse hídrico.

Com base nessa informação, podemos inferir que o floema, formado a partir dos câmbios sucessivos, e as células parenquimáticas encontradas no tecido conjuntivo de *G. integrifolia*, cuja ocorrência é em florestas úmidas, podem contribuir para a eficiência e a segurança da condutividade hidráulica, uma vez que podem atuar na recuperação de vasos embolizados (SALLEO *et al.*, 2004, 2006, 2009; ZWIENIECKI & HOLBROOK, 2009) e na regulação iônica, facilitando a passagem dos fluidos através das pontuações (DE BOER & WEGNER, 1997; MAUSETH & PLEMONS-RODRIGUEZ, 1997; ZWIENIECKI *et al.*, 2004; SCHOLZ *et al.*, 2007; VAN LEPEREN, 2007; TRIFILO *et al.*, 2008; ROBERT *et al.*, 2011; VAN DOORN, 2011; NARDINI *et al.*, 2011).

A segurança e a eficiência no transporte de água contribui para o crescimento em altura, permitindo que *G. integrifolia* se estabeleça no dossel ou se torne emergente, como observado por GELDER *et al.*, 2006; ROZENDAAL *et al.*, 2006; MARKESTEIJN *et al.*, 2007; POORTER, 2008,

que encontraram indivíduos dessa espécie estabelecidos nos estratos superiores de diferentes ambientes florestais.

No arboreto estudado, observamos indivíduos de *G. integrifolia* no dossel e acima do mesmo; o que foi observado por Jarenkow & Waechter (2001) e Bianchini *et al.* (2003) em *Phytolacca dioica*, que possui características estruturais da madeira semelhantes a *G. integrifolia*.

Além dos possíveis mecanismos fisiológicos para garantir eficiência e segurança no transporte de água, *G. integrifolia* possui ainda características mecânicas relacionadas à hidráulica que também aumentam a segurança como: baixo diâmetro hidráulico, baixa perda de condutividade hidráulica e alta pressão de implosão. Em conjunto, tais características reduzem a chance de cavitação induzida pela seca e conferem grande resistência mecânica a pressões hidrostáticas muito negativas (SPERRY & HACKE, 2004; SPERRY *et al.*, 2008), garantindo o crescimento em altura. Contudo, para a manutenção da altura adquirida é necessário o aumento da resistência mecânica. Devido ao baixo custo de construção, a resistência mecânica é conferida pelo aumento do diâmetro do tronco, de acordo com o *trade-off* força versus custo de construção (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010).

Com relação à alta taxa de crescimento, podemos inferir que mesmo *G. integrifolia* possuindo baixo potencial de condutividade hidráulica, o que implicaria, teoricamente, em menor eficiência fotossintética (SANTIAGO *et al.*, 2004), a espécie consegue manter sua taxa de crescimento. Isto é possível devido aos câmbios sucessivos, que produzem floema incluso e grande quantidade de tecido conjuntivo parenquimático, associado à produção de raios largos e fibras de paredes pouco espessas, reduzindo a alocação de carbono (HACKE *et al.*, 2006; ZANNE *et al.*, 2010; SANTINI *et al.*, 2012).

Portanto, com essas características funcionais, *G. integrifolia* e outras espécies com características similares podem ser classificadas como árvores de dossel e/ou emergentes, de crescimento rápido, com densidade baixa e possivelmente grande longevidade.

Considerando os três agrupamentos formados, o primeiro grupo, constituído por *Caesalpinia echinata* e *Handroanthus heptaphyllus*, tem como principal característica o crescimento lento, inferido a partir do baixo potencial de condutividade hidráulica, aliado a alta alocação de carbono nas paredes celulares, já que essas espécies apresentam alta densidade aparente (FAN *et al.*, 2012).

Por outro lado, a alta deposição de carbono nas paredes celulares fornece a essas espécies alta pressão de implosão, que aumenta a segurança no transporte de água, e alta resistência mecânica, que aumenta a força estrutural responsável pela sustentação da copa no dossel (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2012). Alta pressão de implosão e alta resistência mecânica são necessárias em indivíduos de grande porte com diâmetro do tronco reduzido (SPERRY *et al.*, 2008; LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010).

A alocação de carbono na planta está relacionada diretamente com sua estratégia de crescimento, principalmente em resposta à disponibilidade de luz e ao estresse hídrico (RÜGUER *et al.*, 2012). *C. echinata* responde negativamente a exposição direta a luz em seu estágio inicial devido à drástica redução do potencial hídrico foliar (MENGARDA *et al.*, 2009), sendo seu crescimento lento, decorrente do maior custo de construção do lenho (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010), faz com que seu desenvolvimento inicial ocorra em sub-bosque, sob o sombreamento das demais espécies que crescem mais rapidamente. Tal situação confere a esta espécie um micro-clima favorável ao seu desenvolvimento.

*H. heptaphyllus* é uma espécie decídua que perde suas folhas na época seca (CARVALHO, 2003), talvez como forma de assegurar a manutenção da coluna d'água. Para esse grupo de plantas de crescimento lento, o aumento da resistência mecânica reduz o efeito de vela, ocasionado pelos ventos sobre as copas e o tronco (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010). Dessa forma, a maior densidade permite a redução da área da superfície do tronco, reduzindo com isso o custo de manutenção do lenho e da produção de casca (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010) compensando a baixa condutividade hidráulica, que influenciará na menor produção fotossintética.

Assim, o primeiro grupo reúne duas espécies de dossel ou emergentes com crescimento lento, densidade alta e possivelmente grande longevidade.

O segundo grupo abrange o maior número de espécies: *Cariniana estrellensis*, *C. legalis*, *Guazuma ulmifolia*, *Handroanthus chrysotrichus*, *Maclura tinctoria*, *Inga sessilis* e *Peltophorum dubium*.

De acordo com a análise dos componentes principais, as características semelhantes entre essas espécies são, principalmente, a densidade aparente e a porcentagem de perda de condutividade, porém com a análise de agrupamento identificamos dois subgrupos: *M. tinctoria* e *I. sessilis* que foram sub-agrupadas por possuírem menor pressão de implosão (0,38 e 0,37 MPa, respectivamente), o que implica em menor resistência mecânica a baixos potenciais hídricos, deixando a planta mais suscetível ao estresse hídrico e limitando seu crescimento em altura. Contudo, com base nos valores do potencial de condutividade ( $2,87E-3$  e  $4,85E-3$  kg MPa<sup>-1</sup>m<sup>-1</sup>s<sup>-1</sup>) e densidade (0,57 e 0,51 g cm<sup>-3</sup>), podemos inferir que as duas espécies apresentam crescimento rápido, sendo que em *I. sessilis*, essa suposição é corroborada pelos dados de sequestro de carbono (36 kg C), mais alto em comparação com as demais espécies reunidas no grupo 2.

*M. tinctoria* e *I. sessilis* possuem parênquima paratraqueal que pode influenciar a regulação iônica no fluxo de água (DE BOER & WEGNER, 1997; NARDINI *et al.*, 2007; TRIFILO *et al.*, 2008; NARDINI *et al.*, 2011) e auxiliar na recuperação de vasos embolizados (ZWIENIECKI & HOLBROOK, 2009), o que garante eficiência e segurança na condutividade.

O outro sub-grupo que compõe o grupo 2 reúne: *Guazuma ulmifolia*, *Cariniana estrellensis*, *C. legalis*, *Handroanthus chrysotrichus* e *Peltophorum dubium*. Dentre essas cinco espécies, *H. chrysotrichus*, embora possua características do xilema semelhantes às demais, apresenta um comportamento diferente no arboreto, com indivíduos menores, possivelmente devido aos efeitos da competição.

Acreditamos também que, por se tratar de uma espécie que têm ocorrência no Cerrado *sensu stricto*, possui folhas diferenciadas do restante do grupo, com a presença de tricomas escamiformes (SILVA *et al.*, 2009), que podem influenciar na regulação da condutividade hidráulica devido a redução da taxa de transpiração (EHLERINGER *et al.*, 1976; EHLERINGER & MOONEY, 1978; PÉREZ-ESTRADA *et al.*, 2000). Quando a folha é sombreada, altera-se o microclima ao seu redor, reduzindo a temperatura foliar, que reduz a pressão do vapor d'água e, conseqüentemente, o potencial hídrico; além disso, os tricomas aumentam a camada limítrofe que dificulta as trocas gasosas, afetando a fotossíntese e, conseqüentemente, o crescimento da planta (NOBEL, 2009).

No arboreto, *G. ulmifolia*, *C. estrellensis*, *C. legalis* e *P. dubium* apresentaram padrão de desenvolvimento semelhante, como por exemplo, a dominância de dossel, porém foram observadas algumas diferenças que podem estar ligadas a dois conjuntos de características. O primeiro conjunto compreende a arquitetura hidráulica e o parênquima axial do tipo reticulado que, no caso de *C. estrellensis* e *C. legalis*, poderia auxiliar na distribuição iônica para regulação da condutividade (DE BOER & WEGNER, 1997; NARDINI *et al.*, 2007; TRIFILO *et al.*, 2008; NARDINI *et al.*, 2011) realizando também a recuperação do embolismo (HOLBROOK & ZWIENIECKI, 1999; ZWIENIECKI & HOLBROOK, 2009).

Além disso, o diâmetro hidráulico menor com maior pressão de implosão em *C. legalis* resultaria no aumento da segurança no transporte de água (SPERRY *et al.*, 2008). O segundo conjunto de fatores relaciona-se aos padrões alométricos e de alocação de carbono. *C. estrellensis* e *C. legalis* apresentam maior crescimento inicial em altura e posteriormente, ao se estabelecer no dossel, aumento do incremento radial (MENALLED *et al.*, 1998; KING, 2005). Este padrão permite que espécies com tais características funcionais relacionadas ao crescimento e segurança no transporte de água se estabeleçam como árvores emergentes em florestas tropicais (CHAMBERS *et al.*, 1998).

As outras duas espécies que compõe este sub-grupo: *P. dubium* e *G. ulmifolia*, podem ter segurança e eficiência no transporte relacionada ao parênquima axial. Na primeira, o parênquima paratraqueal pode auxiliar na eficiência e segurança da condutividade, atuando na recuperação de embolismo e regulação iônica; já *G. ulmifolia* possui parênquima axial apotraqueal difuso, porém apresenta raios multisseriados largos, altos e frequentes, na maioria das vezes associados aos vasos que possivelmente podem realizar a mesma função do parênquima axial (SALLEO *et al.*, 2004,

2009). Portanto, o rápido a médio crescimento com média densidade e grande longevidade são as características que delimitam este grupo.

O terceiro grupo foi formado por *Alchornea glandulosa* e *Ceiba speciosa*, espécies que possuem, comparativamente, altos potenciais de condutividade hidráulica ( $7,79E^{-3}$  e  $6,71E^{-3}$  kg MPa<sup>-1</sup> m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>, respectivamente), em função dos altos valores do diâmetro hidráulico (216,97 e 218,61 µm, respectivamente), baixos valores de pressão de implosão (0,40 e 0,26 MPa, respectivamente) e baixa densidade aparente (0,36 e 0,31 g cm<sup>-3</sup>, respectivamente). Devido à baixa densidade, essas espécies necessitam de grande incremento radial para fornecer a resistência mecânica necessária (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010). Assim, a associação de características hidráulicas que garantam bom suprimento hídrico permitem altas taxas de crescimento, porém com baixa segurança hidráulica, o que pode trazer desvantagens quando tais espécies são submetidas à competição por luz, que exige crescimento em altura (SPERRY *et al.*, 2008; RÜGUER *et al.*, 2012).

Neste grupo, a baixa segurança hidráulica também está relacionada com a baixa resistência mecânica (SPERRY *et al.*, 2008; CAI & TYREE, 2010), devido à presença de vasos com grande diâmetro, no caso de *A. glandulosa*, e de raios largos no caso de *C. speciosa*. Porém nesta última os raios altos podem contribuir com o aumento na segurança de condução já que o tecido parenquimático pode atuar na regulação iônica (DE BOER & WEGNER, 1997; NARDINI *et al.*, 2007; TRIFILO *et al.*, 2008; NARDINI *et al.*, 2011) e na recuperação de embolismos (ZWIENIECKI & HOLBROOK, 2009). Nas duas espécies também foram encontrados muitos grãos de amido, que podem atuar na regulação da pressão osmótica aumentando a eficiência na passagem do fluido através das pontuações (SALLEO *et al.*, 2004, 2009). Contudo, a desvantagem da presença de muito tecido parenquimático, radial ou axial, é a facilitação do desenvolvimento de fungos e o declínio da madeira, devido à presença de grânulos de amido no interior das células e ao tamanho do lume celular, que propicia a dispersão das hifas, reduzindo conseqüentemente a longevidade da árvore (SCHMIDT, 2006; SCHWARZE, 2007). Exemplo deste declínio da madeira pode ser observado em *A. glandulosa* durante o acompanhamento do processo de cicatrização da espécie, já que a mesma teve seu lenho contaminado por fungos.

Devido à alta condutividade com baixa segurança, este grupo adota outras estratégias que podem ser encontradas nas folhas. Sabe-se que a presença de tricomas em algumas espécies, auxilia na redução da taxa de transpiração nas épocas mais secas do ano em função do aumento da camada limítrofe e ainda reduz a absorção de luz reduzindo a temperatura e, conseqüentemente, o déficit de pressão do vapor (EHLERINGER *et al.*, 1976; EHLERINGER & MOONEY, 1978; PÉREZ-ESTRADA *et al.*, 2000).

Em *Alchornea glandulosa* observamos em campo, folhas com tricomas do tipo estrelado, portanto acreditamos que a presença de tricomas pode “compensar” a baixa segurança do lenho. Ainda nessa espécie, que comparativamente apresentou as maiores folhas simples dentre as espécies estudadas (dados não mostrados), a segurança também pode ser aumentada devido a esse tamanho. De acordo com Juhrbandt *et al.*(2004) o tamanho da folha e sua inclinação também irão influenciar na condutividade hidráulica, pelo efeito gargalo no pecíolo presente em folhas com grande área, e a redução do déficit da pressão de vapor, o que auxilia na regulação da condutividade.

No caso de *Ceiba speciosa*, o aumento na segurança pode estar relacionado com a queda das folhas na estação desfavorável, uma vez que se trata de uma espécie decídua (CARVALHO, 2003). Assim, este grupo é formado por espécies de crescimento rápido, baixa densidade da madeira, e longevidade determinada pela competição, ocupando o dossel nos estágios iniciais de sucessão.

Considerando os agrupamentos estabelecidos com base na arquitetura hidráulica podemos compreender melhor os mecanismos da dinâmica florestal e a coexistência de diferentes espécies no mesmo espaço-tempo. Sabemos que a dinâmica florestal gira em torno da disputa por recursos, principalmente a competição por luz, para assegurar à planta a produção de fotossintatos (FALSTER & WESTOBY, 2003; 2005), sendo as diferentes estratégias para a alocação de carbono, responsáveis pela coexistência de múltiplas espécies que variam com relação à taxa de crescimento e longevidade (ENQUIST *et al.*, 1998; 1999; DYBZINSKI *et al.*, 2011). Essas estratégias também irão contribuir na formação da estratificação vertical, como agrupamento das espécies com estratégias semelhantes ou em classes de idade (PARKER & BROWN, 2000; KOHYAMA & TAKADA, 2009). Assim, as diferentes alturas de copas encontradas na estratificação vertical estarão relacionadas aos diferentes padrões hidráulicos selecionados em função da competição por luz (WEST *et al.*, 1999).

Portanto, considerando as espécies aqui estudadas e os grupos funcionais estabelecidos com base na arquitetura hidráulica das mesmas, podemos sugerir um modelo sucessional hipotético para o arboreto estudado.

As espécies do grupo três possuiriam maior capacidade de ocupação do ambiente em função das altas taxas de crescimento (alta condutividade e baixa alocação de carbono) e dos aspectos relacionados às folhas (folhas grandes, tricomas, deciduidade) para segurança da condução hidráulica (GIVNISH, 1998), formando um dossel inicial baixo. As mesmas seriam seguidas pelas espécies do grupo dois, respeitando as necessidades de germinação de cada espécie (KHURANA & SINGH, 2001). O grupo dois reúne espécies que apresentam crescimento rápido, densidade média a baixa e maior segurança no transporte de água. Tais espécies ocupariam o dossel, suprimindo as espécies do grupo três, uma vez que as do grupo dois, apresentando maior segurança no transporte, poderiam atingir maior altura. As espécies do grupo três, por sua vez, ao aumentarem sua altura

poderiam ter seu xilema embolizado (SPERRY *et al.*, 2008). Hipoteticamente, a presença de tricomas numa situação de sombreamento também poderia contribuir para seu insucesso, pois, de acordo com Givnish (1998), os tricomas podem reduzir a transpiração das folhas quando sombreadas, sendo assim, a planta poderá apresentar senescência devido ao estresse hídrico. Essa poderá ser agravada por xilófagos devido ao seu lenho de baixa densidade com grande quantidade de tecido de reserva (SCHMIDT, 2006; SCHWARZE, 2007).

Em continuidade, as espécies do grupo dois poderiam estabelecer uma floresta com dossel médio a alto com espécies emergentes. Nesse contexto, as espécies do grupo um, com taxas de crescimento baixas desenvolveriam seu estágio juvenil “priorizando” lenho denso com diâmetro do tronco reduzido, o que traria vantagem posteriormente com a redução da manutenção dos tecidos vivos no xilema (LARJAVAARA & MULLER-LANDAU, 2010).

Depois de alguns anos de desenvolvimento, as espécies do grupo um poderiam disputar o dossel com as espécies do grupo dois. Essa competição poderia promover a formação de uma floresta de dossel alto, cuja altura seria determinada pelas estratégias de cada espécie em resposta ao ambiente.

Como se viu, as espécies aqui estudadas foram reunidas em três grupos funcionais em função das características analisadas. Obviamente é necessário o estudo de um maior número de espécies para contemplar todos os estratos, o que poderia levar à formação de outros grupos. Contudo essa primeira tentativa de se usar a arquitetura hidráulica nesse contexto trouxe resultados promissores.

## **7. CONCLUSÃO**

Concluimos que por meio da arquitetura hidráulica é possível ampliar o entendimento da dinâmica florestal, uma vez que ela está relacionada com a competição por luz, produzindo uma estratificação determinada pelas características da arquitetura hidráulica, o que auxilia na divisão em grupos funcionais.

Os grupos funcionais estabelecidos no presente estudo estão de acordo com o “trade off” entre eficiência e segurança no transporte de água, aliado aos padrões de alocação de carbono que irão determinar a alometria de espécies semelhantes.

Embora o presente estudo foi realizado com base em um número restrito de espécies provenientes de plantio, os processos físicos de transpiração e condução de água em plantas podem ser generalizados. Portanto, os resultados obtidos neste trabalho são consistentes e podem ser utilizados na separação de grupos funcionais no processo de estratificação florestal. Certamente, características anatômicas das folhas poderão contribuir no melhor entendimento da arquitetura hidráulica para a separação dos grupos funcionais, revelando estratégias presentes nesses órgãos, que também estejam relacionadas com a segurança e eficiência no transporte de água.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arzolla, F.A.R.D.P., Moura, C., Vilela, F.E.S.P., Franco, G.A.D.C., Modler, I.F., Mattos, I.F.A., Pastore, J.A., Baitello, J.B., Castro, N.I., Aguiar, O.T., Cielo-Filho, R., Souza, S.C.P.M., Silva, V.S., Costa, N.O., Lima, P.F. & Almeida, R.S.** 2009. Avaliação do meio biótico. *In*: Leonel, C. (coord.) Plano de Manejo do Parque Estadual Alberto Löfgren. Instituto Florestal – SMA. São Paulo, pp. 111-143.
- Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D., Wheeler, E.A.** 2004. Evolution of xylem physiology. *In*: Hewsley, A.R. & Poole, I. (eds.) The evolution of plant physiology. Elsevier, London.
- Bauer, S., Wyszomirski, T., Berger, U., Hildenbrandt, H., Grimm, V.** 2004. Asymmetric competition as natural outcome of neighbour interactions among plants: results from the field-of-neighbourhood modelling approach. *Plant Ecology* 170:135-145.
- Barbedo, C.J., Bilia, D.A.C. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.L.** 2002. Tolerância à dessecação e armazenamento de sementes de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil), espécie da Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica* 25:431-439, 2002.
- Berlyn, G.P. & Miksche, J.P.** 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. The Iowa University Press, Iowa.
- Bianchini, E., Popolo, R.S., Dias, M.C., Pimenta, J.A.** 2003. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área alagável do município de Londrina, sul do Brasil. *Acta bot. bras.* 17(3): 405-419.
- Bonucci, M.A., Nieniskis, A., Bucci, L.A., Yamazoe, G. & Hyde, D.J.** 2007. Avaliação do desenvolvimento de algumas espécies do arboreto comemorativo dos 500 anos do Brasil. *IF Série Registros* 31: 143-146.
- Boulangeat, I., Philippe, P., Abdulhak, S., Douzet, R., Vittoz, P., Thuiller, W.** 2012. Improving plant functional groups for dynamic models of biodiversity: at the crossroads between functional and community ecology. *Global Change Biology* 18:3464-3475.
- Box, E.O.** 1996. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science* 7:309-320.
- Brown, S.** 1997. Estimating biomass and biomass changing of tropical forests: a primer. *FAO Forestry Paper* 134:1-55.
- Cai, J., Tyree, M.T.** 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell and Environment* 33:1059-1069.
- Caplat, P., Anand, M., Bauch, C.** 2008. Symmetric competition causes population oscillations in an individual-based model of forest dynamics. *Ecological Modelling* 211:491-500.

- Carvalho, P.E.R.** 2003. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, Colombo: Embrapa Florestas, v. 1.
- Carvalho, P.E.R.** 2006. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, Colombo: Embrapa Florestas, v. 2.
- Chambers, J.Q., Higuchi, N., Schimel, J.P.** 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature* 391:135-136.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S.** 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal Bioscience* 36(6):1-19.
- Davis, S.D., Sperry, J.S., Hacke, U.G.** 1999. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* 86(10):1367-1372.
- De Boer, A.H., Wegner, L.H.** 1997. Regulatory mechanisms of ion channels in xylem parenchyma cells. *Journal of Experimental Botany* 48(Special Issue):441-449.
- Dominguez, T.F., Martinelli, L.A., Ehleringer, J.R.** 2006. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brazil. *Plant Ecology* doi:10.1007/s11258-006-9251-z.
- Duarte, M.C.** 2012. *Ceiba* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB009037>).
- Dybzinski, R., Farrior, C., Wolf, A., Reich, P.B., Pacala, S. W.** 2011. Evolucionarily Stable Strategy Carbon Allocation to Foliage, Wood and Fine Roots in Trees Competing for Light and Nitrogen: An Analytically Tractable, Individual-Based Model and Quantitative Comparations to Data. *The American Naturalist* 177(2):153-166.
- Ehleringer, J.R., Bjorkman, O., Mooney, H.A.** 1976. Leaf Pubescence: Effects on Absorptance and Photosynthesis in a Desert Shrub. *Science* 192(4237):376-377.
- Ehleringer, J.R., Mooney, H.A.** 1978. Leaf Hairs: Effects on Physiological Activity and Adaptive Value to a Desert Shrub. *Oecologia* 37:183-200
- Enquist, B.J., Brown, J.H., West, G.B.** 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395:163-165.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H.** 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature* 401:907-911.
- Esteves, G.** 2012. *Guazuma* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB009065>).
- Fan, Z., Zhang, S., Hão, G., Slik, J.W.F., Cao, K.** 2012. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than Wood density. *Journal of Ecology* 100:732-741.
- Falster, D.S., Westoby, M.** 2003. Plant height and evolutionary games. *TRENDS in Ecology and*

Evolution 18(7):337-343.

- Falster, D.S., Westoby, M.** 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology* 93:512-535.
- Finegan, B.** 1984. Forest succession. *Nature* 312(8):109-114.
- Foelkel, C.E.B.; Brasil, M.A.M; Barrichelo, L.E.G.** 1971. Métodos para determinação da densidade básica de cavacos para coníferas e folhosas. *IPEF* 2/3: 65-74.
- Fonti, P., Jansen, S.** 2012. Xylem plasticity in response to climate. *New phytologist* 195:734-736.
- Givnish, T.J.** 1988. Adaptation to Sun and Shade: a Whole-plant Perspective. *Australian Journal Plant Physiology* 15:63-92.
- van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F.J.** 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest community. *New Phytologist* 171: 367-378.
- Hacke, U.G, Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Castro, L.** 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689-701.
- Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A.** 1999. Embolism Repair and Xylem Tension: Do We Need a Miracle? *Plant Physiology* 120:7-10.
- IAWA Committe.** 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* 10: 219-332.
- Jarenkow, J.A.; Waechter, J.L.** 2001 Estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24(3): 263-272.
- Juhrbandt, J., Leuschner, C., Hölscher, D.** 2004. The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asian early successional tree species. *Forest Ecology and Management* 202:245-256.
- Kempes, C.P., West, G.B., Crowell, K., Girvan, M.** 2011. Predicting Maximum Tree Heights and Other Traits from Allometric Scaling and Resource Limitations. *PloS ONE* 6(6): e20551 doi:10.1371/journal.pone.0020551.
- Khurana, E., Singh, J.S.** 2001. Ecology of tree seed and seedlings: Implications for tropical forest conservation and restoration. *Current Science* 80(6):748-757.
- King, D.A.** 2005. Linking tree form, allocation and growth with an allometrically explicit model. *Ecological Modelling* 185(1):77-91.
- Kock, G.W., Sillett, S.C., Jennings, G.M., Davis, S.D.** 2004. The limits of tree height. *Nature* 428:851-854.
- Kohyama, T., Takada, T.** 2009. the stratification theory for plant coexistence promoted by one-sided competition. *Journal of Ecology* 97:463-471.
- Larcher, W.** 2000. *Ecofisiologia vegetal*. RIMA, São Carlos. 531p.

- Larjavaara, M., Muller-Landau, H.** 2010. Rethinking the value of high wood density Functional Ecology doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01698.x.
- Larjavaara, M., Muller-Landau, H.** 2012. Still rethinking the value of high wood density. American Journal of Botany 99(1):165-168.
- Lewis, G.P.** 2012. *Caesalpinia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB082704>).
- Lewis, G.P.** 2012. *Peltophorum* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB083567>).
- Lohmann, L.G.** 2012. *Bignoniaceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB114086>).
- Lorenzi, H.** 2002. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e cultivos de plantas arbóreas do Brasil. 2ª Ed. Plantarum. São Paulo: Nova Odessa.
- McCulloh, K., Sperry, J.S., Lachenbruch, B., Meinzer, F.C., Reich, P.B., Voelker, S.** 2010. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. New Phytologist 186:439-450.
- Mauseth, J.D., Plemons-Rodriguez, B.J.** 1997 Presence of paratracheal water storage tissue does not alter vessel characters in cactus wood. American Journal of Botany 84:815-822.
- Marchioretto, M.S.** 2012. *Phytolaccaceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB012578>).
- Markesteijn, L., Poorter, L., Bongers, F.** 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry Forest tree species. American Journal of Botany 94:515:525.
- Menalled, F.D., Kelty, M.J., Ewel, J.J.** 1998. Canopy development in tropical tree plantations: a comparison of species mixtures and monocultures. Forest Ecology and Management 104(1-3)249-263.
- Mengarda, L.H.G., Souza, R.L.F., Campostrini, E., Reis, F.O., Vendrame, W.A., Cuzzuol, G.R.F.** 2009. Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.) Brazilian Society of Plant Physiology 21(1):55-64.
- Nardini, A., Gascò, A., Trifilò, P., Lo Gullo, M.A., Salleo, S.** 2007. Ion-mediated enhancement of xylem hydraulic conductivity is not always suppressed by the presence of Ca<sup>2+</sup> in the sap. Journal of Experimental Botany 58(10):2609-2615.
- Nardini, A., Salleo, S., Jansen, S.** 2011. More than just a vulnerable pipeline: xylem physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. Journal of Experimental Botany doi:10.1093/jxb/err208.
- Nobel, P.S.** 2009. Physicochemical and environmental plant physiology. 4<sup>th</sup> Ed. Elsevier. Canada.

604p.

- Pacala, S.W., Weiner, J.** 1991. Effects of competitive asymmetry on a local density model of plant interference. *Journal Theoretical Biology* 149:165-179.
- Pacala, S.W., Canham, C.D., Saponara, J., Silander, J.A., Kobe, R.K., Ribbens, E.** 1996. Forest Models Defined by Field Measurements: Estimation, Error Analysis and Dynamics. *Ecological Monographs* 66(1):1-43.
- Pakeman, R.J.** 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology* 92:893-905.
- Parker, G.G., Brown, M.J.** 2000. Forest Canopy Stratification- is it useful? *The American Naturalist* 155(4): 473-488.
- Pérez-Estrada, L.B., Cano-Santana, Z., Oyama, K.** 2000. Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree Physiology* 20:629-632.
- Poorter, L.** 2008. The Relationships of Wood-, Gas- and Water Fractions of Tree Stems to Performance and Life History Variation in Tropical Trees. *Annals of Botany* 102: 367-375.
- Purves, D., Pacala, S.** 2008. Predictive Models of Forest Dynamics. *Science* 320:1452-1453.
- Rajput, K.S., Romeiro, D., Longui, E.L., Marcati, C.R.** 2012. Development of successive cambia and structure of wood in *Gallesia integrifolia* (Spreng.) Harms (Phytolaccaceae). *Trees* 26 (6): 1943-1950.
- Robert, E.M.R., Schmitz, N, Boeren, I., Driessens, T., Herremans, K., De Mey, J., Castele, E. V., Beckman, H., Koedam, N.** 2011. Successive Cambia: A Development Oddity or an Adaptive Structure? *PloS ONE* 6(1): e16558. doi:10.1371/journal.pone.0016558.
- Romaniuc Neto, S., Carauta, J.P.P., Vianna Filho, M.D.M., Pereira, R.A.S., Ribeiro, J.E.L. da S., Machado, A.F.P., Santos, A. dos, Pelissari, G., Pederneiras, L.C.** 2012. *Moraceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB010186>).
- Rossi, M., Faria, A.J., Wenzel, R., Câmara, C.D., Arcova, F.C.S., Cicco, V., Ranzini, M., Luiz, R.A.F., Santos, J.B.A., Souza, L.F.S. & Veneziani, Y.** 2009. Avaliação do meio físico. In: Leonel, C. (coord.) Plano de Manejo do Parque Estadual Alberto Löfgren. Instituto Florestal – SMA. São Paulo, pp. 69-107.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H., Poorter, L.** 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- Rüger, N., Wirth, C., Wright S.J., Condit, R.** 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology* 93(12):2626-2636.

- Santiago, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Fisher, J.B., Machado, K., Woodruff, D., Jones, T.** 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian Forest canopy trees. *Oecologia* 140: 543-550.
- Santini, N.S., Schmitz, N., Lovelock, C.E.** 2012. Variation in Wood density and anatomy in a widespread mangrove species. *Trees* DOI 10.1007/s00468-012-0729-0
- Salleo, S., Trifilo, P., Esposito, S., Nardini, A.** 2004. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xilem refiling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant Cell and Environment* 27:1065-1076.
- Salleo, S., Trifilo, P., Lo Gullo, M.A.** 2006. Phloem as a possible major determinant of rapid cavitation reversal in stems of *Laurus nobilis* (laurel). *Functional Plant Biology*, 33:1063-1074.
- Salleo, S., Trifilo, P., Esposito, S., Nardini, A., Lo Gullo, M.A.** 2009. Starch-to-sugar conversion in wood parenchyma of field-growing *Laurus nobilis* plants: a component of the signal pathway for embolism repair? *Functional Plant Biology* 36:815-825.
- Sass, J.E.** 1951. *Botanical Microtechnique*. The Iowa State College Press, Ames.
- Silva, A.M.L., Costa, M.F.B., Leite, V.G., Rezende, A.A., Teixeira, S.P.** 2009. Anatomia foliar com implicações taxonômicas em espécies de ipês. *Hoehnea* 36(2): 329-338.
- Schmidt, O.** 2006. *Wood and Tree Fungi* Springer Berlin Heidelberg New York . 336 p.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C., et al.** 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell and Environment* 30: 236-248.
- Schwarze, F.W.M.R.** 2007. Wood decay under the microscope. *Fungal Biology Reviews* doi:10.1016/j.fbr.2007.09.001.
- Silveira, V., Rosado, S.C.S., Trugilho, P.F., Carvalho, D., Martins, S.C.** 1999. Variação dimensional da madeira de clones de *Eucalyptus* cultivados em diferentes espaçamentos. *Cerne* 5 (2): 105-124.
- Smith, N.P., Mori, S.A., Prance, G.T.** 2012. *Lecythidaceae* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB008541>).
- Sperry, J.S., Hacke, U.G.** 2004. Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *American Journal of Botany* 91(3):369-385.
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A.** 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture scaling from tissues to trees. *Plant Cell and Environment* 31:632-645.
- Trifilò, P., Lo Gullo, M.A., Salleo, S., Callea, K., Nardini, A.** 2008. Xylem embolism alleviated by ion-mediated increase in hydraulic conductivity of functional xylem: insights from field measurements. *Tree Physiology* 28:1505-1512.
- TRY.** Plant Trait Database. <http://www.try-db.org/TryWeb/Home.php> (Acessado em 11/01/2013).

- Tyree, M.T., Ewers, F.W.** 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119:345-360.
- Van Doorn, W. G., Hiemstra, T., Fanourakis, D.** 2011. Hydrogel Regulation of Xylem Water Flow: An Alternative Hypothesis. *Plant Physiology* 157:1642-1649.
- Van Leperen, W.** 2007. Ion-mediated changes of xylem hydraulic resistance in planta: fact or fiction? *TRENDS in Plant Science* 12(4):137-142.
- Weiner, J.** 1990. Asymmetric competition in plant-populations. *TRENDS in Ecology and Evolution* 5:360-380.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J.** 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400:664-667.
- Williamson, G.B., Wiemann, M.C., Geaghan, J.P.** 2012 Radial wood allocation in *Schizolobium parahyba*. *American Journal of Botany* 99(6):1010-1019.
- Wilson, J.B.** 1999. Guilds, Functional Types and Ecological Groups. *Oikos* 86(3): 507-522.
- Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.J., Coomes, D.A.** 2010. Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 92, 207-215.
- Zwieniecki, M.A., Melcher, P.J., Feild, T.S., Holbrook, N.M.** 2004. A potential role for xylem-phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem girdling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology* 24:911-917.
- Zwieniecki, M.A., Holbrook, N.M.** 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science* 14: 530-534.