

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



**CARACTERÍSTICAS MORFOFUNCIONAIS DE ÁRVORES EM RESPOSTA
À SAZONALIDADE CLIMÁTICA E HERBIVORIA NA TRANSIÇÃO
CERRADO-AMAZÔNIA**

Halina Soares Jancoski

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon
Coorientadora: Profa. Dra. Immaculada Oliveras Menor

Nova Xavantina-MT
Agosto, 2019

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

**CARACTERÍSTICAS MORFOFUNCIONAIS DE ÁRVORES EM RESPOSTA
À SAZONALIDADE CLIMÁTICA E HERBIVORIA NA TRANSIÇÃO
CERRADO-AMAZÔNIA**

Halina Soares Jancoski

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Conservação.

Orientadora: Profa. Dra. Beatriz Schwantes Marimon
Coorientadora: Profa. Dra. Immaculada Oliveras Menor

Nova Xavantina-MT
Agosto, 2019

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education) – Finance Code 001.

Luiz Kenji Umeno Alencar CRB 1/2037

J33c JANCOSKI, Halina Soares.
Características Morfofuncionais de Árvores em Resposta à Sazonalidade Climática e Herbivoria na Transição Cerrado-Amazônia / Halina Soares Jancoski - Nova Xavantina, 2019. 99 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim)

Trabalho de Conclusão de Curso (Tese/Doutorado) - Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Doutorado) Ecologia e Conservação, Faculdade de Ciências Agrárias Biológicas e Sociais Aplicadas, Câmpus de Nova Xavantina, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2019.

Orientador: Beatriz Schwantes Marimon
Coorientador: Immaculada Oliveras Menor

1. Atributos Hidráulicos. 2. Estresse Hídrico. 3. Herbivoria. 4. Seca Severa. I. Halina Soares Jancoski. II. Características Morfofuncionais de Árvores em Resposta à Sazonalidade Climática e Herbivoria na Transição Cerrado-Amazônia: .
CDU 581.5:551.577.5

**CARACTERÍSTICAS MORFOFUNCIONAIS DE ÁRVORES EM RESPOSTA À
SAZONALIDADE CLIMÁTICA E HERBIVORIA NA TRANSIÇÃO
CERRADO-AMAZÔNIA**

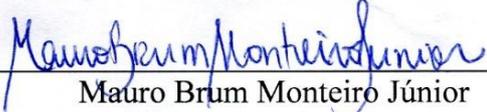
HALINA SOARES JANCOSKI

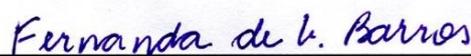
TESE APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
DA UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO COMO REQUISITO PARCIAL À OBTENÇÃO
DO TÍTULO DE “DOUTOR”.

APROVADA EM 30 DE AGOSTO DE 2019, PELA BANCA EXAMINADORA:


Immaculada Oliveras Menor
Universidade de Oxford
Coorientadora


Marina Correa Scalon
Universidade Federal do Paraná
Membro Titular


Mauro Brum Monteiro Júnior
Universidade de Arizona
Membro Titular


Fernanda de Vasconcellos Barros
Universidade de Exter
Membro Titular


Gabriel Henrique Pires de Mello Ribeiro
Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia
Membro Titular


Ben Hur Marimon Júnior
Universidade do Estado de Mato Grosso
Membro Suplente

Simone Matias de Almeida Reis
Universidade de Oxford
Membro Suplente

Paulo Sérgio Morandi
Universidade do Estado de Mato Grosso
Membro Suplente

*Ao meu filho Jan Vitor,
que me faz feliz a cada dia e que esse pequeno homem mostrou uma força imensa
em compreender a mãe nesta caminhada.*

AGRADECIMENTOS

“SINTO MUITO, ME PERDOA, TE AMO, SOU GRATA (HOPONOPONO)”

Sou grata por todas as oportunidades que me foram oferecidas, grata por estar sendo conduzida por uma força maior que me orienta nas minhas decisões, e essa foi uma grande desafiadora decisão!

Grata por todos aqueles que de alguma forma me ajudaram a crescer e me recriar nesse momento!

Grata ao grande número de amigos e colegas que estiveram em alguma fase da construção dessa tese: campos, análises, críticas, desabafos, cuidados com o meu filho, cuidados da minha casa, festas, cachoeiras, música (Éder, Estevão, Marcelo, Nardo, Sara, Camila Borges, Izabel, Maélly, Nayde, Renata, Wesley, Fábio, Gabi, Arinos, Estela, Ariel, Juscelino, Cecília, Neuza, Marina Luíza, Murilo, Aline, Carol, Rua da Palha Velha!, Marina Scalon, Fernando Elias, Fernanda Barros, Raiane, Nayane, Simone, Paulo, Silvão, Paulinha) essa grande equipe fez a diferença para eu finalizar esse trabalho! Grata professora Bia Schwantes, pela orientação e dedicação em me acompanhar na minha jornada profissional e de vida, são 14 anos!

Grata professora Imma pela oportunidade de fazer parte do Projeto PVE 223221/2014 que resultou na minha tese e um doutorado sanduíche na Inglaterra.

Grata Ju! (Juan), meu companheiro que faz parte dessa construção e conclusão da minha tese, que está sempre disponível em está ao meu lado!

Grata a minha família em especial mamãe e papai, que me apoiam nas minhas decisões.

Grata ao povo brasileiro que pagou os meus estudos nesses quatro anos.

Grata ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso por fazer parte! Sou muito orgulhosa de ser da primeira turma de Doutorado de uma Universidade do interior do país onde me fez crescer junto com o programa!

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT) pelo apoio financeiro através do projeto PELD (Etapa III) 441244/2016-5 e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da minha bolsa de estudo e por financiar minha estadia por 6 meses na Inglaterra (Projeto PVE 223221/2014).

Grata ao Prof. Dr. Rafael Oliveira e toda a sua equipe da UNICAMP, que me ensinaram muito sobre hidráulica e carboidratos de plantas e cederam o espaço do laboratório para eu analisar os dados coletados.

Grata ao colega e amigo Estevão Alves Silva por contribuir muito no meu trabalho.

Grata a todos os professores que me ensinaram em suas disciplinas do Doutorado.

Agradeço aos membros da banca por aceitarem o convite e contribuir com o trabalho.

Eu ainda não cheguei lá, mas estou mais perto do que ontem.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4
CAPÍTULO 1.....	7
REGULAÇÃO DO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA EM RESPOSTA À SAZONALIDADE CLIMÁTICA	7
RESUMO	7
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
2.1. <i>Área de estudo</i>	<i>11</i>
2.2. <i>Medidas de potencial hídrico foliar (Ψ_f).....</i>	<i>12</i>
2.3 <i>Análise de dados.....</i>	<i>13</i>
3. RESULTADOS.....	14
3.1. <i>Efeito da sazonalidade sobre o Ψ_f.....</i>	<i>14</i>
3.2. <i>Regulação do Ψ_f.....</i>	<i>19</i>
3.3. <i>Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV) sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_f).....</i>	<i>22</i>
4. DISCUSSÃO	24
4.1. <i>Funcionamento hidráulico das espécies e fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia.....</i>	<i>24</i>
4.2. <i>Variabilidade interespecífica no funcionamento hidráulico.....</i>	<i>26</i>
4.3. <i>Características hidráulicas entre as fitofisionomias diante das mudanças climáticas</i>	<i>27</i>
5. CONCLUSÃO	28
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
CAPÍTULO 2.....	34
EFICIÊNCIA DE TRANSPORTE DE ÁGUA E RESISTÊNCIA À SECA EM ESPÉCIES DOMINANTES E FITOFISIONOMIAS DA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA	34
RESUMO.....	34
ABSTRACT.....	35
1. INTRODUÇÃO.....	36
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	39
2.1. <i>Área de estudo</i>	<i>39</i>
2.2. <i>Coleta de dados.....</i>	<i>41</i>
2.3 <i>Análise de dados.....</i>	<i>42</i>

3. RESULTADOS	44
3.1. <i>Atributos hidráulicos e anatômicos das espécies.....</i>	44
3.2. <i>Atributos hidráulicos e anatômicos das fitofisionomias</i>	50
3.3. <i>Trade-offs de eficiência ou resistência dos atributos hidráulicos</i>	53
4. DISCUSSÃO.....	60
4.1. <i>Atributos hidráulicos e anatômicos das espécies.....</i>	60
4.2. <i>Atributos hidráulicos e anatômicos das fitofisionomias</i>	63
4.3. <i>Trade-offs entre eficiência e resistência dos atributos hidráulicos</i>	65
5. CONCLUSÃO	66
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	67
7. MATERIAL SUPLEMENTAR	73
CAPÍTULO 3.....	75
RESPOSTAS COMPENSATÓRIAS PÓS-HERBIVORIA AUMENTAM A BIOMASSA, O NITROGÊNIO E A CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE UMA LEGUMINOSA NEOTROPICAL	75
RESUMO	75
ABSTRACT.....	76
1. INTRODUÇÃO.....	77
2. MATERIAL E MÉTODOS	78
2.1. <i>Espécie – Hymenaea courbaril</i>	78
2.2. <i>Procedimento pré-experimental.....</i>	79
2.3. <i>Procedimento experimental.....</i>	79
2.4. <i>Análise de dados.....</i>	80
3. RESULTADOS.....	81
4. DISCUSSÃO	84
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85

RESUMO

A área de transição Cerrado-Amazônia se destaca por apresentar características ecológicas dos dois biomas e ampla diversidade de espécies e ambientes. Alguns fatores como fogo, mudança climática, secas frequentes, estresse hídrico e herbivoria influenciam na dinâmica das fitofisionomias. Avaliamos aqui duas situações distintas de estresse que as plantas estão submetidas, a herbivoria e déficit hídrico. Realizamos testes de herbivoria simulada em plântulas da espécie arbórea *Hymenaea courbaril*, para avaliar se ocorrem mudanças ecofisiológicas em plantas afetadas pela herbivoria. Investigamos experimentalmente as alterações morfológicas (crescimento, número de folhas e biomassa), fisiológicas (condutância estomática) e nutricionais (nitrogênio foliar) em plântulas de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) em resposta à perda de área foliar. As plantas submetidas à herbivoria obtiveram maior biomassa e concentração de nitrogênio foliar, os quais refletem um mecanismo de compensação ao estresse. Com relação ao estresse hídrico, avaliamos as respostas de 28 espécies dominantes de quatro fitofisionomias: cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES), utilizando um amplo conjunto de atributos anatômicos e funcionais. Medimos e calculamos potencial hídrico foliar (Ψ_f) mínimo, a variação do Ψ_f antes do amanhecer (usado como proxy de profundidade radicular, $\Delta\Psi_{am}$), a regulação do potencial hídrico ($\Delta\Psi_{md}$), padrões anatômicos dos vasos do xilema, curvas de vulnerabilidade e margem de segurança hidráulica (HSM). Encontramos alta variabilidade de atributos hidráulicos em cada fitofisionomia. Espécies do CEA e do CET regulam melhor a perda de água, pois apresentaram também maior eficiência no transporte de água, diferentemente das espécies do CER e da FES, que controlam menos os potenciais hídricos foliares e apresentaram maior investimento na segurança ao embolismo, apesar de terem menores margens de segurança hidráulica (HSM). Verificamos também que em todas as fitofisionomias ocorrem espécies com HSM baixas e também negativas, mostrando que há um maior risco de falha hidráulica. As espécies da FES mostraram maior vulnerabilidade à seca por apresentarem características anisohídricas e menores valores de HSM. A espécie *Roupala montana* do CET pode ser considerada uma “super-espécie”, pois investe tanto em eficiência no transporte de água quanto em segurança hidráulica. Caso os eventos de seca se tornem mais intensos e frequentes na região, as espécies da FES, que apresentam menor regulação hidráulica, poderão apresentar maior vulnerabilidade e as espécies do CET e CEA, caracterizadas por apresentarem maior regulação do Ψ_f com comportamentos isohídricos sob maior déficit de pressão de vapor e menor $\Delta\Psi_{am}$, podem apresentar a menor vulnerabilidade. Portanto, na área de transição Cerrado-Amazônia há uma grande diversidade de estratégias ecológicas para lidar com o deficit hídrico entre as espécies, independente do tipo vegetacional em que elas ocorrem e em geral as espécies da floresta são potencialmente mais susceptíveis a eventos de seca extrema.

Palavras-chave: atributos hidráulicos, estresse hídrico, herbivoria, seca severa.

ABSTRACT

The Cerrado-Amazon transition area is distinct for showing ecological characteristics of both biomes and have a wide diversity of species and habitats. Some environmental factors, such as fire, climate change, frequent droughts, water stress and herbivory influence the dynamics of different vegetation types. Here, we evaluate two distinct situations where plants are subjected to stress, herbivory and water deficit. We performed simulated herbivory tests on seedlings of the tree species *Hymenaea courbaril*, to evaluate if ecophysiological changes occur in plants affected by herbivory. We experimentally investigated the morphological (growth, leaf number and biomass), physiological (stomatal conductance) and nutritional (leaf nitrogen) changes in *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) seedlings in response to leaf area loss. The plants submitted to herbivory showed higher biomass and leaf nitrogen concentration, which reflects a mechanism of compensation. With respect to water stress, we evaluated the responses of 28 dominant species from four vegetation types: cerrado rupestre (CER), typical cerrado (CET), cerradão (CEA) and semideciduous seasonal forest (FES), using a broad set of anatomical and functional traits. We measured and calculated minimum leaf water potential (Ψ_f), variation of Ψ_f before dawn (expressed as root depth proxy, $\Delta\Psi_{am}$), water potential regulation (Ψ_f), xylem vessel anatomy, vulnerability curves and hydraulic safety margin (HSM). We found high variability in hydraulic traits in each phytophysiognomy. Species from CEA and CET better regulate water loss, also showing greater efficiency in water transport, unlike the species from CER and FES, which exhibit lower control of leaf water potential and showed greater investment in embolism safety, despite having lower hydraulic safety margins (HSM). In all vegetation types, species with low and also negative HSM occur, showing that there is a high risk for hydraulic failure. FES species showed greater vulnerability to drought due to their anisohydric characteristics and lower HSM values. *Roupala montana* from CET can be considered a “super-species” because it invests in both water transport efficiency and hydraulic safety. If drought events become more intense and frequent in the region, species from FES which have lower hydraulic regulation, may be more vulnerable, and species from CET and CEA, characterized by higher regulation with isohydric behavior under vapor pressure deficit and higher $\Delta\Psi_{am}$ may show lower vulnerability. Therefore, in the Cerrado-Amazonia transition area there is a great diversity of ecological strategies to deal with the water deficit between species, regardless of the vegetation type in which they occur and in general forest species are potentially more susceptible to drought events extreme.

Keywords: hydraulics traits, herbivory, severe drought, water stress.

1. INTRODUÇÃO GERAL

A região de transição entre os Biomas Cerrado e Amazônia é ampla, se estende por cerca de 4.500 km e está sob influência de uma pronunciada sazonalidade climática, altas temperaturas do ar e oscilações na umidade, que desencadeiam um gradiente de déficit hídrico durante o ano no ar e no solo (MARIMON et al., 2006; PEIXOTO et al., 2018; REIS et al., 2018; MARQUES et al., 2019). As observações sobre a vegetação mostraram que a transição é dinâmica, na qual a Floresta Amazônica se expande rapidamente sobre o Cerrado por meio de um gradiente vegetacional (MARIMON et al., 2014; MORANDI et al., 2016; PASSOS et al., 2018). Essa expansão envolve condições ambientais e climáticas integradas às características morfofisiológicas das plantas que estabelecem a distribuição das florestas tropicais e savanas; assim compreender os mecanismos envolvidos poderão nos ajudar a projetar respostas às perturbações antrópicas e mudanças climáticas (HOFFMANN et al., 2012).

A transição se destaca por apresentar características ecológicas de ambos os biomas, com diversidade de espécies, fenômenos biológicos únicos (CI, 2003) e com vegetação hiperdinâmica, apresentando taxas de mortalidade e de recrutamento maiores do que aquelas registradas para as áreas centrais da distribuição dos biomas Cerrado ou Amazônia (MARIMON et al., 2014). Ainda não está claro se a maior riqueza de espécies se encontra nas áreas centrais devido ser o centro de dispersão, enquanto a transição é menos rica em espécies (MORANDI et al., 2018), ou contrariamente na transição com maior riqueza impulsionada pela proximidade com a Amazônia (MARIMON et al., 2014). Mas o fato é que as áreas centrais são ecologicamente diferentes da área de transição considerando como exemplo, as condições climáticas (MORANDI et al., 2018), na transição tendem a incorporar múltiplas taxas, adaptados à instabilidade ambiental, as quais são potencialmente capazes de ter uma maior resiliência à mudanças climáticas (KARK; VAN RENSBURG, 2006).

Estudos sobre a dinâmica da vegetação na transição indicam uma diferença temporal nas comunidades que se relacionam com os distúrbios causados pelo fogo, mudança climática ou ainda eventos de seca severa (ARAGÃO, 2007; ELIAS et al., 2013; LEWIS et al., 2011). Esses fatores estão diretamente ligados ao processo de intensa ocupação de terras com a conversão de florestas nativas em pastagens e lavouras que propiciam a perda de biodiversidade e, lamentavelmente, aumentam as áreas desmatadas levando a região a ser conhecida como o “Arco do Desmatamento” (FEARNSIDE, 2005; MARQUES et al., 2019).

Há previsões de mudanças globais na Amazônia que sugerem um aumento progressivo da temperatura nas próximas décadas (GATTI et al., 2014), trazendo períodos secos mais intensos e mais frequentes, alterando a disponibilidade hídrica do ambiente (GLOOR et al., 2013) que desencadeiam

maiores focos de incêndios nessas regiões de transições (BRANDO et al., 2014; GATTI et al., 2014). Dessa forma a disponibilidade de água é fator crucial para a distribuição das espécies, filtrando na comunidade de plantas características funcionais de maior ou menor resistência à seca (ESQUIVEL-MUELBERT et al., 2016). De fato, se os ambientes se tornarem mais secos, aumentará a demanda hídrica das espécies que poderá conduzir para um aumento na mortalidade por embolismo hídrico (i.e, formação de bolhas de gás bloqueando o canal do xilema e impede o movimento da água (embolia)) (PITTERMANN, 2010; JINGMIN et al., 2012); e conseqüentemente, haverá uma alteração nas comunidades vegetais eliminando aquelas espécies que não tenham resistência à seca (MC DOWELL et al., 2008).

Assim, o sucesso no estabelecimento das espécies depende de uma combinação de características morfofuncionais que maximizem a taxa de crescimento por meio da eficiência de uso de água, nutrientes e/ou a proteção contra a herbivoria e fogo, sendo fundamental compreender tais características para abordar as estratégias ecológicas que determinam como as plantas respondem a fatores climáticos e ambientais (KATTGE et al., 2011). As plantas estão submetidas naturalmente a diferentes situações de estresse ao longo da vida e sua resposta envolve mecanismos fisiológicos integrados que podem ou não se manifestar morfologicamente (CHAPIN, 1991). Nesse sentido, o presente estudo abordou dois fatores de estresse aos quais as plantas estão submetidas: diferentes condições hídricas em função da sazonalidade do clima e a herbivoria.

Fornecemos um conjunto de dados únicos e inéditos de características fisiológicas e anatômicas (regulação do potencial hídrico foliar, resistência do xilema à formação de embolia, anatomia da madeira, margem de segurança hidráulica e densidade da madeira) para quatro comunidades de formações florestais e savânicas em regiões de transição. Esses dados foram coletados durante um evento extremo de *El Niño* em 2015/2016, o que enriqueceu nosso conjunto de dados de respostas fisiológicas das plantas. Também avaliamos características morfofisiológicas de plântulas de uma espécie arbórea típica das florestas da região, o jatobá-da-mata (*Hymenaea courbaril* L. – Fabaceae), com relação ao efeito da herbivoria. Estruturamos a tese em três capítulos: o primeiro capítulo, *Regulação do potencial hídrico foliar de espécies arbóreas da transição Cerrado-Amazônia em resposta à sazonalidade climática*, foi um estudo que comparou estratégias de uso da água entre 21 espécies dominantes em três fitofisionomias (cerrado típico, cerradão e floresta estacional semidecidual). Avaliamos se as espécies apresentam diferenças na regulação do potencial hídrico foliar em virtude da limitação ao acesso à água por estarem sob influência de uma pronunciada sazonalidade climática, altas temperaturas do ar e oscilações na umidade. No segundo capítulo, *Eficiência de transporte de água e resistência à seca em espécies dominantes e fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia*, avaliamos características hidráulicas de eficiência no uso da água e

resistência à seca e *trade-offs* entre estes dois aspectos em quatro fitofisionomias da transição. No terceiro capítulo, intitulado *Respostas compensatórias pós-herbivoria aumentam a biomassa, o nitrogênio e a condutância estomática de uma leguminosa neotropical*, realizamos uma experimentação de herbivoria simulada em viveiro sob condições controladas utilizando plântulas de *Hymenaea courbaril* (jatobá-da-mata). Discutimos as alterações morfológicas (crescimento, número de folhas e biomassa), fisiológicas (condutância estomática) e nutricionais (nitrogênio foliar) em resposta à perda de área foliar.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAGÃO, L. E. O. C.; MALHI, Y.; ROMAN-CUESTA, R. M.; SAATCHI, S.; ANDERSON, L. O.; SHIMABUKURO, Y. E. Spatial patterns and fire response of recent Amazonian droughts. **Geophysical Research Letters**, v. 34, p. 1-5, 2007.
- BRANDO, P. M.; BALCH, J. K.; NEPSTAD, D. C.; MORTON, D. C.; PUTZ, F. E.; COE, M. T.; SILVÉRIO, D.; MACEDO, M. N.; DAVIDSON, E. A.; NÓBREGA, C. C.; ALENCAR, A.; SOARES-FILHO, B. S. Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought–fire interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, p. 6347-6352, 2014.
- CHAPIN, S. Integrated responses of plants to stress. **BioScience**, v. 41, n. 1, p. 29-36, 1991.
- CONSERVATION INTERNATIONAL Brasil. Pelo desmatamento zero na Amazônia. **Informativo Semestral**, Brasil, p.3, 2003.
- ELIAS, F.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; BUDKED, J. C.; ESQUIVEL-MUELBERT, A.; MORNADI, P. S.; REIS, S. M.; PHILIPS, O. L. Idiosyncratic soil-tree species associations and their relationships with drought in a monodominant Amazon forest. **Acta Oecologica**, v. 91, p. 127-136.
- ESQUIVEL-MUELBERT, E. et al. Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. **Ecography**, v. 40, n. 5, 618-629, 2017.
- FEARNSIDE, P. M. Desmatamento na Amazônia brasileira: história, índices e consequências. **Megadiversidade**, v.1, p. 113-123, 2005.
- GATTI, L. V., GLOOR, M.; MILLER, J. B.; DOUGHTY, C. E.; MALHI, Y.; DOMINGUES, L. G.; BASSO, L. S.; MARTINEWSKI, A.; CORREIA, C. S. C.; BORGES, V. F.; FREITAS, S.; BRAZ, R.; ANDERSON, L. O.; ROCHA, H.; GRACE, J.; PHILLIPS, O. L.; LLOYD, J. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. **Nature**, v. 506, n. 7486, p. 76–80, 2014.
- GLOOR, M.; BRIENEN, R. J. W.; GALBRAITH, D.; FELDPAUSCH, R.; SCHÖNGART, J. et al. Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. **Geophysical Research Letters**, v. 40, p. 1729-1733, 2013.
- HOFFMANN, W. A.; GEIGER, E. L.; GOTSCH, S. G.; ROSSATO, D. R.; SILVA, L. C. R.; LAU, O. L.; HARIDASAN, M.; FRANCO, A.C. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. **Ecology Letters**, v. 15, p. 759–768, 2012.

- JINGMIN, L.; CHONG, L.; ZHENG, X.; KAIPING, Z.; XUE, K.; LIDING, W. A microfluidic pump/valve inspired by xylem embolism and transpiration in plants. **PLoS one**, v. 7 (11), e50320, 2012.
- KARK, S.; VAN RENSBURG, B. J. Ecotones: marginal or central areas of transition? **Israel Journal of Ecology and Evolution**, v. 52 (1), p. 29-53, 2006.
- KATTGE, J. et al. TRY – a global database of plant traits. **Global change Biology**, v. 17, n. 9, p. 2905-2935, 2011.
- LEWIS, S.L.; BRANDO, P.M.; PHILLIPS, O.L.; VAN DER HEIJDEN, G.M.F.; NEPSTAD, D. The 2010 Amazon drought. **Science**, v. 331, p. 554, 2011.
- MARIMON, B.S.; LIMA, E.S.; DUARTE, T.G.; CHIEREGATTO, L.C.; RATTER, J.A. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil. IV. An analysis of the Cerrado-Amazonian Forest ecotone. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 63, p.323–341, 2006.
- MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; FELDPAUSCH, T. R.; OLIVEIRA-SANTOS, C.; MEWS, H.A.; LOPES-GONZALEZ, G.; LLOYD, J.; FRANZAK, D. D.; OLIVEIRA, E. A.; MARACAHIPES, L.; MIGUEL, A.; LENZA, E.; OLIVER, L. P. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 7, p. 281-292, 2014.
- MARQUES, E.Q.; MARIMON-JUNIOR, B.H.; MARIMON, B.S.; MATRICARDI, E.A.T.; MEWS, H.A.; COLLI, G.R. Redefining the Cerrado–Amazonia transition: Implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**. 2019. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01720-z>
- MORANDI, P. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; OLIVEIRA, E.A.; REIS, S. M.; VALADÃO, M. B. X.; FORSTHOFER, M.; PASSOS, F. B.; MARIMON, B. S. Vegetation succession in the Cerrado-Amazonian forest transition zone of Mato Grosso State, Brazil. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 73, p. 83-93, 2016.
- MORANDI, P. S.; MARIMON, B. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; RATTER, J. A.; FELDPAUSCH, T. R.; COLLI, G. R.; HAIDAR, R. F. Tree diversity and above-ground biomass in the South America Cerrado biome and their conservation implications. **Biodiversity and Conservation**, p. 1-18, 2018.
- MCDOWELL, N.; POCKMAN, W. T.; ALLEN, C. D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? **New Phytologist**, v. 178, p. 719–739, 2008.
- PASSOS, F. B.; MARIMON, B. S.; PHILLIPS, O. L.; MORANDI, P. S.; NEVES, E. C.; ELIAS, F.;

REIS, S. M.; OLIVEIRA, B.; FELDPAUSCH T.R.; MARIMON-JUNIOR, B. H. Savanna turning into forest: concerted vegetation change at the ecotone between the Amazon and “Cerrado” biomes. **Brazilian Journal Botany**, v. 41, p. 611–619, 2018.

PEIXOTO, K. S.; MARIMON-JUNIOR, B. H.; CAVALHEIRO, K. A.; SILVA, N.; NEVES, E. C.; FREITAG, R.; MEWS, H. A.; VALADÃO, M. B. X.; MARIMON, B. S. Assessing the effects of rainfall reduction on litterfall and the litter layer in phytophysiognomies of the Amazonia-Cerrado transition. **Brazilian Journal Botany**, v. 41, n. 3, p. 589-600, 2018.

PITTERMANN, J. The evolution of water transport in plants: an integrated approach. **Geobiology**, v. 8 (2), p. 112-139.

REIS, S. M.; MARIMON, B. S.; MARIMON JUNIOR, B. H.; MORNADI, P. S.; OLIVEIRA, E. A.; ELIAS, F.; NEVES, E. C.; OLIVEIRA, B.; NOGUEIRA, D. S.; UMETSU, R. K.; FELDPAUSCH, T.R.; OLIVER, L. P. Climate and fragmentation affect forest structure at the southern border of Amazonia. **Plant Ecology & Diversity**, v. 10, p. 1-11, 2018.

CAPÍTULO 1

REGULAÇÃO DO POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR EM ESPÉCIES ARBÓREAS DA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA EM RESPOSTA À SAZONALIDADE CLIMÁTICA

A ser submetido para publicação no periódico *Biotropica*

RESUMO

Atributos hidráulicos relacionados ao transporte de água em plantas têm sido bons indicadores de resposta aos efeitos marcantes da sazonalidade climática, permitindo uma melhor compreensão dos efeitos das mudanças climáticas nas espécies e na vegetação. Na transição de biomas torna-se mais curioso porque são áreas que se diferem das condições climáticas das centrais o que apresentam uma diversidade de espécies adaptadas a uma instabilidade ambiental. Investigamos 21 espécies dominantes em três fitofisionomias (cerrado típico= CET, cerradão= CEA e floresta estacional semidecidual= FES) na transição Cerrado-Amazônia e avaliamos a resposta do sistema hidráulico em diferentes condições de disponibilidade hídrica. Medimos o potencial hídrico foliar (Ψ_f) durante os períodos seco e chuvoso e avaliamos as variações associadas ao Ψ_f mínimo, a variação do Ψ_f antes do amanhecer (usado como proxy de profundidade radicular, $\Delta\Psi_{am}$) e a regulação do Ψ_f ao meio dia entre os períodos ($\Delta\Psi_{md}$) sobre efeito do déficit de pressão de vapor (DPV) em cada fitofisionomia. Mostramos que há uma maior diferença entre os valores do Ψ_f das espécies de todas as fitofisionomias no período seco do que no período chuvoso. As espécies do CET e do CEA apresentaram características semelhantes, com maior regulação do Ψ_f sob maior DPV e menor $\Delta\Psi_{am}$, indicando o acesso à água no solo pelas raízes, mesmo durante a seca. Em contraste, as espécies na FES exibiram menor regulação sob menores efeitos do DPV nos períodos seco e chuvoso, e maior $\Delta\Psi_{am}$ que sugere menor acesso a água profunda no solo. Estas diferenças indicaram dois grupos principais de espécies: maiores reguladores de potencial hídrico foliar com comportamento isohídrico (CET e CEA) e menor regulação com comportamento anisohídrico (FES) em condições climáticas atuais. Nossos resultados sugerem que, se os eventos de seca se tornarem mais intensos e frequentes como previsto, as espécies da FES podem ser mais vulneráveis devido à sua menor regulação de potencial hídrico foliar.

Palavras-chave: cerradão, cerrado típico, déficit de pressão de vapor, floresta estacional semidecidual, hidráulica de plantas.

ABSTRACT

Hydraulic attributes related to plant water transport have been good indicators of response to the marked effects of climate seasonality, allowing a better understanding of the effects of climate change on species and vegetation. In transition areas of biomes become more curious because they are areas that differ from the climatic conditions of the central which present a diversity of species adapted to environmental instability. We investigated 21 dominant species in three vegetations (typical cerrado = CET, cerradão = CEA and semideciduous seasonal forest = FES) in the Cerrado-Amazon transition and evaluated the response of the hydraulic system under different water availability conditions. We measured the leaf water potential (Ψ_f) during the dry and rainy periods and evaluated the variations associated with Ψ_f minimum, Ψ_f predawn variation (used as a root depth proxy, $\Delta\Psi_{am}$) and Ψ_f midday variation ($\Delta\Psi_{md}$) on effect of vapor pressure deficit (VPD) on each vegetation. We show that there is a greater difference between values of Ψ_f of all vegetations in the dry period than in the rainy season. The CET and CEA species had similar characteristics, with higher Ψ_f regulation under higher DPV and lower $\Delta\Psi_{am}$, indicating root access to soil water, even during drought. In contrast, species in FES exhibited lower regulation under lower DPV effects in the dry and rainy seasons, and higher $\Delta\Psi_{am}$ suggesting lower access to deep water in the soil. These differences indicated two main groups of species: higher leaf water potential regulators with isohydric behavior (CET and CEA) and lower regulation with anisohydric behavior (FES) under current climate conditions. Our results suggest that if drought events become more intense and frequent as predicted, FES species may be more vulnerable.

Key words: cerradão, cerrado típico, plant hydraulics, semideciduous seasonal forest, vapor pressure deficit.

1. INTRODUÇÃO

Nos trópicos a distribuição de espécies ocorre ao longo de gradientes de disponibilidade de água e é potencialmente determinada por resistência à seca (Aguirre Gutiérrez *et al.* 2019). Assim, sazonalidades marcantes com períodos bem definidos de seca e chuva fazem com que as plantas evoluam por seleção natural no sentido de apresentar atributos que permitam elas sobreviverem no local (Franco *et al.* 2014); de modo que mecanismos de aquisição ou de manutenção e uso de água são utilizados pelas plantas para manter um fluxo contínuo, com estratégias que permitam a homeostase no funcionamento hidráulico (Oliveira *et al.* 2014).

A explicação mais habitual de como acontece o funcionamento hidráulico nas plantas é o movimento unidirecional (contínuo solo-planta-atmosfera), onde a condução da água ocorre de potenciais hídricos menos para mais negativos, estabelecendo uma diferença de potencial por meio de um gradiente de pressão (Larcher 1995, Oliveira *et al.* 2014). O potencial hídrico foliar (Ψ) reflete a tensão na qual o xilema transporta água, sendo uma variável fundamental para verificar o *status* hídrico da planta em um determinado momento e é influenciado pelos processos de transpiração foliar e pela disponibilidade de água do solo (Larcher 1995, Jones 1998). A transpiração é determinada pela demanda evaporativa atmosférica e pelo suprimento de água no solo (Oliveira *et al.* 2005, Palhares *et al.* 2010). Se ocorrerem alterações severas nesses mecanismos, como baixa disponibilidade de água e alta demanda evaporativa, a falha hidráulica (i.e., cavitação dos vasos do xilema, que leva a redução do transporte de água e causa a dissecação e morte dos tecidos vegetais) poderá ser induzida (Mc Dowell 2011). Dessa forma, maior déficit de pressão vapor (DPV) ao longo do período seco faz com que as plantas enfrentem condições mais estressantes (Prado *et al.* 2004), requerendo mecanismos efetivos de regulação do transporte de água, especialmente os relacionados ao controle estomático (Larcher 1995, Martinez-Vilalta *et al.* 2014).

Com base no mecanismo de regulação da transpiração ao longo do tempo existe um contínuo de variação entre duas estratégias extremas nas quais as espécies podem ser classificadas como isohídricas, sendo aquelas que ajustam a abertura dos estômatos para manter o potencial hídrico foliar (Ψ_f) pouco negativos, e anisohídricas, as que possuem menor controle estomático e maior flutuação diária e anual no Ψ_f (Jones 1998, Tardieu & Simonneau 1998, Martinez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). Esse controle é influenciado pela disponibilidade de água no solo, que por meio das raízes iniciará a extração de água e essa condutividade hidráulica será em uma função da transpiração diária da planta (Larcher 1995, Meinzer *et al.* 1999).

Em teoria, o Ψ_f antes do amanhecer reflete o potencial hídrico do solo onde a planta está inserida e por isso a sua variação durante diferentes períodos do ano pode ser utilizada como uma

estimativa (*proxy*) de profundidade de raiz ($\Delta\Psi_{am}$), ou seja, o alcance de água absorvida pelas raízes (Scholz *et al.* 2012, Brum *et al.* 2017). Assim, plantas com raízes superficiais poderão apresentar Ψ_f com valores mais negativos à medida que o período de seca se estende, ao contrário daquelas com raízes profundas, que mantêm valores de Ψ_f menos negativos (Scholz *et al.* 2012).

Ainda não temos informações suficientes sobre como ocorre a regulação do Ψ_f nas árvores da região de transição Cerrado-Amazônia, mas sabemos que o clima é fortemente sazonal e ali ocorre uma variedade de fitofisionomias, que variam desde formações savânicas (e.g., cerrado típico e cerrado rupestre), caracterizadas por ambientes mais abertos, com maior temperatura e radiação solar, até formações florestais (e.g., cerradão e floresta estacional semidecidual), com ambientes mais fechados e com a presença de espécies amazônicas (Marimon *et al.* 2006). Estudos indicam que nas vegetações savânicas a disponibilidade de água no solo geralmente não é um fator limitante (Franco 2002), no entanto, maior DPV impõe uma forte limitação de transpiração (Meinzer *et al.* 1999, Franco & Luttge 2002). Nesse caso, várias espécies lenhosas do Cerrado podem possuir raízes profundas e acessar o lençol freático (Oliveira *et al.* 2005, Bucci *et al.* 2008), mas o simples acesso às reservas de água no subsolo não significa que conseguirão extrair água suficiente para compensar a alta demanda evaporativa na seca (Franco *et al.* 2007). Por outro lado, nas formações florestais os estômatos das espécies tendem a apresentar alta sensibilidade com o aumento da demanda evaporativa atmosférica (Cunningham 2004). Entretanto, essas plantas possuem outros mecanismos hidráulicos para lidar com alta DPV, por meio da contínua absorção de água no solo (Oliveira *et al.* 2005, Juarez *et al.* 2007).

Assim, as formações savânicas e florestais da transição Cerrado-Amazônia fornecem uma boa oportunidade para investigarmos como as espécies de diferentes tipos vegetacionais repondem a limitação no acesso à água por estarem sob influência de uma pronunciada sazonalidade climática, altas temperaturas do ar e oscilações na umidade, que podem desencadear um gradiente de déficit hídrico durante o ano (Peixoto *et al.* 2018, Reis *et al.* 2018). Nessa região, os períodos de chuva e de seca são bem definidos (INMET 2018) e esperamos que isso se reflita na regulação do Ψ_f e nas respostas das plantas das diferentes fitofisionomias. Partindo da premissa que a atividade fisiológica do sistema radicular e o controle estomático das folhas dependem do balanço entre a demanda evaporativa atmosférica e a disponibilidade de água no solo (Oliveira *et al.* 2014, Oliveira *et al.* 2005, Palhares *et al.* 2010), elaboramos as seguintes hipóteses: (i) há um padrão de potencial hídrico foliar nesse gradiente de déficit hídrico dependente da sazonalidade e horários, as quais espécies de ambientes savânicos apresentam maiores variações de potencial hídrico foliar porque estão sob maior variação de temperatura, umidade do ar e conseqüentemente de DPV (Prado *et al.* 2004) do que as espécies de ambientes florestais; (ii) de fato em ambientes savânicos, as espécies tendem a ser mais isohídricas para se protegerem das flutuações ambientais e evitarem a perda de água, enquanto em

ambientes florestais, as espécies tendem a ser anisohídricas com maior tolerância às condições ambientais, (iii) dessa forma, cerrado típico ocorrem as maiores variações de regulação do Ψ_f entre as espécies, o cerradão apresenta valores intermediários, por ser um ambiente transicional e a floresta apresenta as menores variações; sendo que em todos os ambientes as variações de Ψ_f estarão associadas com o Ψ_f mínimo e variação do Ψ_f antes do amanhecer (*proxy* de raiz) ($\Delta\Psi_{am}$).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

As áreas estudadas estão localizadas no município de Nova Xavantina, região leste do estado do Mato Grosso, na transição entre os biomas Cerrado e Amazônia, Brasil (Fig. 1). O clima da região é do tipo Aw, de acordo com a classificação de Köppen (Kottek *et al.* 2006), com períodos chuvoso (outubro a março) e seco (abril a setembro) bem definidos, precipitação anual em torno de 1.600 mm e temperatura média anual de 25°C (Marimon *et al.* 2012). Entre os anos de 2000 a 2017, de acordo com os dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (estação convencional de Nova Xavantina), a precipitação média total anual foi de 1.364 mm, com a mínima de 957,1 mm (2007) e a máxima de 1.858 mm (2006). A temperatura média anual registrada nesse período foi de 26,34°C, com a menor média registrada nos anos de 2003 e 2007 (18°C) e a maior em 2007 (34,5°C).

Apesar da escala espacial utilizada nesse estudo ser relativamente pequena (25 km), há uma grande diferença de tipos vegetacionais com espécies e estruturas distintas, com formações tipicamente savânicas e formações florestais (Marimon *et al.* 2014). Para o nosso estudo, avaliamos três formações, sendo uma savânica (cerrado típico) e duas florestais (cerradão e floresta estacional semidecidual). De acordo com Ribeiro & Walter (1998), o cerrado típico é um subtipo de cerrado sentido restrito e apresenta vegetação predominantemente arbóreo-arbustiva, com cobertura arbórea de 20 a 50% e alturas entre 3 e 6 m. O cerradão apresenta dossel predominantemente contínuo, aspectos xeromórficos e é uma comunidade ecotonal (Ratter 1971), com espécies (e.g. *Hirtella glandulosa* e *Emmotum nitens*) que caracterizam a conexão entre as florestas e cerrados da borda sul-amazônica (Marimon *et al.* 2006). Por último, a floresta estacional semidecidual (daqui em diante denominaremos apenas como floresta) apresenta formação arbórea alta, fechada e com estratos bem definidos (Askew *et al.* 1970, Marimon *et al.* 2006). Os solos do cerrado típico e do cerradão estudados são do tipo Latossolos Vermelho-Amarelo, distróficos, ácidos e álicos (Marimon-Junior & Haridasan 2005) e da floresta estacional semidecidual é tipo Plintossolo (Marimon *et al.* 2014).

A floresta estacional semidecidual localiza-se na Fazenda Vera Cruz (14° 49' 27,1''S e 52° 10' 2,9''W) distante 25 km das outras duas vegetações (cerrado típico e cerradão), as quais se encontram no Parque Municipal do Bacaba (14°41'S e 52°20'W). Realizamos o estudo em parcelas permanentes de 1 ha subdivididas em 25 subparcelas de 20 x 20 m, do projeto PELD/CNPq (Transição Cerrado-Amazônia: bases ecológicas e socioambientais para a conservação, Proc. n° 403725/2012-7 e 441244/2016-5), que também fazem parte da Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR).

Para avaliar as características hidráulicas selecionamos as sete espécies mais representativas de cada área e que apresentam a maior contribuição de área basal na comunidade, totalizando 21 espécies avaliadas. No cerrado típico escolhemos árvores adultas com pelo menos 5 cm de diâmetro na altura do peito (DAP) e no cerradão e na floresta selecionamos árvores com 10 cm de DAP.

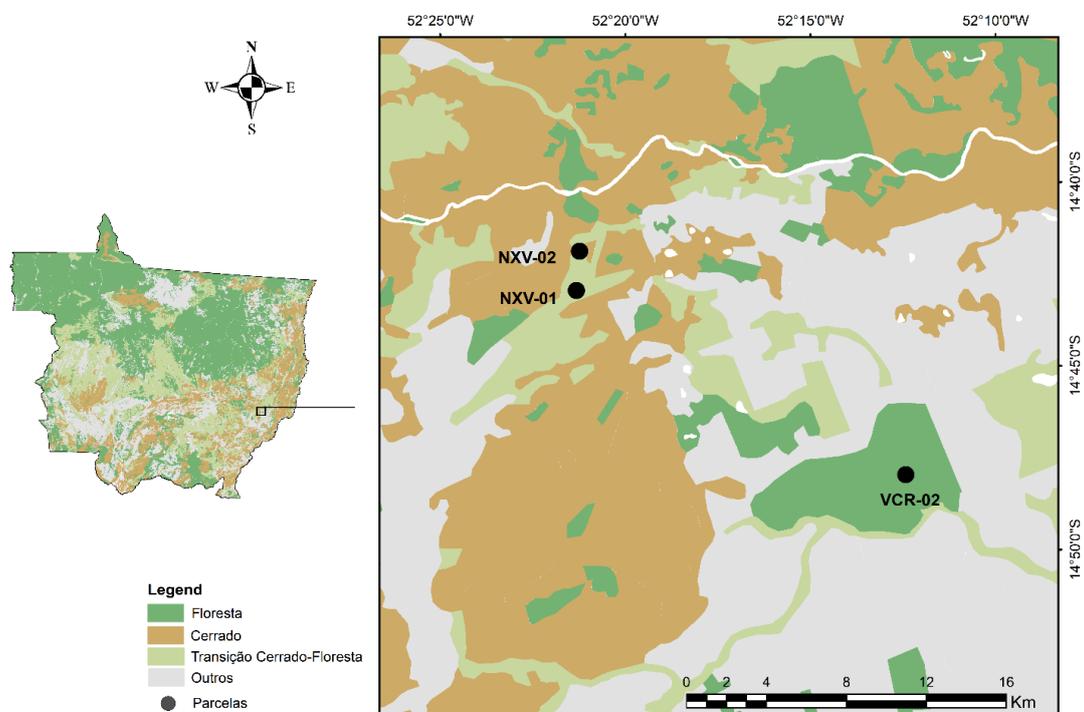


FIGURA 1 Localização das áreas estudadas (NXV-01: cerrado típico; NXV-02: cerradão; VCR-02: floresta estacional semidecidual). Base de dados: MMA (Ministério do Meio Ambiente; site: mapas.mma.gov.br).

2.2. Medidas de potencial hídrico foliar (Ψ_f)

Em agosto de 2016 (período seco) e fevereiro de 2017 (período chuvoso), medimos o Ψ_f em duas folhas de cada indivíduo das diferentes espécies por meio de uma câmara de pressão (PMS Instruments Co., Albany, USA; modelo: 1505D-EXP) (Scholander 1965). Efetuamos as medições

em cinco indivíduos por espécie em quatro diferentes períodos ao longo do dia, antes do amanhecer (4:00h às 6:00h), 7:00h às 9:00h, 10:00h às 11:30h e ao meio-dia (12:00h às 14:00h) em todas as vegetações. Seleccionamos folhas maduras, com aspecto saudável e expostas ao sol. Nos mesmos horários medimos também a temperatura e a umidade relativa do ar com uma estação meteorológica portátil (Kestrel 3500) sendo essas variáveis medidas na proximidade das árvores e local de coleta das folhas. Com esses dados calculamos o Déficit de Pressão Vapor (DPV) em cada vegetação (Abtew & Melesse 2013).

Determinamos a relação das medidas do Ψ_f mínimo, antes do amanhecer (Ψ_{am}) e máximo, ao meio-dia (Ψ_{md}), para todas as espécies e fitofisionomias, de modo a analisarmos os tipos de regulação de Ψ_f . Usamos o modelo linear proposto por Martinez-Vilalta *et al.* (2014), $\Psi_{hf} = \Delta + \sigma * \Psi_s$, onde o Ψ_{hf} é o potencial hídrico foliar ao meio dia (Ψ_{md}) e Ψ_s é o potencial hídrico do solo, que inferimos ser semelhante ao potencial hídrico foliar antes do amanhecer (Larcher 1995, Tardieu & Simonneau 1998), σ representa o ângulo de inclinação e é uma medida de sensibilidade da transpiração da espécie às mudanças na disponibilidade de água e utilizamos este modelo para analisar a relação em cada espécie: $\Psi_{md} \sim \Psi_{am} + (\Psi_{am} | \text{indivíduos})$.

Os indivíduos de cada espécie foram incluídos como efeitos aleatórios e fixados no modelo para estimar os valores de inclinações (σ) e interceptações (Δ) das relações específicas entre o Ψ_{md} e Ψ_{am} para cada espécie. Cada conjunto de indivíduos de uma determinada espécie foi medido sob as mesmas condições ambientais. Em seguida, as espécies foram classificadas como isohídricas restritas se o valor de σ com seu intervalo de confiança (IC) (definido como $\sigma \pm 1$) incluísse o zero ($\sigma = 0$), como anisohídrica restrita se o IC do σ incluísse o 1 ($\sigma = 1$), como parcialmente isohídrica se IC não incluísse o 0 e 1 ($0 < \sigma < 1$), e anisohídrica extrema se não incluísse o 1 ($\sigma > 1$) (Martinez-Vilalta *et al.* 2014). Outra forma que inferimos o controle do potencial hídrico foi por meio do $\Delta\Psi_{md}$, que é a diferença entre o Ψ_f mínimo ao meio dia na época da chuva e o Ψ_f mínimo na época da seca (Martinez-Vilalta & Garcia-Forner 2017). Também utilizamos a variação do potencial hídrico foliar antes do amanhecer (*proxy* de raiz; $\Delta\Psi_{am}$), calculado pela diferença entre o Ψ_{am} na época da chuva e na época da seca para estimar a profundidade das raízes das espécies com relação a disponibilidade de água no solo (Scholz *et al.* 2012). Utilizamos os valores modulares dos deltas.

2.3 Análise de dados

Adotamos a nomenclatura de valor máximo de potencial hídrico (Ψ_{f-max}) para os potenciais menos negativos e o valor mínimo (Ψ_{f-min}) para os potenciais mais negativos. Para cada atributo

calculamos a média ponderada em cada fitofisionomia, sendo a média calculada usada como o peso a dominância relativa das espécies. Realizamos todas as análises no ambiente R 3.4.1 (R Core Team 2016), utilizamos os pacotes *weights*, *quantreg* e *Hmisc* (R Core Team 2016) e consideramos o valor $p < 0,05$.

Verificamos se a variável dependente Ψ_f variou entre as espécies, entre os quatro horários avaliados e em cada período do ano (seca e chuva). Analisamos também se o Ψ_f e demais atributos hidráulicos (Ψ_{\min} , $\Delta\Psi_{\text{am}}$ e $\Delta\Psi_{\text{md}}$) variaram entre as fitofisionomias (cerrado típico, cerradão e floresta estacional semidecidual) nos diferentes períodos (seca e chuva). Para as análises utilizamos o teste não paramétrico Kruskal-Wallis seguido do teste de Dunn como análise *post-hoc*. Os pacotes utilizados foram *plyr*, *dunn.Test* e *FSA* (Wickham 2011, Dunn 1964).

Calculamos o coeficiente de variância do Ψ_f e dos atributos (σ , Ψ_{\min} , $\Delta\Psi_{\text{am}}$ e $\Delta\Psi_{\text{md}}$) das fitofisionomias nos dois períodos (seca e chuvas), para a comparação da variância do Ψ_f entre as fitofisionomias aplicamos o teste Mood (dados não-paramétricos) e para os demais atributos, utilizamos o teste F, do pacote *stats* (R Core Team 2016). Aplicamos uma análise de regressão linear para relacionar os valores de Ψ_f das espécies com o déficit de pressão de vapor (DPV) em cada fitofisionomia nos dois períodos (seca e chuvas). Os dados de Ψ_f inicialmente não seguiam uma distribuição normal, pelo que foram transformados por meio de logaritmos na base 10. E para comparar as curvas de regressão linear entre Ψ_f e DPV das fitofisionomias realizamos uma ancova (*Standardised Major Axis - SMA*) pelo pacote *SMATR* (Warton *et al.* 2012).

3. RESULTADOS

3.1. Efeito da sazonalidade sobre o Ψ_f

Encontramos ampla variação do Ψ_f entre as 21 espécies avaliadas e também entre as fitofisionomias (Tabela 1). A variação do Ψ_f mínimo foi de -2,8 MPa (*Qualea grandiflora*) a -0,9 MPa (*Eriotheca gracilipes*) no período seco, enquanto o Ψ_f máximo variou entre -0,24 MPa (*Guapira graciliflora*) a -0,1 MPa (*Eriotheca gracilipes*), no período chuvoso. Em relação às comunidades, a floresta apresentou, em média, os menores valores, tanto do Ψ_f máximo (-0,3 MPa, chuvas) quanto do Ψ_f mínimo (-2,8 MPa, seca).

Os valores do Ψ_f avaliados para as 21 espécies, variaram de acordo com o período seco (Q^2 : 179,1; gl: 19; $p < 0,001$) e chuvoso (Q^2 : 39,2; gl: 19, $p < 0,001$) e diferiram também entre os horários do dia (seca= Q^2 : 82,3; gl: 3; $p < 0,001$; chuvas= Q^2 : 250,7; gl: 3, $p < 0,001$). No período seco

registramos diferença interespecífica nos valores do Ψ_f em cada fitofisionomia (CET= Q^2 : 51,7; gl: 6; $p < 0,001$; CEA= Q^2 : 56,4; gl: 6; $p < 0,001$ e FES= Q^2 : 3,5; gl: 6; $p < 0,001$). Por outro lado, no período chuvoso, somente as espécies do cerradão diferiram entre si em relação ao Ψ_f (Q^2 : 14,15; gl: 6; $p = 0,02$).

Tanto no período seco quanto no chuvoso, os valores do Ψ_f das espécies do cerrado típico e do cerradão foram similares e ambos diferiram da floresta ($p < 0,05$ para todos os testes, Fig. 2). Na seca, as espécies da floresta apresentaram os menores valores médios de Ψ_f em todos os horários, com um decréscimo contínuo entre o amanhecer e o meio dia, enquanto no período de chuvas, os valores do Ψ_f da floresta se mantiveram mais elevados em comparação às demais fitofisionomias (Fig. 2). Com relação a variabilidade do Ψ_f , verificamos que as fitofisionomias foram similares no período seco, enquanto que nas chuvas, a maior variabilidade foi registrada para o cerrado típico e o cerradão (Tabela 2).

Verificamos uma tendência de separação entre a floresta e as demais fitofisionomias, sendo que as espécies do cerradão e do cerrado típico aparentaram possuir estratégias hidráulicas similares (Tabela 2 & Fig. 2, 3). O Ψ_f mínimo também diferiu entre as fitofisionomias (Q^2 : 11,42; gl: 2, $p = 0,003$), sendo que os menores valores foram registrados para a floresta. Padrão similar foi registrado para o $\Delta\Psi_{am}$, o qual também diferiu entre as fitofisionomias, sendo que, se considerarmos o valor do $\Delta\Psi_{am}$ como uma estimativa de profundidade das raízes (*proxy*), verificamos que as espécies da floresta apresentaram maior $\Delta\Psi_{am}$ do que aquelas do cerrado típico e do cerradão (Fig. 3).

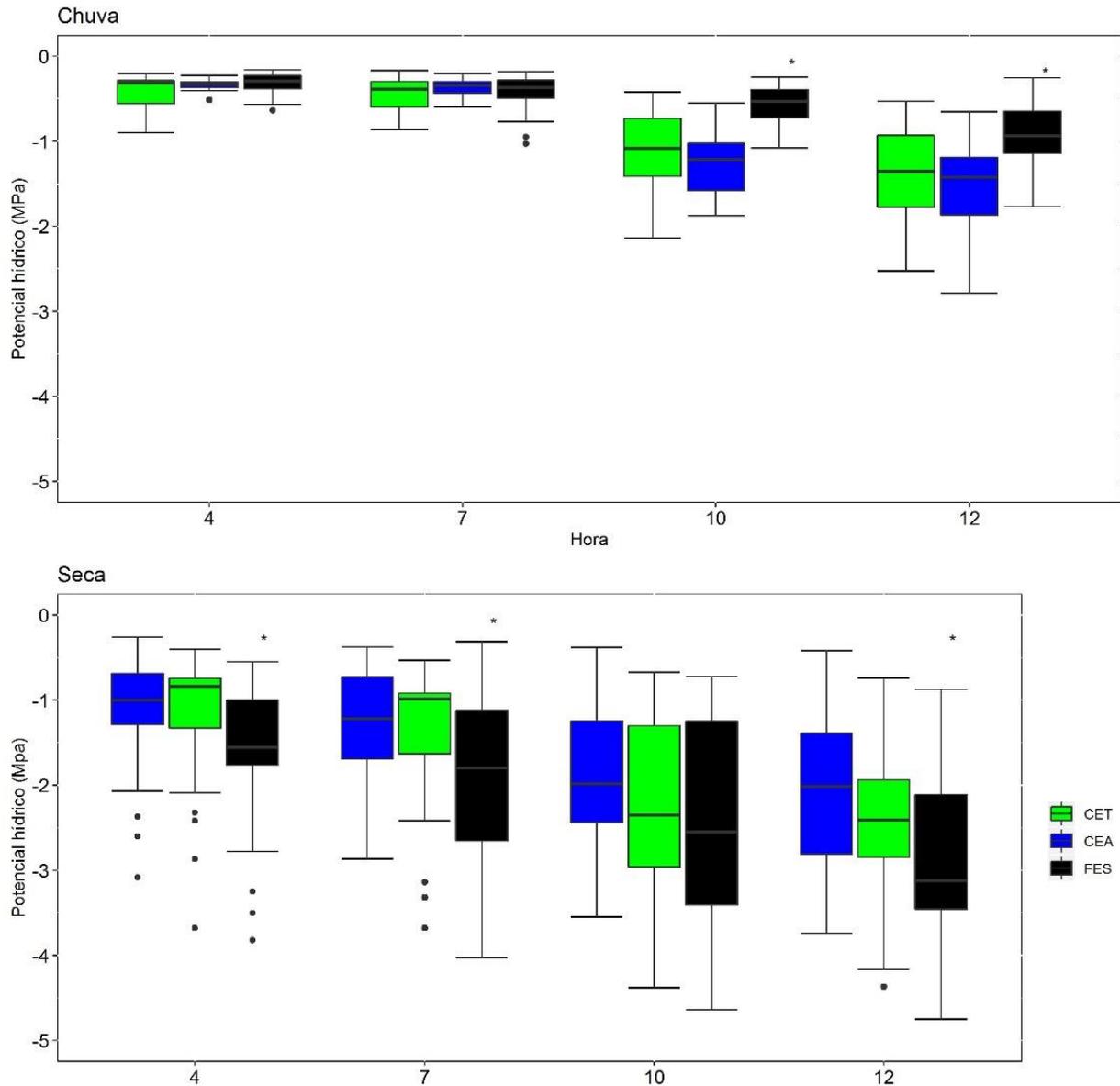


FIGURA 2 Comparações do Ψ_f entre os diferentes períodos (seco e chuvoso) e horários avaliados em cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES). Comparações estatisticamente significativas: FES e CET (seco: $Z= 4,48$; $p = 0,00$ e chuvoso: $Z= -3,94$; $p = 0,00$); FES e CEA (seco: $Z= 1,97$; $p = 0,00$ e chuvoso: $Z=3,89$; $p = 0,00$). O asterisco indica diferenças significativas ($p < 0,05$).

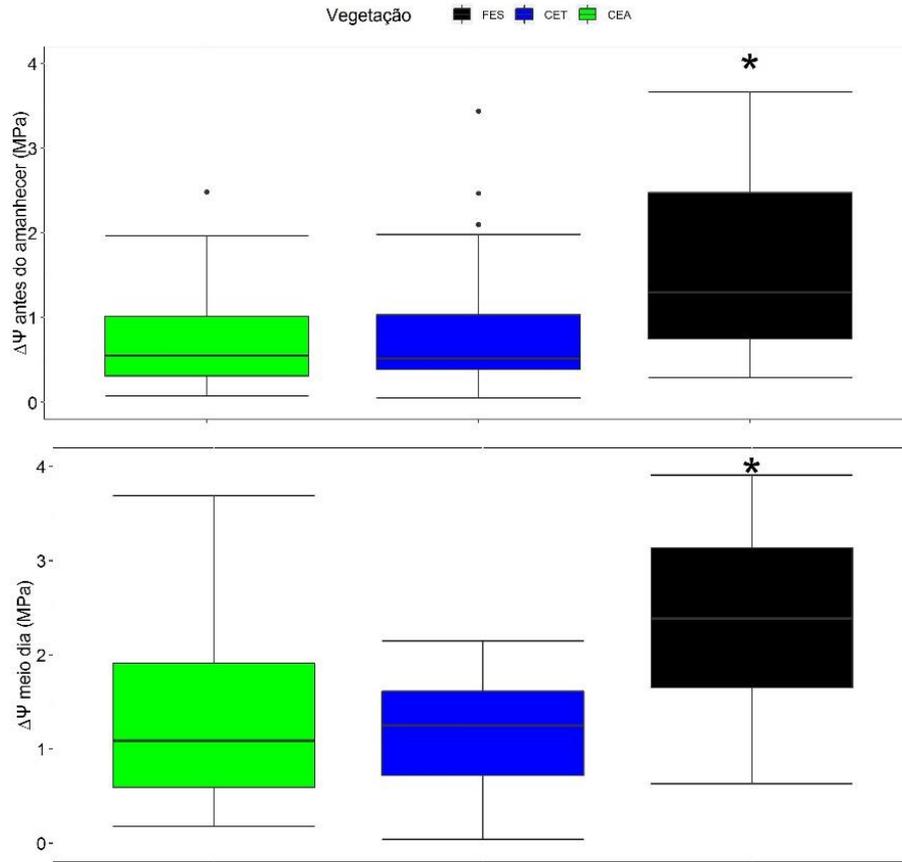


FIGURA 3 Comparação entre as três fitofisionomias (floresta estacional semidecidual: preto, cerrado: verde e cerrado típico: azul) com referência à variação (Δ) do Ψ_f antes do amanhecer (MPa) ($\Delta\Psi_{am}$) (Q^2 :16,92, gl: 2, $p < 0,001$) e a variação do Ψ_f ao meio-dia (MPa) (Q^2 : 26,26; $p < 0,001$). Asterisco representa diferenças significativas pelo teste Dunn. Valor do $\Delta\Psi_{am}$ das espécies da floresta com relação as espécies do cerrado típico (Q^2 : 3,35; $p = 0,00$) e do cerrado (Q^2 : 3,72; $p = 0,00$).

TABELA 1. Espécies de cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES) e as respectivas dominâncias relativas (DoR) em cada comunidade. Valores médios dos atributos hidráulicos: ângulo de inclinação (σ) entre a relação do potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) antes do amanhecer (Ψ_{fam}) e ao meio-dia (Ψ_{fmd}), Ψ mínimo (Ψ_{fmin}), variação do Ψ_f antes do amanhecer ($\Delta\Psi_{fam}$) e variação do Ψ_f ao meio-dia ($\Delta\Psi_{fmd}$). Fenologia foliar (F) classificada em brevidecídua (BD), decídua (DE) ou sempre-verde (SV).

Espécies (Famílias)	F	DoR	σ	Ψ_f min	$\Delta\Psi_f$ am	$\Delta\Psi_f$ md
Cerrado típico						
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil. (Dilleniaceae)	BD	4,6	1,2	-2,0	-0,8	-0,5
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns (Malvaceae)	SV	3,5	0,2	-1,1	-0,6	-1,4
<i>Euplassa inaequalis</i> (Pohl) Engl. (Proteaceae)	BD	4,2	1,3	-2,0	-0,4	-1,0
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Shum.) Lundell (Nyctagin.)	DE	3,7	0,5	-2,3	-1,9	-0,3
<i>Qualea parviflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	DE	9,6	0,7	-1,7	-0,5	-1,4
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	DE	3,4	0,8	-2,8	-1,5	-1,2
<i>Roupala montana</i> (Klotzsch) K.S.Edwards (Proteaceae)	SV	5,7	0,9	-2,4	-0,4	-0,8
Cerradão						
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K.Schum.) A.Robyns (Malvaceae)	SV	4,3	0,0	-0,9	-1,5	-0,3
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers. (Metteniusaceae)	SV	7,5	0,6	-1,8	-0,9	-1,4
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng. (Chrysobalanaceae)	SV	20,5	0,8	-1,6	-0,4	-0,3
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC (Myrtaceae)	SV	4,4	0,8	-2,5	-0,9	-0,8
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G.Silva & H.C.Lima (Fabaceae)	SV	17,4	1,4	-2,4	-0,5	-1,2
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. (Anacardiaceae)	BD	5,2	0,4	-1,4	-1,1	-1,6
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart. (Annonaceae)	SV	4,8	0,6	-2,0	-0,6	-1,0
Floresta Estacional Semidecidual						
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl. (Rubiaceae)	SV	7,7	0,8	-2,3	-2,0	-2,1
<i>Brosimum rubescens</i> Taub. (Moraceae)	SV	3,3	1,8	-1,4	-1,9	-3,3
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke (Peraceae)	SV	9,4	0,8	-2,4	-1,8	-2,3
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C.Sm. (Celastraceae)	BD	3,9	2,9	-2,1	-0,8	-1,5
<i>Ephedranthus parviflorus</i> S. Moore (Annonaceae)	SV	10	1,34	-2,4	-1,6	-2,5
<i>Mabea fistulifera</i> Mart. (Euphorbiaceae)	BD	6,4	1,95	-1,7	-1,7	-2,5
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart (Burseraceae)	SV	8,6	1,16	-1,7	-0,9	-2,2

Nyctagin.= Nyctaginaceae

TABELA 2 Média (μ), desvio padrão (dp) e coeficiente de variação (CV) para o potencial hídrico foliar (Ψ_f) considerando todos os horários e espécies avaliadas em cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES). Comparamos as variâncias dos atributos por meio do teste Mood. Valores de p em negrito quando significativos ($p < 0,05$).

Vegetação	Potencial hídrico foliar		
	Períodos	$\mu \pm dp$	CV
Cerrado típico	Chuva	-0,87 \pm 0,61	-70,1
	Seca	-1,77 \pm 0,99	-55,6
Cerradão	Chuva	-0,84 \pm 0,58	-68,4
	Seca	-1,60 \pm 0,87	-54,4
Floresta estacional semidecidual	Chuva	-0,56 \pm 0,33	-54,3
	Seca	-2,23 \pm 1,16	-52,3
Teste Mood			
Períodos	CET x CEA	CET x FES	CEA x FES
Chuva	Z = 0,83 $p = 0,40$	Z = 2,91 $p = \mathbf{0,00}$	Z = 1,94 $p = \mathbf{0,05}$
Seca	Z = 0,69 $p = 0,48$	Z = -0,39 $p = 0,68$	Z = -1,60 $p = 0,10$

3.2. Regulação do Ψ_f

Verificamos que 47% das espécies são parcialmente isohídricas e 43% são anisohídricas extremas (Fig. 4). *Eriotheca gracilipes* foi a única espécie isohídrica restrita (10%), apresentando o mesmo padrão tanto no cerrado típico quanto no cerradão. Quando separamos por fitofisionomias, observamos que 57% das espécies do cerrado típico e do cerradão são parcialmente isohídricas, enquanto as espécies da floresta estacional semidecidual são, em sua maioria (71%), anisohídricas extremas. Verificamos ainda que todas as espécies decíduas são parcialmente isohídricas, enquanto as sempre-verdes e brevidecíduas variam entre as fitofisionomias (Tabela 1). *Cheilochlinium cognatum* e *Eriotheca gracilipes* são as duas espécies que ocupam os extremos em termos de regulação do Ψ_f (Fig. 4).

A maior variância do σ foi registrada no cerradão (60,5%), o que pode refletir a diversidade de composição de espécies dessa fitofisionomia, com espécies tanto típicas de cerrado típico, como de floresta estacional semidecidual (Fig. 4). Não verificamos um padrão semelhante entre σ e $\Delta\Psi_{md}$, ambos utilizados para estimar a regulação do potencial hídrico foliar, principalmente em espécies de cerrado típico e cerradão (e.g. *Davilla elliptica*, *Qualea parviflora* e *Emmotum nitens*) (Fig. 4 & Tabela 1). Entretanto, quase todas as espécies da floresta estacional semidecidual apresentaram o mesmo padrão de regulação do Ψ_f para σ e $\Delta\Psi_{md}$, bem como os maiores valores de variação, indicando menor controle no uso de água e menor variabilidade, enquanto as espécies de cerrado

típico e cerrado apresentaram coeficientes de variação similares (Fig. 3 & Tabela 3). Os valores da média ponderada dos atributos hidráulicos de cada fitofisionomia confirmaram que há um padrão similar entre o cerrado típico e o cerrado e valores mais negativos para as espécies que compõe a floresta (Tabela 4).

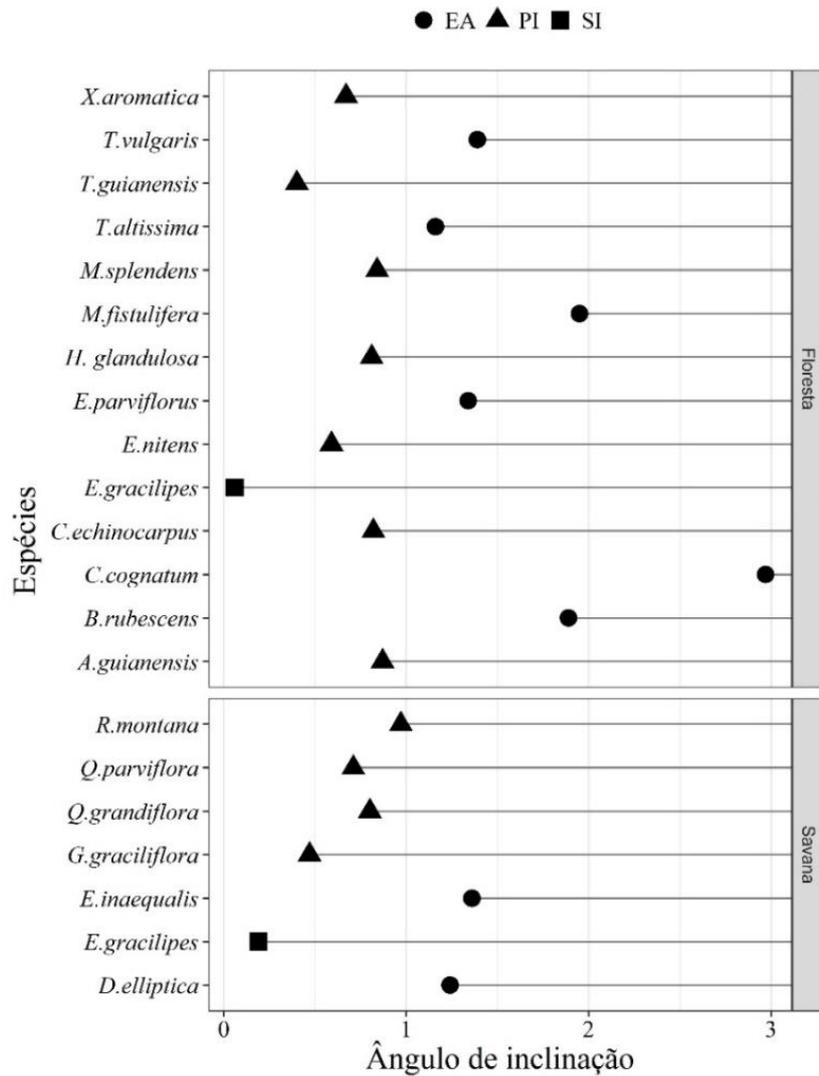


FIGURA 4. Regulação de potencial hídrico foliar das 21 espécies separadas em dois grupos: Floresta (considerando o cerrado e a floresta estacional semidecidual) e Savana (cerrado típico). O ângulo de inclinação ($\sigma \pm IC$ – intervalo de confiança) estima o valor que permite classificar a espécie em isohídrica restrita (SI), parcialmente isohídrica (PI) e anisohídrica extrema (EA). Nenhuma espécie foi identificada como anisohídrica restrita. Nomes completos das espécies encontram-se na Tabela 1.

TABELA 3 Média (μ) \pm desvio padrão (dp) e coeficiente de variação (CV) para os atributos hidráulicos analisados em espécies do cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES). Comparamos as variâncias dos atributos por meio do teste F. Valores de p em negrito quando significativos ($p < 0,05$). Sendo: σ = ângulo entre a relação do Ψ_f ao meio-dia e ao amanhecer (MPa MPa^{-1}), Ψ_{fmin} = Potencial mínimo, $\Delta\Psi_{\text{am}}$ = variação do Ψ_{fam} antes do amanhecer e $\Delta\Psi_{\text{md}}$ = variação do Ψ_{fmd} meio-dia.

Atributos	CET		CEA		FES		CET/CEA	CET/FES	CEA/FES
	$\mu \pm dp$	CV	$\mu \pm dp$	CV	$\mu \pm dp$	CV	teste F	teste F	teste F
σ	0,82 $\pm 0,41$	-50,3	0,68 $\pm 0,41$	-60,5	1,57 $\pm 0,76$	-48,7	1,00 $P = 0,49$	0,29 $p = 0,16$	0,29 $p = 0,16$
Ψ_{fmin}	-2,4 $\pm 0,87$	-36,4	-2,06 $\pm 1,10$	-45,2	-2,90 $\pm 1,07$	-37,1	0,86 $p = 0,70$	0,65 $p = 0,22$	0,75 $p = 0,40$
$\Delta\Psi_{\text{fam}}$	-0,83 $\pm 0,76$	-91,1	-0,87 $\pm 1,16$	-134,0	-1,55 \pm 1,06	-68,4	0,60 $p = 0,16$	1,40 $p = 0,33$	0,43 $p = \mathbf{0,00}$
$\Delta\Psi_{\text{fmd}}$	-0,97 $\pm 0,79$	-82,1	-0,95 $\pm 0,78$	-82,1	-2,33 $\pm 1,00$	-43,1	1,03 $p = 0,92$	0,60 $p = 0,15$	0,62 $p = 0,15$

TABELA 4 Média ponderada (\pm intervalo de confiança) dos atributos hidráulicos determinada por meio da dominância em área basal das espécies em cada fitofisionomia. Sendo: σ = ângulo entre a relação do potencial hídrico foliar (Ψ_f) ao meio-dia e ao amanhecer (MPa MPa^{-1}), Ψ_{fmin} = Ψ_f mínimo, $\Delta\Psi_{\text{am}}$ = variação do Ψ_{fam} antes do amanhecer e $\Delta\Psi_{\text{md}}$ = variação do Ψ_{fmd} meio-dia.

Atributos hidráulicos	Cerrado típico	Cerradão	Floresta estacional semidecidual
σ	0,81 \pm 0,93	0,67 \pm 0,85	1,54 \pm 1,12
Ψ_{min}	-2,26 \pm 0,06	-2,12 \pm 0,62	-2,83 \pm 0,63
$\Delta\Psi_{\text{am}}$	-0,80 \pm 0,26	-0,92 \pm 0,44	-1,38 \pm 0,46
$\Delta\Psi_{\text{md}}$	-1,05 \pm 0,24	-0,80 \pm 0,27	-2,50 \pm 0,49

3.3. Efeito do déficit de pressão de vapor (DPV) sobre o potencial hídrico foliar (Ψ_f)

O DPV diferiu entre as fitofisionomias, mas foi maior no período da seca em todas as áreas (Tabelas 5 & 6), com significativa correlação positiva entre o DPV e o Ψ_f (Fig. 5). A floresta apresentou os menores valores de Ψ_f e a menor amplitude do DPV em ambos os períodos (Fig. 5 & Tabela 6).

No período seco, o DPV do cerrado típico foi 20% maior do que o registrado no cerradão e cerca de 30% maior do que o da floresta ($DPV_{CET} > DPV_{CEA} > DPV_{FES}$), confirmando que as espécies estão sujeitas a uma maior demanda hídrica atmosférica nesse período (Tabela 5). Verificamos ainda que há uma relação direta entre a diminuição do Ψ_f e o aumento do DPV, onde o cerradão, que é uma formação florestal, apresentou variações ambientais mais próximas às registradas para o cerrado típico (formação savânica) do que com a floresta, a qual apresentou os menores Ψ_f no período seco (Fig. 5 & Tabela 6).

TABELA 5 Caracterização do déficit de pressão de vapor (KPa) das fitofisionomias avaliadas (CET= cerrado típico, CEA= cerradão e FES= floresta estacional semidecidual) em períodos de seca ($r^2 = 0,14$; $p < 0,001$) e chuva ($r^2 = 0,32$; $p < 0,001$).

Períodos	CET	CEA	FES
Seca			
Máximo	4,95	4,73	3,77
Mínimo	0,43	0,18	0,3
Médio	2,43 ± 1,63	1,94 ± 1,59	1,69 ± 1,64
Chuva			
Máximo	2,80	3,13	1,13
Mínimo	0	0	0
Médio	0,92 ± 1,52	0,74 ± 1,53	0,2 ± 1,63

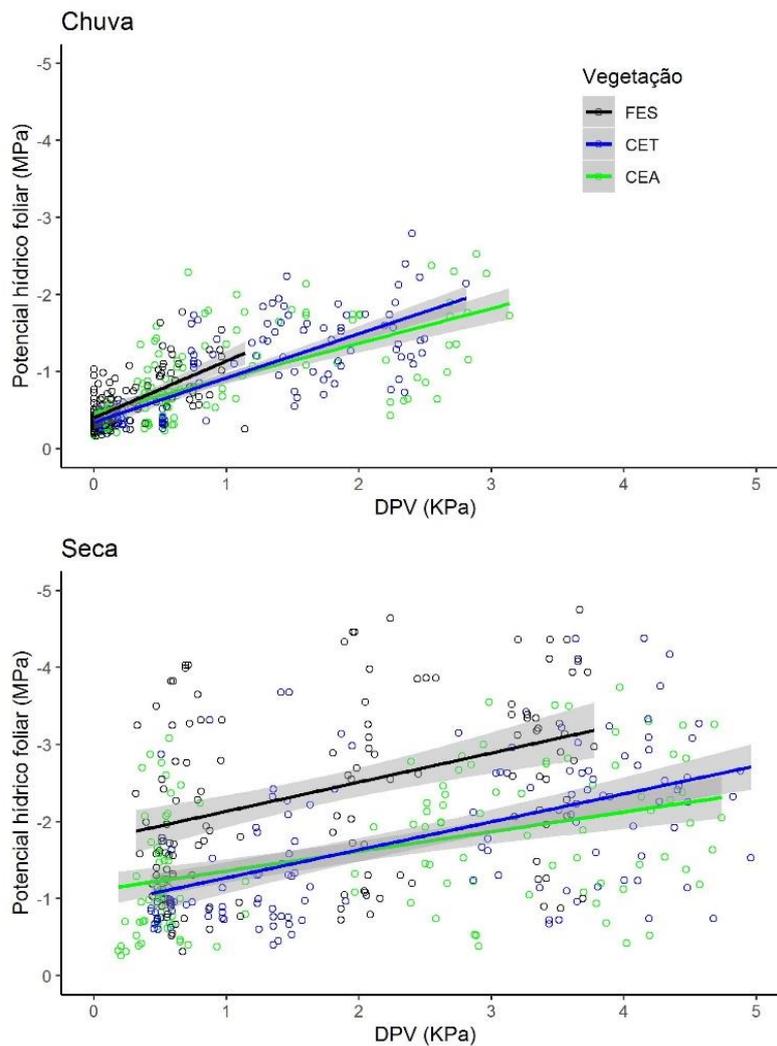


FIGURA 5 Regressão linear entre o potencial hídrico foliar (MPa) e o Déficit de Pressão de Vapor (DPV, KPa) das fitofisionomias cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES), na Transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Os círculos representam os indivíduos amostrados em cada fitofisionomia. Ancova entre as retas diferiram tanto na chuva ($p < 0,001$) quanto na seca ($p < 0,001$) (*Standardised Major Axis - SMA*).

TABELA 6 Coeficientes e intervalo de confiança (IC) das retas de regressão linear entre o déficit de pressão vapor e o potencial hídrico foliar das fitofisionomias cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES) nos períodos seco e chuvoso.

Vegetação	Períodos	Coefficiente e IC	r^2
FES	Seco	-1,02, -0,32 a -0,99	0,13
	Chuvoso	-1,16, -0,25 a -0,36	0,39
CEA	Seco	-0,56, -0,27 a -0,73	0,20
	Chuvoso	-0,66, -0,17 a -0,38	0,46
CET	Seco	-0,68, -0,16 a -0,42	0,28
	Chuvoso	-0,72, -0,11 a -0,30	0,62

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados apontaram que existem diferentes estratégias de uso e captação de água entre as espécies e fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia. Verificamos uma distinção de funcionamento hidráulico das espécies da floresta em relação às do cerrado típico e do cerradão, sendo que nesses dois últimos as espécies tenderam à maiores regulações do Ψ_f (estratégias isohídricas) e menores regulações (estratégias anisohídricas) na floresta.

4.1. Funcionamento hidráulico das espécies e fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia

Verificamos que o déficit hídrico, registrado em função da marcante sazonalidade climática, determina diferentes padrões nas estratégias de uso e captação de água nas fitofisionomias avaliadas. Esperávamos que a principal diferença nos atributos hidráulicos ocorresse entre as fitofisionomias extremas, de um lado o cerrado típico e do outro a floresta estacional semidecidual. Além disso, tínhamos a expectativa de que as espécies do cerradão (tipo transicional entre o cerrado e a floresta) apresentassem uma resposta intermediária para os atributos hidráulicos avaliados. Entretanto, verificamos que os atributos hidráulicos das espécies do cerradão (ambiente florestal) apresentaram maior similaridade com os registrados para as espécies do cerrado típico (ambiente savânico). Verificamos também que o cerradão apresentou maior amplitude de variação para todos os atributos hidráulicos avaliados, o que reflete a maior diversidade de estratégias nas espécies que compõem essa vegetação ecotonal (Ratter *et al.* 1973, 1997; Marimon *et al.* 2006, 2014).

Assim, em termos de atributos hidráulicos das espécies, sugerimos que o o cerrado típico aqui avaliado já se encontra em uma fase sucessional de adensamento, caracterizando um cerrado denso (Ribeiro & Walter 1998, Morandi *et al.* 2016). O cerrado típico e o cerradão são geograficamente muito próximos (900 m), com solos, topografia (Marimon-Junior & Haridasan 2005) e DPV similares, o que reforça o funcionamento hidráulico similar observado no presente estudo. Topografia e características físicas dos solos estão relacionadas com o nível de águas subterrâneas e com o regime de umidade que podem alterar o conteúdo de água nas plantas e a absorção de água do solo, sendo fatores-chave no padrão hidráulico das plantas (Villalobos-Vega *et al.* 2014).

Com relação aos atributos hidráulicos, verificamos nítida diferença entre dois grupos: o primeiro, composto por espécies do cerrado típico e do cerradão, com estratégias de maior regulação do potencial hídrico, e o segundo, das espécies da floresta estacional semidecidual, com menor regulação. As espécies do cerrado típico e do cerradão, a maioria das quais foram caracterizadas como

parcialmente isohídricas, estão expostas a um maior DPV, e também regulam melhor e apresentam valores maiores de Ψ_f . Além disso, a menor variação do Ψ_{am} (valores não caíram muito no período seco) sugere que as espécies de cerrado típico e cerradão estão em solos mais profundos e, conseqüentemente, com maior acesso à água no solo (Palhares *et al.* 2010).

Além disso, a maior regulação do Ψ_f registrado para as plantas do cerrado típico e do cerradão, sujeitas à alta demanda evaporativa da atmosfera (DPV), pode estar relacionada à regulação mais eficiente da abertura dos estômatos, especialmente quando ocorre em resposta às mudanças no DPV e resulta em uma maior eficiência no uso de água (Franco & Luttge 2002). Em tais condições, as raízes mais profundas são atributos decisivos no equilíbrio do balanço hídrico dos ecossistemas de Cerrado (Oliveira *et al.* 2005), mesmo envolvendo maior custo de manutenção de um sistema de raízes mais profundas ou um rígido controle do balanço hídrico das plantas (Franco *et al.* 2005). Como exemplo, temos *Eriotheca gracilipes*, variou pouco o potencial hídrico foliar que, para suportar a alta demanda evaporativa (DPV) desses ambientes, sugere ter acesso a água profunda. De acordo com Durigan *et al.* (2012), essa espécie investe em uma raiz principal em torno de 2,5 m e não apresenta abundância de raízes finas, e isso explica o fato do potencial hídrico foliar dela não cair tanto porque ela possivelmente tem sempre acesso a água independente da sazonalidade marcante.

Por outro lado, as espécies da floresta apresentaram menor regulação do Ψ_f , com maior decaimento do Ψ_f e maior $\Delta\Psi_{am}$, indicando menor acesso à água no solo. Nesse caso, as espécies transpiram mais intensamente provavelmente devido às suas características de pouco controle estomático, tanto no período seco quanto no chuvoso, o que foi confirmado no presente estudo pela diminuição do Ψ_f . Essas estratégias também podem indicar um mecanismo de manutenção da temperatura das folhas e redução do efeito negativo do DPV (Tardieu *et al.* 1998). Quando se trata da disponibilidade hídrica do solo, mesmo que as estimativas de profundidade das raízes tenham sido consideradas rasas e com acesso limitado às camadas profundas do solo, elas podem compensar em uma capacidade de absorção mais eficiente de água (Butler *et al.* 2013). Como indicado por Butler *et al.* (2013), espécies que ocorreram nas mesmas áreas desse estudo, a absorção de água por área de raiz superficial aumenta com o diâmetro das árvores. Os autores verificaram que as espécies do cerrado típico apresentariam menores valores do índice de absorção de área das raízes ($0,03 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), quando comparadas às espécies do cerradão ($0,07 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) e da floresta ($0,11 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), as quais apresentaram maior eficiência na capacidade de absorção por área das raízes superficiais.

Assim, as espécies da floresta suportam maior tolerância ao déficit hídrico devido às condições ambientais que proporcionam comportamento anisohídrico, caracterizado por estômatos abertos e taxas fotossintéticas maiores por longos períodos, mesmo com o decréscimo do Ψ_f (Sade *et al.* 2012). Nesse caso, acreditamos que os menores valores de DPV, registrados na floresta,

proporcionam um ambiente leve a moderado sob estresse abiótico que influencia diretamente as plantas bem como a capacidade das mesmas diante da sazonalidade climática (Sade *et al.* 2012).

4.2. Variabilidade interespecífica no funcionamento hidráulico

As diferenças registradas no Ψ_f entre as espécies sugerem que há grande variação interespecífica de regulação do funcionamento hidráulico nas fitofisionomias avaliadas. As espécies possuem ampla variação nos atributos hidráulicos que são dependentes do acesso à água do solo e da demanda evaporativa atmosférica. Esses fatores são os principais impulsionadores ambientais que influenciam o funcionamento hidráulico das plantas, regulando as trocas gasosas, a transpiração e a fotossíntese (Buckley & Mott 2013). Dessa forma, em uma mesma fitofisionomia encontramos espécies que apresentaram estratégias de maior (*Eriotheca gracilipes*) ou menor (*Tapirira guianensis*) regulação do potencial hídrico foliar no cerrado, com estimativa de alcance (*Euplassa inaequalis*) ou não (*Guapira graciliflora*) às camadas mais profundas do solo no cerrado típico e com suporte de maiores tensões no xilema (*Chaetocarpus echinocarpus*, *Ephedranthus parviflorus*) ou menores (*Brosimum pubescens*) na floresta.

Essas estratégias hidráulicas distintas parecem envolver também outras características estruturais (e.g. anatômicas e morfológicas) nos vários níveis da planta (Sperry *et al.* 2008). Neste caso, a variabilidade de caracteres morfofuncionais nas comunidades vegetais, em uma escala local e global, constitui uma evidência de que as espécies particionam eficientemente os recursos e estão relacionadas com as estratégias ecológicas das mesmas (Meinzer *et al.* 1999, Brum *et al.* 2017), de fato a variação na disponibilidade hídrica é uma dimensão do nicho das espécies que representa uma complexa condição de recurso intrinsecamente conectada à disponibilização de outros recursos (Araya *et al.* 2010). Nossos resultados indicaram também que o funcionamento hidráulico distinto entre as espécies caracteriza respostas dependentes à sazonalidade climática, visto que todas as fitofisionomias avaliadas estão sujeitas ao efeito da sazonalidade, principalmente no período seco, onde ocorre maior amplitude do DPV. Nesse caso, a disponibilidade de água nas plantas e no ambiente e a dinâmica de interação solo-planta-atmosfera determinam as respostas ao stress biótico e abiótico (Sade *et al.* 2012).

Embora tenhamos registrado diferentes estratégias no uso e captação de água, as espécies da floresta apresentaram um padrão similar entre si para a maioria dos atributos hidráulicos, operando com valores menores de Ψ_f tanto na seca quanto nas chuvas. Essa estratégia permite que as plantas operem numa faixa de Ψ_f mais negativo e o regulem de acordo com o DPV, ou seja, uma estratégia tipicamente anisohídrica (Mc Dowell *et al.* 2008). Por outro lado, as espécies do cerrado típico e do

cerradão apresentaram, em geral, maiores diferenças entre os atributos hidráulicos e estariam de acordo com modelos teóricos que predizem que em ambientes mais áridos ou savânicos a limitação de recursos hídricos selecionaria diferentes estratégias relacionadas ao uso e à conservação de água (Meinzer *et al.* 1999). Assim, essas diferentes estratégias hidráulicas favorecem que uma maior diversidade de espécies consiga ocorrer, especialmente naqueles ambientes onde fortes filtros ambientais são mais evidentes, como no cerrado típico e no cerradão (Neyret *et al.* 2016).

4.3. Características hidráulicas entre as fitofisionomias diante das mudanças climáticas

As características hidráulicas podem refletir a história evolutiva das espécies que moldam seus desempenhos ao longo dos anos sob influência das condições ambientais (Reich 2014), o que ficou evidenciado nesse estudo pelas distintas respostas apresentadas pelas espécies de ambiente savânicos e florestais. Assim, se os eventos extremos de seca se tornarem mais intensos e frequentes nessa zona de tensão ecológica na borda sul-amazônica (Marimon *et al.* 2014; Coe *et al.* 2016, Reis *et al.* 2018, Rifai *et al.* 2018), com uma desregulação do mecanismo de demanda e suprimento de água no ambiente (aumento do DPV e redução da umidade do solo), é possível que desponham espécies e fitofisionomias mais resistentes e outras mais vulneráveis aos eventos de seca (Mc Dowell 2011). De qualquer maneira, sabemos que as formações savânicas apresentaram espécies com características de maior regulação do Ψ_f , preservando o transporte de água e evitando falhas hidráulicas (exemplo, *Guapira graciliflora*), mesmo que às custas da redução no balanço de carbono e um possível superaquecimento causado por dano fotossintético (Mc Dowell *et al.* 2008). Por outro lado, as espécies da floresta apresentaram adaptações para tolerar tensões mais negativas do xilema, ou seja, apresentam menor regulação do Ψ_f (exemplo, *Cheiloclinium cognatum*) e são mais suscetíveis às falhas hidráulicas (Mc Dowell *et al.* 2008, Mc Dowell 2011), especialmente em situações de seca extrema. Assim, na floresta esse comportamento é oportunista e de risco e sob condições de estresse mínimo ou moderado pode até ser benéfico, mas não conferirá benefícios sob condições de estresse intenso e/ou prolongado (Sade *et al.* 2012).

A maior e menor regulação hidráulica podem acarretar em implicações severas para as plantas, mas alguns estudos demonstraram que em espécies isohídricas o embolismo é mais frequente, pois o $\Psi_{f \min}$ é próximo ao P50 (valor de Ψ_f no qual a condutividade hidráulica foliar reduz pela metade), com uma margem de segurança muito pequena (Mc Dowell 2011). Por outro lado, o referido autor, observou também que as espécies anisohídricas apresentam uma margem de segurança maior porque mantêm uma tensão do xilema acima dos valores de potencial hídrico que normalmente causam a embolia. Nesse caso, a margem de segurança pode ser uma característica importante que varia muito

entre as espécies, e provavelmente é mais adaptável em ambientes com limitação de água (Brodribb 2017), visto que a duração e a intensidade do período seco proporcionam respostas diferentes no funcionamento hidráulico das plantas e na assimilação de carbono (Mc Dowell *et al.* 2008).

5. CONCLUSÃO

O funcionamento hidráulico das espécies dominantes das três fitofisionomias diferiu em resposta à marcante sazonalidade climática da região. As espécies do cerrado típico e do cerrado apresentaram características similares entre si para as estratégias hidráulicas, com maior regulação do Ψ_f , sob efeitos mais intensos do DPV e sugerimos maior acesso a água no solo. Por outro lado, as espécies da floresta apresentaram menor regulação do Ψ_f , menor acesso a água profunda e sob menores efeitos do DPV. Essas características demonstraram dois grupos vegetacionais distintos: um com maior regulação e com comportamento isohídrico (cerrado típico e cerrado) e outro com menor regulação e comportamento anisohídrico (floresta estacional semidecidual), ambos sob condições climáticas atuais.

Caso os eventos de seca se tornem mais intensos e frequentes na região, as espécies da floresta, que apresentaram menor regulação hidráulica, poderão ser as mais vulneráveis. Contudo, se adicionarmos novos atributos de resistência, como o potencial hídrico crítico (P50) e a margem de segurança, ambos integrados aos atributos de regulação do Ψ_f , poderemos compreender melhor as condições de resistência à seca das espécies e fitofisionomias. Acreditamos que esse estudo avaliou atributos inéditos para a região de transição para os dois maiores biomas brasileiros e foi um avanço no conhecimento dos padrões de funcionamento hidráulico de vegetações da transição, principalmente para compreendermos melhor as possíveis respostas hidráulicas das espécies em um cenário climático futuro de eventos extremos de seca.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABTEW, W. AND A. MELESSE. 2013. Vapor Pressure Calculation Methods. In: Evaporation and Evapotranspiration, pp.53-62. Springer, Dordrecht.
- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J., I. OLIVERAS, S. RIFAI, S. FAUSET, S. ADU-BREDU, K. FFUMBAFFOE, T. R. BAKER, T. R. FELDPAUSCH, A. GVOZDEVAITE, W. HUBAU, N. J. B. RAFT, S. L. LEWIS, S. MOORE, U. NIINEMETS, T. PEPRAH, O. L. PHILIPS, K. ZIEMINSKA, B.

- ENQUIST AND Y. MALHI. 2019. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. *Ecology Letters* 22: 855-865.
- ASKEW, G. P., D. J. MOFFATT, R. F. MONTGOMERY AND P. L. SEARL. 1970. Interrelationships of soils and vegetation in the savanna–forest boundary zone of north eastern Mato Grosso. *Geogr. J.* 136: 370–376.
- ARAYA, Y. N., J. SILVERTOWN, D. J. GOWING, K. J. MCCONWAY, H. P. LINDER AND G. MIDGLEY. 2011. A fundamental, eco-hydrological basis for niche segregation in plant communities. *New Phytologist* 189: 253–258.
- BRODRIBB, T. J. 2017. Commentary. *New Phytologist* 215: 9–11.
- BRUM, M., G. S. TEODORO, A. ABRAHÃO AND R. S. OLIVEIRA. 2017. Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the campos rupestres, a tropical montane biodiversity hotspot. *Plant soil* 420: 467-480.
- BUCCI, S. J., F. G. SCHOLZ, G. GOLDSTEIN, W. A. HOFFMANN, F. C. MEINZER, A. FRANCO, T. GIAMBELLUCA AND F. MIRALLES-WILHELM. 2008. Controls on stand transpiration and soil water utilization along a tree density gradient in a Neotropical savanna. *Agricultural and forest meteorology* 148: 839–849.
- BUCKLEY, T. N. AND K. A. MOTT. 2013. Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant, Cell and Environment* 36: 1691–1699.
- BUTLER A., B. H. MARIMON-JUNIOR, L. MARACAHIPES, B. S. MARIMON, D. V. SILVERIO, E. A. OLIVEIRA, E. LENZA, T. R. FELDPAUSCH, P. MEIR AND J. GRACE. 2013. Absorbing Roots Areas and Transpiring Leaf Areas at the Tropical Forest and Savanna Boundary in Brazil. 2013. *In*: C. PERRAULT AND L. BELLAMY (Eds). *Savannas: Climate, Biodiversity and Ecological Significance*, pp. 107-126. Nova Science Publishers, Exeter.
- CUNNINGHAM, S. 2004. Stomatal sensitivity to vapour pressure deficit of temperate and tropical evergreen rainforest trees of Australia. *Trees* 18: 399–407.
- DUNN, O. J. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* 6: 241-252.
- DURIGAN, G., A. C. G. MELO AND J. S. BREWER. 2012. The root to shoot ratio of trees from open- and closed-canopy cerrado in south-eastern Brazil. *Plant, Ecology & Diversity* 5: 333-343.
- ELIAS, F., B. S. MARIMON, L. GOMES, M. FORSTHOFER, M. F. ABREU, S. A. REIS, E. LENZA, D. D. FRANCAZAK AND B. H. MARIMON-JUNIOR. 2013. Resiliência de um cerrado submetido a perturbações intermediárias na transição Cerrado-Amazônia. *Biotemas* 26: 49-62.
- FRANCO, A. C. 2002. Ecophysiology of cerrado woody plants. *In*: P. S. OLIVEIRA AND R. J. MARQUIS (Eds.). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, pp. 178-197. Columbia University Press, New York.

- FRANCO, A. C. AND U. LÜTTGE. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131: 356–365.
- FRANCO, A. C., M. BUSTAMANTE, L. S. CALDAS, G. GOLDSTEIN, F. C. MEINZER, A. R. KOZOVITS, P. RUNDEL AND V. T. CORADIN. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- FRANCO, A. C., S. MATSUBARA AND B. ORTHEN. 2007. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology* 27: 717–725.
- INMET. Página inicial. <http://www.inmet.gov.br/portal> Acesso 10 maio 2018.
- JONES, H. G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 49: 387–398.
- JUAREZ, R. I. N., M. G. HODNETT, R. FU, M. L. GOULDEN AND C. V. RANDOW. 2007. Control of Dry Season Evapotranspiration over the Amazonian Forest as Inferred from Observations at a Southern Amazon Forest Site. *Journal of Climate* 20: 2827-2839.
- KOTTEK, M., J. GRIESER C. BECK, B. RUDOLF AND F. BUBEL. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 59-263.
- KUNZ, S. H., N. M. IVANAUSKAS, S. V. MARTINS, E. SILVA, AND D. STEFANELLO. 2008. Aspectos florísticos e fitossociológicos de um trecho de Floresta Estacional Perenifólia na Fazenda Trairão, Bacia do rio das Pacas, Querência-MT. *Acta Amazonica* 38: 245-254.
- LARCHER, W. 1995. *Physiological Plant Ecology: ecophysiology and stress physiology of functional group*, p. 433. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, NY.
- MARIMON, B. S., E. S. LIMA, T. G. DUARTE, L. C. CHIEREGATTO AND J. A. RATTER 2006. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil: an analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* 63: 323–341.
- MARIMON, B. S., J. M. FELFILI, C. W. FAGG, B. H. MARIMON-JUNIOR, R. K. UMETSU C. OLIVEIRA-SANTOS, P. S. MORANDI, H. S. LIMA AND A. R. TERRA NASCIMENTO. 2012. Monodominance in a forest of *Brosimum rubescens* Taub. (Moraceae): Structure and dynamics of natural regeneration. *Acta Oecologica* 43: 134-139.
- MARIMON, B. S., B. H. MARIMON-JUNIOR, T. R. FELDPAUSCH, C. OLIVEIRA-SANTOS, H. A. MEWS, G. LOPES-GONZALEZ, J. LLOYD, D. D. FRAN CZAK, E. A. OLIVEIRA, L. MARACAHIPES, A. MIGUEL, E. LENZA AND L. P. OLIVER 2014. Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 7: 281-292.

- MARIMON-JUNIOR, B. H. AND M. HARIDASAN. 2005. Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e de um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta. Bot. bras.* 19: 913-926.
- MARTINEZ-VILALTA, J., R. POYATOS, D. AGUADÉ, J. RETANA AND M. MENCUCCINI. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* 204: 105–115.
- MARTINEZ-VILALTA, J. AND N. GARCIA-FORNER. 2017. Water Potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell and Environment* 40: 962–976.
- MC DOWELL, N., W. T. POCKMAN, C. D. ALLEN, D. D. BRESHEARS, N. COBB, T. KOLB, J. PLAUT, J. SPERRY, A. WEST, D. G. WILLIAMS AND E. A. YEPEZ. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719–739.
- MC DOWELL, N. G. 2011. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology* 155: 1051–1059.
- MEINZER F. C., G. GOLDSTEIN, A.C. FRANCO, M. BUSTAMANTE E. IGLER, P. JACKSON L. CALDAS AND P. W. RUNDEL. 1999. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian Cerrado woody species. *Functional Ecology* 13: 273-82.
- MORANDI, P. S., B. H. MARIMON-JUNIOR, E. A. OLIVEIRA, S. M. REIS, M. B. X. VALADÃO, M. FORSTHOFER, F. B. PASSOS AND B. S. MARIMON. 2016. Vegetation succession in the Cerrado-Amazonian forest transition zone of Mato Grosso State, Brazil. *Edinburgh Journal of Botany* 73: 83-93.
- NEYRET, M., L. P. BENTLEY, I. OLIVERAS, B. S. MARIMON, B. H. MARIMON-JUNIOR, E. A. OLIVEIRA, F. B. PASSOS, R. C. CCOSCO, J. SANTOS S. M. REIS, P. S. MORNADI, G. R. PAUCAR, A. R. CÁCERES, Y. V. TEJEIRA, Y. Y. CHOQUE, N. SALINAS, A. SHENKIN, G. P. ASNER, S. DIAZ, B. J. ENQUIST AND Y. MALHI, Y. 2016. Examining variation in the leaf mass per area of dominant species across two contrasting tropical gradients in light of community assembly. *Ecology and Evolution* 6: 5674–5689.
- OLIVEIRA, R. S., T. E. DAWSON, S. S. O. BURGESS AND D. C. NEPSTAD. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* 145: 354–363.
- OLIVEIRA, R. S., B. O. CHRISTOFFERSEN, F. V. BARROS, G. S. TEODORO, P. BITTENCOURT, M. M BRUM-JR AND R. A. G. VIANI. 2014. Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. *Theor. Exp. Plant Physiol* 26: 65–82.
- PALHARES, D., A. C. FRANCO AND L. B. P. ZAIDAN. 2010. Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa. *R. bras. Bioci.* 8: 213-220.

- PEIXOTO, K. S., B. H. MARIMON-JUNIOR, K. A. CAVALHEIRO, N. SILVA, E. C. NEVES, R. FREITAG, H. A. MEWS, M. B. X. VALADÃO AND B. S. MARIMON. 2018. Assessing the effects of rainfall reduction on litterfall and the litter layer in phytophysionomies of the Amazonia-Cerrado transition. *Brazilian Journal of Botany* 41: 589-600.
- PRADO, C. H. B. A., Z. WENHUI, M. H. C. ROJAS AND G. M. SOUZA 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Braz. J. Plant Physiol.* 16 :7-16.
- R Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RAINFOR. Página inicial. [http:// www.rainfor.org/pt](http://www.rainfor.org/pt). Acesso em 8 maio 2018.
- RATTER, J. A. 1971. Some notes on two types of cerradão occurring in northeastern Mato Grosso. *In: M. G. FERRI (Ed.). III Simpósio sobre o Cerrado*, pp. 100–102. Edgard Blucher, São Paulo, Brasil.
- RATTER, J. A., P. W. RICHARDS, G. ARGENT AND D. R. GIFFORD. 1973. Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso. I. The woody vegetation types of the Xavantina-Cachimbo Expedition Area. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 226: 449–492.
- RATTER, J. A., J. F. RIBEIRO AND S. BRIDGEWATER. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223–230.
- REIS, S. M., B. S. MARIMON, B. H. MARIMON JUNIOR, P. S. MORNADI, E. A. OLIVEIRA, F. ELIAS, E. C. NEVES, B. OLIVEIRA, D. S. NOGUEIRA, R. K. UMETSU, T. R. FELDPAUSCH AND L. P. OLIVER. 2018. Climate and fragmentation affect forest structure at the southern border of Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 10: 1-11.
- REICH, P. B. 2014. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- RIBEIRO, J. F. AND B. M. T. WALTER 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In: S. M. SANO AND S. P. ALMEIDA (Eds.). Cerrado: ambiente e flora*, pp. 89-166. EMBRAPA / CPAC, Planaltina-DF, Brasil.
- ROCHA, H. R., A. O. MANZI, O. M. CABRAL, S. D. MILLER, M. L. GOULDEN, S. R. SALESKA, N. R. COUPE, S. C. WOFYSY, L. S. BORMA, P. ARTAXO, G. VOURLITIS, J. S. NOGUEIRA, F. L. CARDOSO, A D. NOBRE, B. KRUIJT, H. C. FREITAS, C. V. RANDOW, R. G. AGUIAR AND J. R. MAIA. 2009. Patterns of water and heat flux across a biome gradient from tropical forest to savanna in Brazil. *Journal Geophysical Research* 114: 1-8.
- SADE, N., A. GEBREMEDHIN AND M. MOSHELION. 2012. Risk-taking plants, *Plant Signaling & Behavior* 7: 767-770.

- RIFAI, S. W. *et al.* 2018. ENSO Drives interannual variation of forest woody growth across the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 373: pe20170410.
- SCHOLANDER, P. F., E. D. BRADSTREET, E. A. HEMMINGSEN AND H. T. HAMMMEL. 1965. Sap Pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.
- SCHOLZ, F. G., S. J. BUCCI, N. ARIAS, F. C. MEINZER AND G. GOLDSTEIN. 2012. Osmotic and elastic adjustments in cold desert shrubs differing in rooting depth: coping with drought and subzero temperatures. *Oecologia* 170: 885–897.
- SOLÓRZANO, A.; J. R. R. PINTO, J. M. FELFILI AND J. D. HAY. 2012. Perfil florístico e estrutural do componente lenhoso em seis áreas de cerradão ao longo do bioma Cerrado. *Acta Botanica Brasilica* 26: 328-341.
- SPERRY, J. S., F. C. MEINZER, K. A. MCCULLOH. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31: 632–645.
- TARDIEU, F. AND T. SIMONNEAU. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419–432.
- VILLALOBOS-VEGA, R., A. SALAZAR, F. MIRALLES-WILHELM AND M. HARIDASAN. 2014. Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? *Journal of Vegetation Science* 25: 1465–1473.
- WARTON, D.I., R. A. DUURSMA, A. REMKO, D. S. FALSTER AND S. TASKINEM. 2012. smatr 3 - an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 257-259.
- WICKHAM, H. 2011. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* 40: 1-29.

CAPÍTULO 2

EFICIÊNCIA DE TRANSPORTE DE ÁGUA E RESISTÊNCIA À SECA EM ESPÉCIES DOMINANTES E FITOFISIONOMIAS DA TRANSIÇÃO CERRADO-AMAZÔNIA

A ser submetido para publicação no periódico *New Phytologist*

RESUMO

A disponibilidade de água é um fator chave para a diversidade e distribuição de plantas em ecossistemas terrestres. O uso da água e a vulnerabilidade à seca são determinados por um conjunto de características relacionadas ao sistema de transporte de água que mostram eficiência hidráulica ou segurança. Investigamos 28 espécies arbóreas dominantes em quatro fitofisionomias (cerrado rupestre = CER, cerrado típico = CET, cerradão = CEA e floresta estacional semidecidual = FES) na transição Cerrado-Amazônia e comparamos a eficiência de transporte de água e resistência à seca, bem como a ocorrência de *trade-offs*. Medimos e calculamos a regulação do potencial hídrico (Ψ_f), anatomia do vaso do xilema, curvas de vulnerabilidade e margem de segurança hidráulica (HSM). Encontramos alta variabilidade de características hidráulicas entre as espécies e fitofisionomias e não registramos diferenças entre a maioria das espécies e fitofisionomias. Com relação à HSM, 42% das espécies estão no limiar crítico com valores negativos. Em particular, as espécies da FES apresentaram valores de HSM extremamente baixos. Com relação à regulação de Ψ_f , espécies do CER e da FES exibiram menor regulação do que as do CET e CEA, enquanto que espécies do CEA apresentaram características relacionadas a maior eficiência. Os *trade-offs* foram fracos na relação entre eficiência e resistência à seca em todas as fitofisionomias. A espécie *Roupala montana* foi uma exceção, mostrando concomitantemente alta eficiência de transporte de água e alta resistência à seca. A densidade da madeira explicou melhor as diferenças entre as fitofisionomias. Indicamos que há um conjunto de características hidráulicas em nível de espécie e fitofisionomia que tem um papel significativo na modulação de respostas à seca, uma vez que as espécies do CER e da FES são mais similares, enquanto as do CET são intermediárias, compartilhando semelhanças com todas as fitofisionomias e espécies. As espécies do CEA foram mais distintivas e com maior eficiência no uso de água. Nossas descobertas sugerem que, se a área se tornar mais seca no futuro devido ao aumento e prolongamento das secas, o CET e o CEA teriam maiores chances de sobreviver, pois suas espécies parecem investir em maior eficiência no uso da água e melhor regulação do potencial hídrico foliar.

Palavras-chave: atributos anatômicos, densidade de madeira, margem de segurança hidráulica, *Roupala montana*, *trade-off*.

ABSTRACT

Water availability is a key factor for plants diversity and distribution in terrestrial ecosystems. Water use and vulnerability to drought are determined by a set of traits related to the water transport system that show hydraulic efficiency or safety. We investigated 28 dominant woody species in four vegetation types (rocky cerrado = CER, typical cerrado = CET, cerradão = CEA and semideciduous seasonal forest = FES) in the Cerrado-Amazonia transition (ZOT) and evaluated differences in water transport efficiency and drought resistance, as well as the occurrence of trade-offs. We measured and calculated: leaf water potential regulation (Ψ_f), xylem vessel anatomy, vulnerability curves and hydraulic safety margin (HSM). We found a high variability of hydraulic traits among the species and vegetation types, and therefore there were no differences between most traits between the different plant communities. Regarding HSM, 42% of the species are at critical threshold with negative values. In particular, FES species showed extremely lower hydraulic safety margins. Regarding the regulation of Ψ_f , species from CER and FES exhibited lower regulation than species from CET and CEA, while CEA species showed traits related to higher efficiency. The trade-offs were weak in the relationship between efficiency and resistance to drought in all phytophysiognomies. The specie *Roupala montana* was an exception, showing both efficiency and resistance to drought. Wood density better explained the differences among the vegetation types. We indicate that there is a set of hydraulic traits at species and community level that has a significant role at modulating drought responses, since the species from CER and FES are more similar, while CET is intermediate, sharing similarities with all vegetations, and CEA species were most distinctive and more water use efficient. Our findings suggest that if the area becomes drier in the future due to increased and prolonged drought frequency, plant communities of the CET and CEA would have higher chances to survive because their species seem to invest in a greater water use efficiency, with a better leaf water potential regulation.

Keywords: anatomic traits, hydraulic safety margin, *Roupala montana*, trade-off, wood density.

1. INTRODUÇÃO

Os efeitos de eventos de seca sobre os ecossistemas despertam muito interesse nos últimos tempos (Gloor *et al.*, 2013; Trueba *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2018; Aguirre-Gutiérrez *et al.*, 2019). A disponibilidade de água nos ambientes é um filtro ambiental importante, sendo crucial para a segregação de nicho e mudanças que ocorrem na composição florística e na distribuição de espécies (Tyree & Sperry, 1989; Philips *et al.*, 2009; Feldpausch *et al.*, 2016; Oliveira *et al.*, 2018; Esquivel-Muelbert *et al.*, 2019). Gradientes ambientais, sazonalidades e variabilidade interanual da precipitação influenciam na quantidade de água disponível no ambiente, controlando o *turnover* de espécies dos ecossistemas (Franco *et al.*, 2014; Oliveira *et al.*, 2014; Elias *et al.*, 2018; Reis *et al.*, 2018; Barros *et al.*, 2019).

Na zona de transição entre os biomas Cerrado e Amazônia (ZOT), o clima, sobretudo, a expressiva sazonalidade da precipitação (Ratter *et al.*, 1997; Marimon *et al.*, 2014) e o aumento da frequência de eventos intensos de seca nas últimas décadas (Gloor *et al.*, 2013) têm provocado instabilidade na dinâmica e distribuição das espécies ao longo do tempo (Marimon *et al.*, 2014; Elias *et al.*, 2018). A ZOT apresenta alta diversidade de espécies e ecossistemas distribuídos em um mosaico de fitofisionomias que diferem abruptamente num espaço geográfico relativamente estreito (Ratter *et al.*, 1973; Marimon *et al.*, 2006). Isto está relacionado com diversos fatores determinantes da paisagem, tais como a textura do solo, que limita a expansão das espécies de um ambiente para outro (Askew *et al.*, 1970; Marimon Junior & Haridasan, 2005); o fogo, que modela a distribuição das vegetações (Hoffmann *et al.*, 2012), precipitação (Reis *et al.*, 2018) e a topografia (Villalobos-Vega *et al.*, 2014). O fato é que todos esses fatores influenciam na quantidade de água disponível no ambiente, que também está sob influência da sazonalidade marcante e conseqüentemente interfere nas diferentes respostas das espécies no ambiente (Meinzer *et al.*, 1999). Dessa forma, características funcionais morfológicas, anatômicas e fisiológicas juntas poderão ser úteis para examinarmos as estratégias das plantas em relação ao uso da água e a vulnerabilidade à seca, a fim de compreendermos os padrões atuais e futuros de distribuição e diversidade de espécies de plantas nos ecossistemas (Esquivel-Muelbert *et al.*, 2016, 2019; Trueba *et al.*, 2017; Tng *et al.*, 2018).

O uso da água e a vulnerabilidade à seca das árvores tropicais são determinados por um conjunto de características relacionadas com o sistema de transporte de água (Oliveira *et al.*, 2014; Pratt & Jacobsen 2016). Dessa forma, as plantas apresentam uma eficiência hidráulica que comumente é definida como a taxa de transporte de água sob um gradiente de pressão em uma determinada área e comprimento de vasos (Tyree & Zimmermann, 2002), ou seja, está associada à condutividade hidráulica do xilema (Gleason *et al.*, 2016). Por sua vez, a segurança no transporte de

água (segurança hidráulica) seria capacidade da planta transportar água com um baixo risco de ocorrência de embolismos (Tyree & Sperry, 1989; Domec & Gartner, 2001; Gleason *et al.*, 2016), a qual poderá provocar a cavitação nos vasos do xilema e aumentar significativamente em situações de alta tensão em períodos secos (Tyree & Sperry, 1989; Sobrado, 1997; Maherali *et al.*, 2004; Lopez *et al.*, 2005). Nesse sentido, a cavitação ocorre devido a formação de ar dentro do xilema, resultante em embolias sob pressões negativas nos vasos, provocando a ruptura das pontes de hidrogênio da água (Tyree & Sperry, 1989). Esse processo promove uma falha hidráulica e está intimamente relacionado à margem de segurança hidráulica (HSM) dentro da qual cada planta opera (Brodrribb, 2017). As métricas mais utilizadas para determinar a vulnerabilidade das plantas ao embolismo são o P12, P50 e P88 (Domec & Gartner, 2001) que indicam o potencial hídrico em que os vasos do xilema perdem 12%, 50%, 88% de sua condutividade. São limiares de vulnerabilidade do xilema à cavitação (Oliveira *et al.*, 2018). A HSM é uma faixa onde as plantas estão o quanto distante para ocorrer uma falha hidráulica (diferença entre o potencial mínimo e o P50 / P88 quando submetidas às condições mais secas (Meinzer *et al.*, 2009).

Essas propriedades variam muito entre as espécies e são amplamente determinadas por diferenças na estrutura do xilema (Maherali *et al.*, 2004; Choat *et al.*, 2012). Assim, em um determinado gradiente de pressão, maior eficiência fornecerá maior potencial de conduzir água para a fotossíntese por unidade área do xilema devido ao menor investimento nos condutos do xilema (Hacke & Sperry, 2001; Gleason *et al.*, 2016). Por outro lado, maior segurança (resistência) permite que as plantas operem com maior tensão do xilema (potencial hídrico mais negativo) e com menor potencial de obstrução de ar nos vasos do xilema (Pratt & Jacobsen, 2016). Em geral, as espécies com maior segurança são chamadas de tolerantes porque apresentam valores mais negativos de potencial hídrico e P50 (Lopez *et al.*, 2005; Urli *et al.*, 2013).

As plantas apresentam vantagens de maior eficiência no uso da água e resistência à seca, mas quais são as razões de se compensarem em uma vantagem ou em outra não são tão evidentes para a ciência (Tyree & Sperry, 1989; Gleason *et al.*, 2016). A literatura reporta que as características das pontuações na parede dos vasos do xilema sejam uma das razões para estas compensações (Tyree & Sperry, 1989; Sobrado, 1996; Hoffmann *et al.*, 2011; Gleason *et al.*, 2016). Além disso, combinações de características hidráulicas, tais como tamanho e diâmetro de vasos, densidade da madeira e regulação do potencial hídrico foliar como são atributos associados à vulnerabilidade ao embolismo e resistência à seca (Meinzer *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2011; Trueba *et al.*, 2017).

Assim, alguns estudos mostraram que investimentos estruturais da madeira com a baixa densidade de vasos do xilema, menor condutividade potencial de água e potenciais hídricos mais negativos são indicadores de resistência à seca (Hoffmann *et al.*, 2011; Trueba *et al.* 2017; Pratt &

Jacobsen, 2016). Essas combinações de características que representam a eficiência no uso da água e resistência à seca podem ser representadas por um gradiente que determina estratégias de rápida, média e lenta aquisição de recursos (Reich, 2014; Pratt & Jacobsen, 2016). Plantas com estratégias de eficiência são mais “aquisitivas” e plantas com estratégias de segurança hidráulica são mais “conservativas” e podem implicar numa condição favorável em um atributo e desfavorável em outro, representando um *trade-off* (Reich, 2014). Há evidência desse *trade-off* entre a eficiência no transporte de água e a segurança ao embolismo, mostrando que, até onde se tem notícia, nenhuma espécie evoluiu concomitantemente com alta resistência à cavitação e alta condutividade hidráulica (Gleason *et al.*, 2016; Pratt & Jacobsen, 2016), embora ainda há poucas informações sobre *trade-offs* ou fracas relações (Maherali *et al.* 2004) envolvendo a vulnerabilidade hidráulica de espécies tropicais (Eller *et al.* 2018; Barros *et al.*, 2019).

Nesse contexto, nosso estudo investigou as diferenças de transporte de água e funcionamento hidráulico de árvores com elevada importância ecológica na área de transição Cerrado-Amazônia (ZOT), bem como a ocorrência de *trade-offs* nas referidas espécies. O clima é do tipo Aw, de acordo com a classificação de Köppen, com dois períodos bem definidos, um seco e um chuvoso, e existe uma variedade de fitofisionomias savânicas (e.g., cerrado típico e cerrado rupestre), que são ambientes mais abertos e xéricos, com maior temperatura e radiação solar (Ratter *et al.*, 1973; Abad *et al.*, 2010; Mews *et al.*, 2011; Marimon *et al.*, 2014) e florestais (e.g., cerradão e floresta estacional semidecidual), típicas de ambientes com dossel fechado e com a presença de espécies amazônicas (Marimon *et al.*, 2006; 2014).

Assim, perguntamos se a pronunciada sazonalidade na transição Cerrado-Amazônia implica em diferenças nas características hidráulicas entre as fitofisionomias e as espécies, de modo que: Hipótese 1: considerando que uma combinação entre elevada eficiência no transporte de água e elevada segurança no sistema hidráulico não é possível (Gleason *et al.*, 2016), esperamos que as espécies típicas de formações savânicas apresentem atributos hidráulicos ligados à maior resistência ao embolismo (P50, P88) e menor vulnerabilidade à seca (HSM50 e HSM88) por estarem em ambientes xéricos, mais abertos e expostas à maiores temperaturas e radiação solar do que as espécies de ambientes florestais (Awad *et al.*, 2010); 2). Hipótese 2: as fitofisionomias florestais apresentarão características relacionadas à eficiência de transporte de água por estarem em ambientes mais úmidos devido à disponibilidade de água não ser um fator limitante, em contrapartida estas espécies estarão sujeitas a uma maior vulnerabilidade à seca (Lopez *et al.*, 2005); Hipótese 3: Os atributos hidráulicos anatômicos e de regulação do potencial hídrico foliar são os principais preditores para diferenciar a segurança no sistema hidráulico (P50 e P88) e a operacionalização (resistência - HSM50 e HSM88) (Woodruff *et al.*, 2008; Meinzer *et al.*, 2009; Awad *et al.*, 2010; Hoffmann *et al.*, 2011). Dessa forma,

comparamos as características hidráulicas de espécies dominantes em diferentes fitofisionomias na ZOT, com três focos principais: regulação do potencial hídrico foliar, segurança ao embolismo, resistência à seca, anatomia dos vasos de xilema e densidade da madeira. Nosso estudo apresenta relevante importância ecológica, pois engloba um conjunto de informações e dados inéditos para espécies e fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado em quatro parcelas permanentes de 1 ha cada, em cerrado rupestre, cerrado típico, cerradão e floresta estacional semidecidual, em Nova Xavantina, leste do estado de Mato Grosso, Brasil (Fig. 1). As parcelas fazem parte do projeto PELD/CNPq (Transição Cerrado-Amazônia: bases ecológicas e socioambientais para a conservação, etapas I, II e III) e da Rede Amazônica de Inventários Florestais (RAINFOR). A floresta estacional semidecidual (VCR-02) localiza-se na Fazenda Vera Cruz (14° 49' 27,1''S e 52° 10' 2,9''W) distante 25 km das demais fitofisionomias [cerrado rupestre (NXV-10), cerrado típico (NXV-01) e cerradão (NXV-02)] que se encontram no Parque Municipal do Bacaba (14°41'S e 52°20'W).

As quatro fitofisionomias avaliadas representam um gradiente de cobertura da vegetação, em um extremo com um cerrado rupestre, uma formação aberta, sobre solos rasos (afloramentos quartzíticos), com árvores esparsas e de menor altura e no outro extremo uma floresta estacional semidecidual, com árvores de grande porte, dossel fechado, sobre solos rasos e como afloramentos lateríticos (Marimon-Junior, 2007; Marimon *et al.*, 2014). Intermediários aos dois extremos destacamos um cerrado típico, formação savânica em solo profundo, e um cerradão, formação tipicamente florestal, também em solo profundo, transicional entre o cerrado típico e a floresta estacional (Marimon Junior & Haridasan, 2005; Franczak *et al.*, 2008).

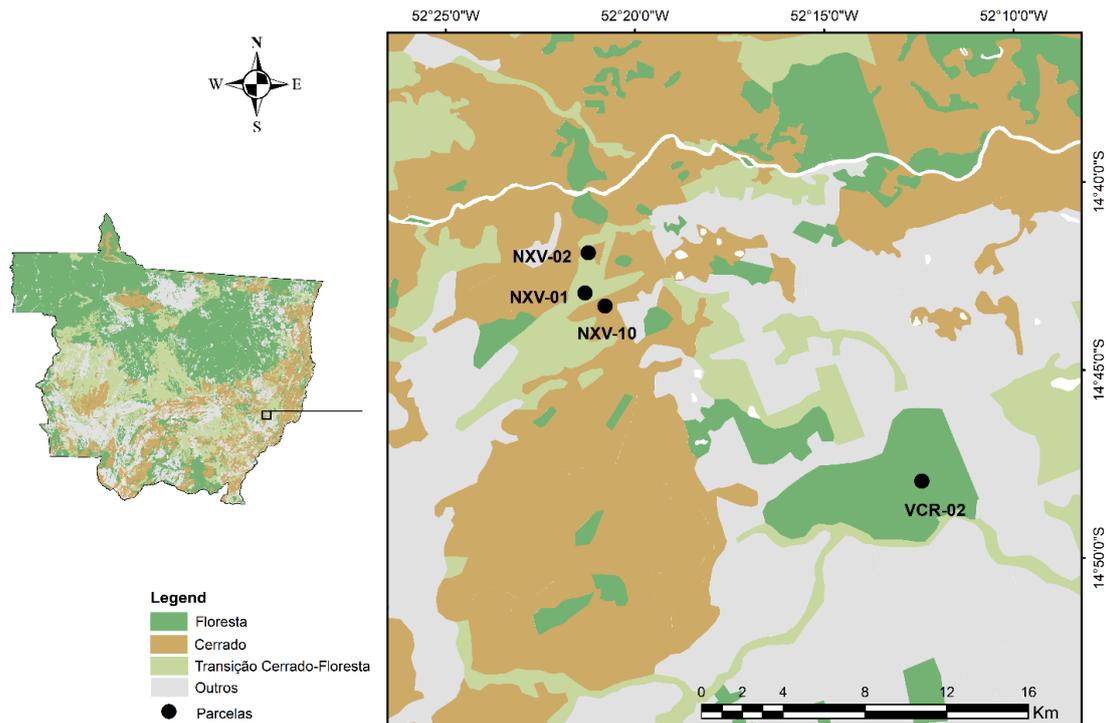


Fig. 1 Localização das áreas estudadas: cerrado típico (NXV-01), cerradão (NXV-02), cerrado rupestre (NXV-10) e floresta estacional semidecidual (VCR-02) no estado de Mato Grosso, município de Nova Xavantina, Brasil. Mapa elaborado a partir da base de dados do Ministério do Meio Ambiente (mapas.mma.gov.br).

Para avaliar o funcionamento hidráulico das árvores selecionamos as sete espécies mais representativas de cada fitofisionomia, de acordo com a área basal na comunidade, totalizando 28 espécies avaliadas (Tabela 1). No cerrado rupestre e no cerrado típico selecionamos indivíduos arbóreos adultos com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 5 cm e no cerradão e na floresta estacional semidecidual, indivíduos com DAP ≥ 10 cm.

O clima da região é do tipo *Aw*, de acordo com a classificação de Köppen (Kottek *et al.*, 2006), com períodos chuvoso (outubro a março) e seco (abril a setembro) bem definidos, precipitação anual em torno de 1.600 mm e temperatura média anual de 25°C (Marimon *et al.*, 2014). Entre os anos de 2000 e 2017, de acordo com os dados fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia, a precipitação média total anual foi de 1.364 mm (INMET, 2018).

O cerrado rupestre (CER) da área estudada apresenta vegetação savânica arbustiva e subarbustiva, está a 340 e 400 m de altitude, sobre cristas de serra estreitas e alongadas, em terreno acidentado e Litossolo com intenso afloramento rochoso de quartzito (Abad & Marimon, 2008; Neyret *et al.*, 2016). O cerrado típico (CET) é um subtipo de cerrado sentido restrito, apresenta vegetação predominantemente arbóreo-arbustiva, com cobertura de 20 a 50% e alturas entre 3 e 6 m (Ribeiro & Walter, 2008; Mews *et al.*, 2011) e solo do tipo Latossolo Vermelho-Amarelo, distróficos,

ácidos e álicos (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). O cerradão (CEA) apresenta dossel predominantemente contínuo, aspectos xeromórficos e é considerado uma comunidade florestal tipicamente ecotonal (Ratter, 1971) que conecta as florestas e os cerrados da borda sul-amazônica (Marimon-Junior & Haridasan, 2005; Marimon *et al.*, 2006); apresenta o mesmo tipo de solo do cerrado típico (Marimon-Junior & Haridasan, 2005). A floresta estacional semidecidual (FES) apresenta formação arbórea alta com dossel fechado e estratificação bem estabelecida (Askew *et al.*, 1970; Marimon *et al.*, 2006) com solo do tipo Plintossolo (Marimon *et al.*, 2014).

2.2. Coleta de dados

Durante os meses de agosto de 2016 (período seco) e fevereiro de 2017 (chuvoso) coletamos os dados de potencial hídrico foliar (Ψ_f) no cerrado típico, cerradão e floresta estacional semidecidual, enquanto que no cerrado rupestre coletamos em fevereiro de 2017 (chuvoso) e maio de 2016 (seco). Para cada espécie selecionamos cinco indivíduos e em cada um selecionamos duas folhas onde medimos o Ψ_f por meio de uma câmara de pressão (PMS Instruments Co., Albany, USA; modelo: 1505D-EXP; Scholander, 1965). Consideramos o potencial hídrico foliar mínimo ($\Psi_{f\min}$) como sendo o valor mais negativo da média entre as folhas, tanto no período seco quanto no chuvoso. Inferimos a regulação do potencial hídrico foliar por meio do $\Delta\Psi$, que é a diferença entre o $\Psi_{f\min}$ ao meio-dia (12h00-14h00) no período chuvoso e o $\Psi_{f\min}$ ao meio-dia no período seco (Martinez-Vilalta & Garcia-Forner, 2017).

Avaliamos a vulnerabilidade do xilema à embolia usando curvas logísticas da relação entre a perda percentual de perda de condutividade (PLC) e o potencial hídrico no xilema. A PLC foi estimada a partir da porcentagem de descarga de ar (PDA) utilizando o método pneumático (Pereira *et al.*, 2016). Para a obtenção das curvas de vulnerabilidade ao embolismo coletamos, em março de 2017 (período chuvoso), entre 05h00 e 06h00, cinco ramos com 0,5 a 1m de comprimento e até 5 cm de espessura de cada uma das 28 espécies (cinco indivíduos cada). No laboratório, cortamos os ramos dentro da água e deixamos rehidratar durante 5 horas, cobertos por sacos plásticos pretos. Induzimos a cavitação por meio do método de desidratação em bancada (Sperry *et al.*, 1998). Medimos o potencial hídrico foliar (Ψ_f) com a câmara de pressão (Scholander, 1965) e consideramos o mesmo valor como sendo do xilema (Ψ_x) (Meinzer *et al.*, 2009). Apesar do potencial hídrico do xilema estar geralmente sob menor tensão em comparação com o foliar, consideramos que a diferença seria a mesma para todas as espécies. Calculamos o P50 e o P88 (i.e., potenciais hídricos nos quais o tecido perde 50 e 88% da sua condutividade, respectivamente) pela função Weibull:

$$PDA = \frac{100}{1 + \exp\left(\frac{Sp}{25}(\Psi_x - \Psi_{p50})\right)}$$

Onde: PDA (porcentagem de descarga de ar) e Ψ_x (potencial hídrico do xilema, MPa) são os dados para os quais os parâmetros Ψ_{p50} (potencial hídrico do xilema quando PDA equivale a 50%) e a espécie (Sp ; inclinação da curva, % PDA MPa⁻¹) são ajustados.

Consideramos a margem de segurança (HSM) como uma estimativa a vulnerabilidade à seca, na qual calculamos a HSM de cada espécie com a equação: $\Psi_{f\ min} - P50 = HSM50$ e $\Psi_{f\ min} - P88 = HSM88$ (Brodrribb, 2017); sendo que os resultados negativos foram considerados como HSM quase nula. Calculamos também a diferença entre P88 e P50 (Δ res) para estimar a distância, em MPa, entre os dois atributos de perda de condutividade. Esse valor demonstra a diferença do ângulo da curva, onde valores maiores indicam espécies com maior resistência à seca (Trueba *et al.*, 2017).

Coletamos segmentos de ramos de 4 cm de comprimento e 8-10 mm de diâmetro, em três indivíduos de cada espécie, exceto *Davilla elliptica*, *Euplassa inaequalis*, *Myrcia splendens*, *Tachigali vulgaris* e *Cheiloclinium cognatum*. Após a coleta, armazenamos as amostras no fixador FAA (Formaldeído, Ácido acético e Álcool) até o processamento em laboratório. Para as análises anatômicas, cortamos lâminas de 50 μ m de espessura usando um micrótomo deslizante, coramos com safranina e montamos lâminas permanentemente. Observamos em microscópio Olympus BX-50 e fotografamos nas resoluções de 20x, 50x e 200x com a câmera Optronics Microfire e o *software* Picture Frame. As imagens de 20x foram usadas para calcular a área do xilema, a qual assumimos ser totalmente condutiva. Para calcular o diâmetro médio do vaso (VD) usamos as imagens na resolução de 200x e consideramos como vasos somente os condutos com diâmetros maiores de 6,5 microns. A densidade de vaso (VA) foi calculada como o número total de vasos em uma seção circular dividida pela área da mesma. Calculamos todas as áreas com o auxílio do *software* Image J (www.imagej.nih.gov/ij) e a condutividade hidráulica potencial específica por área do ramo (Kh) usando a equação de Hagen-Poiseuille (Tyree & Zimmermann, 2002). Extraímos os valores de densidade da madeira (Dd) do banco de dados da Rede Amazônica de Inventários Florestais (www.forestplots.net/pt).

2.3 Análise de dados

Realizamos todas as análises utilizando pacotes do R 3.4.1 (R Core Team, 2016) e consideramos o valor $P < 0,05$. Adotamos a nomenclatura de valor máximo de potencial hídrico (Ψ_f

$\Psi_{f \max}$) para os potenciais menos negativos e o valor mínimo para os potenciais mais negativos ($\Psi_{f \min}$). Fizemos as análises comparando as espécies e as comunidades. As variáveis P50, P88, HSM50, HSM88, $\Psi_{f \min}$ e $\Delta\Psi$ foram calculados para cada indivíduo de cada área e utilizamos os valores das médias por espécie (Tabela 1).

Atributos hidráulicos de eficiência e resistência hidráulica das espécies dominantes - realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para verificar quais atributos hidráulicos estavam associados com as espécies e se apresentavam relações de *trade-off* para a segurança hidráulica e a eficiência de transporte de água. Utilizamos os pacotes *FactoMiner* (Lê *et al.*, 2008), *factoextra* (Kassambara, 2016) e *ggplot2* (Wickham, 2016). Retiramos dessa análise as espécies para as quais não tínhamos todos os atributos hidráulicos. Elaboramos e ajustamos as curvas de vulnerabilidade ao embolismo das espécies por meio do pacote *fitplc* (Duursma & Choat, 2017) e comparamos o P50 e P88 das espécies dentro de cada fitofisionomia por meio do teste não-paramétrico Kruskal-Wallis, pacotes *plyr* e *FSA* (Wickham, 2011; Dunn, 1964). *Qualea parviflora* (no cerrado típico) e *Myrcia splendens* (no cerradão) não formaram curvas e foram retiradas da análise.

Características no funcionamento hidráulico das fitofisionomias - comparamos todos os atributos hidráulicos entre as fitofisionomias. Utilizamos o teste de Kruskal-Wallis seguido do teste de Dunn. Utilizamos regressões lineares e correlação de Spearman (r_s) entre os atributos hidráulicos. Calculamos o coeficiente de variação dos atributos hidráulicos para cada fitofisionomia. Aplicamos o teste *post hoc* Mood (dados não paramétricos) para a densidade de madeira (Dd) e para os demais atributos, utilizamos o teste F, do pacote *stats* (R Core Team, 2016). Para cada atributo calculamos a média ponderada para cada fitofisionomia, sendo que o peso de cada atributo foi calculado por meio da dominância relativa das espécies. Os pacotes utilizados foram: *weights*, *quantreg* e *Hmisc* (R Core Team, 2016).

Preditores de atributos hidráulicos para explicar a resistência à seca e segurança ao embolismo - utilizamos modelos lineares mistos, implementados no pacote *lme4* (Crawley, 2013, 2014; Bates *et al.*, 2015) e testamos o modelo de resistência à seca e o funcionamento hidráulico associados aos atributos hidráulicos como preditores, utilizando Poisson. Construímos modelos completos com HSM50, HSM88, P88 e P50 como variáveis resposta e Kh, VA, VD, Dd, $\Psi_{f \min}$ e $\Delta\Psi$ como variáveis preditoras de efeito fixo. Inserimos as fitofisionomias como preditoras aleatórias. A seleção dos melhores modelos foi avaliada pelo critério de informação de Akaike corrigido (AICc), pela máxima verossimilhança e pela soma dos pesos de Akaike ($wAIC_c$) por meio do pacote *MuMIn* (Barton, 2013).

3. RESULTADOS

3.1. Atributos hidráulicos e anatômicos das espécies

As espécies mostraram diferenças no funcionamento hidráulico (Fig. 2). Verificamos que a resistência à seca (HSM88 e HSM50), a segurança ao embolismo (P88 e P50), o diâmetro dos vasos (VD), a quantidade de vasos do xilema (VA) e a condutividade hidráulica potencial (Kh) juntos tiveram a melhor explicação para o funcionamento hidráulico das espécies, sendo essas variáveis que mais contribuíram no posicionamento das espécies nos eixos da PCA (Fig. 2). Atributos fisiológicos, como segurança hidráulica e resistência ao embolismo do xilema foram os que melhor explicaram a variabilidade do funcionamento das espécies (Eixo 1: 33,4%). Os atributos anatômicos, como o diâmetro e a quantidade de vasos e a condutividade hidráulica potencial explicaram o segundo eixo da PCA (27,3%). Verificamos a separação de espécies com maior HSM50, HSM88 e densidade da madeira daquelas de maior regulação de potencial hídrico foliar, maiores vasos e condutividade hidráulica específica (Fig. 2). De modo geral, as espécies foram parcialmente separadas entre as fitofisionomias, exceto as do cerrado, que apresentaram evidente associação com atributos de alta regulação do potencial hídrico foliar e maiores diâmetros de vasos (Fig. 2).

Observamos elevada variação interespecífica nos atributos hidráulicos das comunidades (Tabela 1; Tabela S1). O P50 variou entre -1,5 a -4,5 MPa (*Eriotheca gracilipes* e *Roupala montana*, respectivamente) e o P88 variou entre -1,8 a -6,9 (*E. gracilipes* e *Chaetocarpus echinocarpus*), sendo que ambos os índices estiveram altamente correlacionados ($r = 0,93$; $p < 0,01$). As curvas de vulnerabilidade ao embolismo mostraram que somente as espécies da floresta apresentaram um padrão semelhante quanto a segurança ao embolismo. Entretanto, no cerrado rupestre, cerrado típico e cerrado as curvas de vulnerabilidade ao embolismo diferiram entre as espécies (Fig. 3 a 6; Fig. S1). A margem de segurança variou consideravelmente entre as espécies (Tabela 1). Aplicando uma margem de segurança mais conservadora, verificamos que 53% das espécies estão dentro de HSM50 de -0,2 a 1,1 MPa e 57% de HSM88, sendo que 42% HSM50 e 7% HSM88 estão num limiar crítico, operando em margem de segurança negativa (Tabela 1). A espécie em destaque é *Roupala montana* do cerrado típico, exibiu características tanto de eficiência no uso de água, com maior condutividade hidráulica potencial, maior diâmetro e menor quantidade de vasos do xilema, quanto de resistência à seca, com maiores HSM50 e HSM88 (Tabela 1; Fig. 4). Da mesma forma, *Chaetocarpus echinocarpus* na floresta estacional semidecidual exibiu características de maior resistência à seca em comparação com as demais espécies (Tabela 1; Fig. 2; Fig. 6).

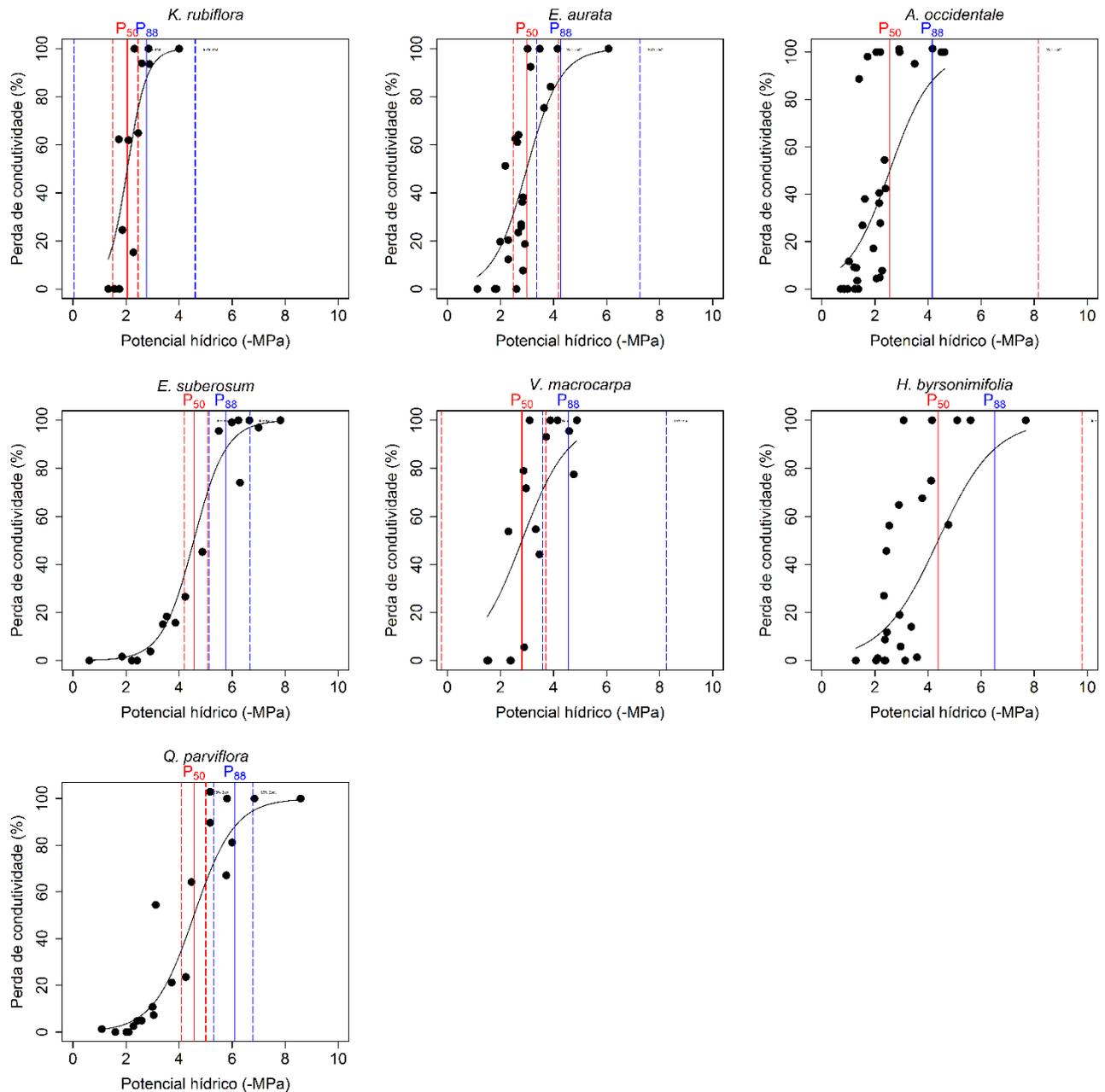


Fig. 3 Curvas de vulnerabilidade ao embolismo de espécies arbóreas de um cerrado rupestre na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Linhas vermelhas e azuis contínuas indicam o P50 e P88 [potencial hídrico quando a espécie perde 50% ou 88% de condutividade (MPa)] e as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança a 95%. Os nomes completos das espécies estão listados na Tabela 1. Espécies diferem pelo Kruskal Wallis (P50, $Q^2 = 17,66$, $p = 0,00$; P88, $Q^2 = 17,40$, $p = 0,00$).

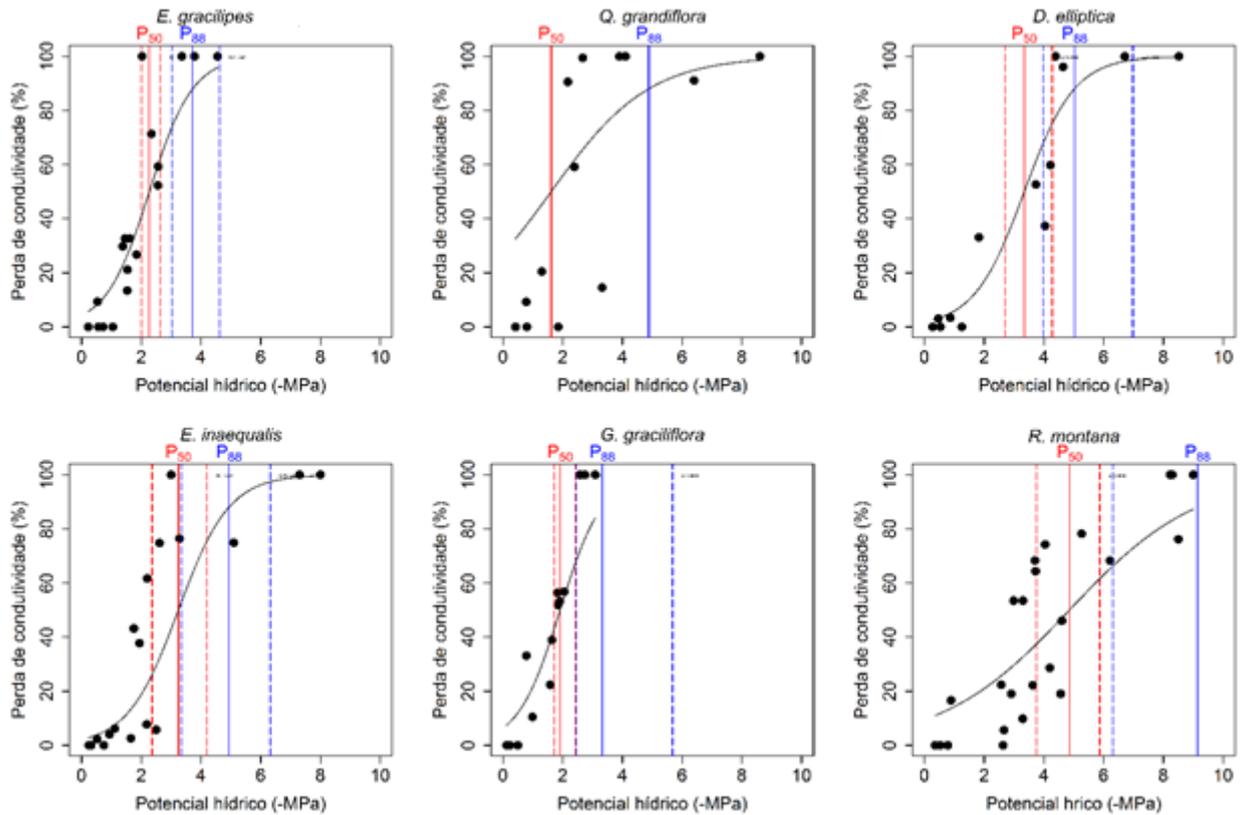


Fig. 4 Curvas de vulnerabilidade ao embolismo de espécies arbóreas de um cerrado típico na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Linhas vermelhas e azuis contínuas indicam o P50 e P88 [potencial hídrico quando a espécie perde 50% ou 88% de condutividade (MPa)] e as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança a 95%. Os nomes completos das espécies estão listados na Tabela 1. As espécies se diferem pelo Kruskal Wallis (P50, $Q^2 = 12,9$, $p = 0,04$; P88, $Q^2 = 14,9$; $p = 0,02$).

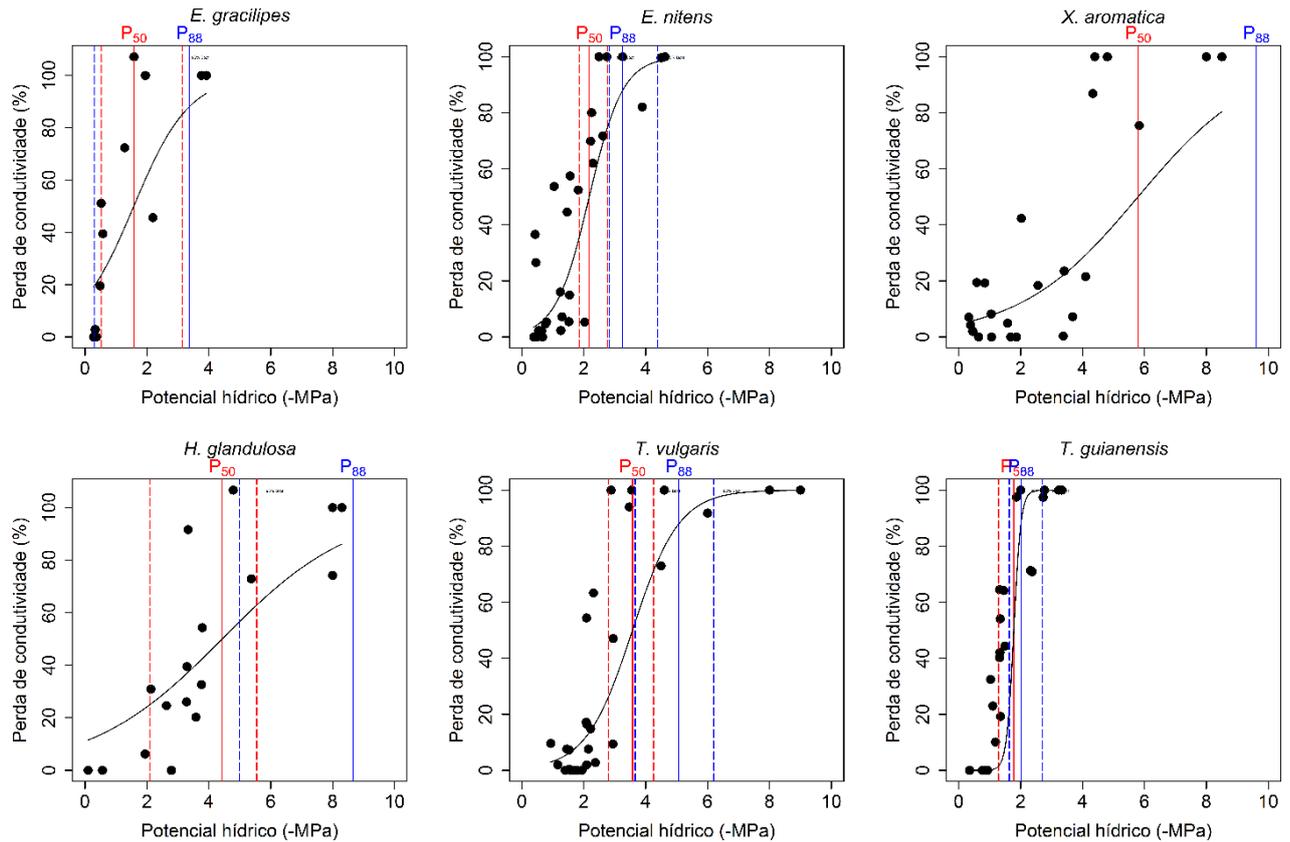


Fig. 5 Curvas de vulnerabilidade ao embolismo de espécies arbóreas de um cerrado na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Linhas vermelhas e azuis contínuas indicam o P50 e P88 [potencial hídrico quando a espécie perde 50% ou 88% de condutividade (MPa)] e as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança a 95%. Os nomes completos das espécies estão listados na Tabela 1. As espécies se diferem pelo Kruskal Wallis (P50, $Q^2 = 16,6$, $p = 0,01$; P88, $Q^2 = 12,7$, $p = 0,04$).

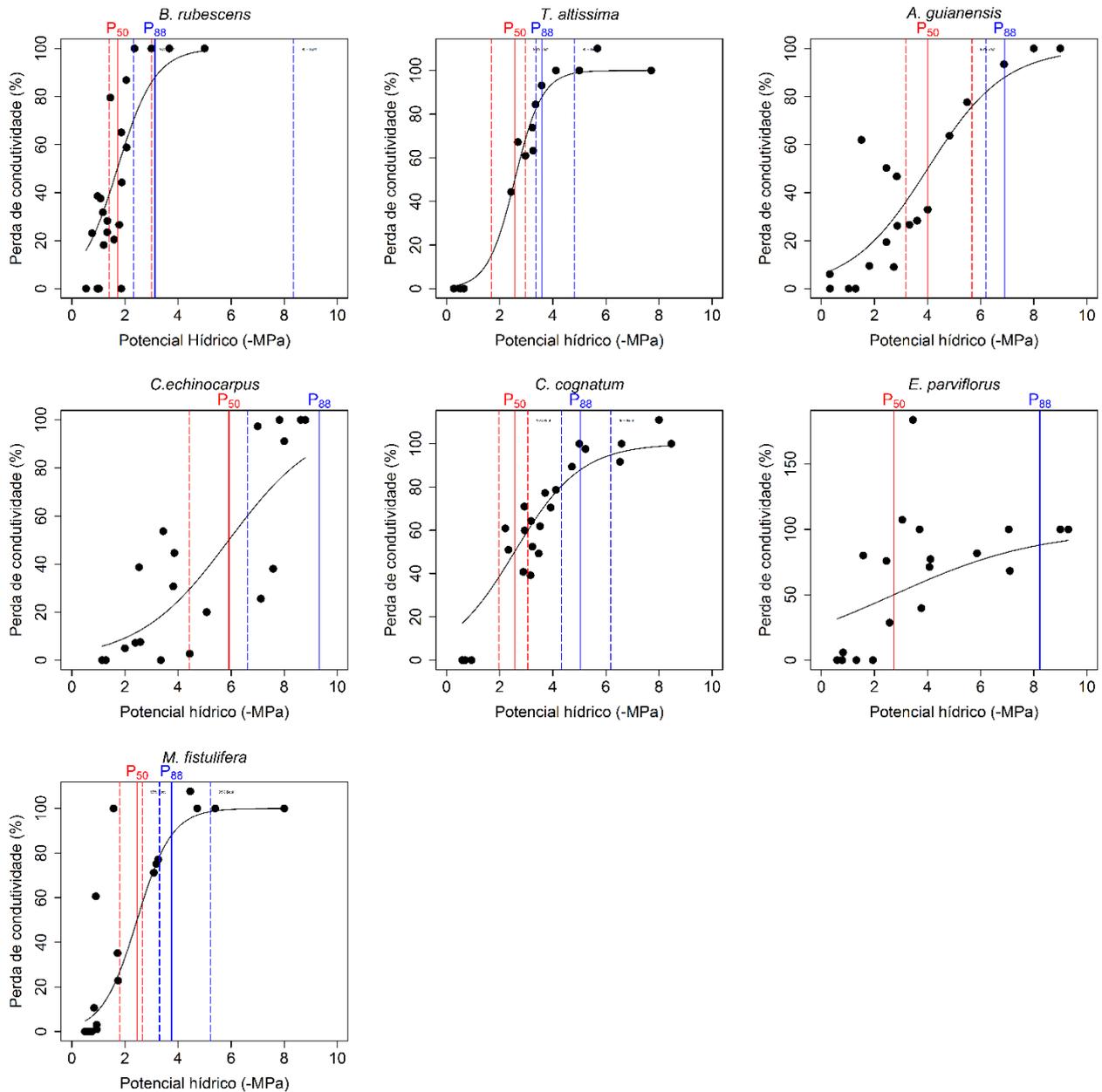


Fig. 6 Curvas de vulnerabilidade ao embolismo de espécies arbóreas de uma Floresta Estacional Semidecidual na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Linhas vermelhas e azuis contínuas indicam o P50 e P88 [potencial hídrico quando a espécie perde 50% ou 88% de condutividade (MPa)] e as linhas tracejadas representam o intervalo de confiança a 95%. Os nomes completos das espécies estão listados na Tabela 1. As espécies seguiram padrão semelhante (Kruskal-Wallis, P50 - $Q^2 = 10,52$; $p > 0,05$ e P88 - $Q^2 = 11,8$; $p > 0,05$).

3.2. Atributos hidráulicos e anatômicos das fitofisionomias

Verificamos alta variabilidade dos atributos entre as espécies em cada fitofisionomia, resultando em uma semelhança entre fitofisionomias em termos de atributos hidráulicos (Tabela 2; Tabela S1). Os atributos que mais variaram foram Kh, HSM50, HSM88 e VA, mas apenas o cerrado rupestre apresentou diferenças no coeficiente de variação, $\Delta\Psi$, $\Psi_{f\ min}$ e na densidade de madeira em comparação com as demais fitofisionomias (Tabela S1).

Comparando-se os atributos de segurança ao embolismo e resistência à seca (P50, P88, HSM50 e HSM88), observamos que são similares entre as fitofisionomias e o desvio padrão é elevado (Fig. 7). O Δ_{res} foi maior para a floresta estacional semidecidual em comparação com o cerrado rupestre (Fig. 7) e os maiores valores de Δ_{res} resultaram em valores de P50 e P88 mais negativos e também maior margem de segurança (Fig. 8).

Tanto a floresta estacional semidecidual quanto o cerrado rupestre apresentaram a menor regulação do potencial hídrico foliar e ambos diferiram do cerrado típico e do cerradão (Fig. 7). O $\Psi_{f\ min}$ do cerradão foi maior do que os valores registrados para as fitofisionomias dos extremos, cerrado rupestre e floresta estacional semidecidual (Fig. 7). O cerradão apresentou maiores valores de diâmetro de vasos, maior condutividade hidráulica e menor quantidade de vasos por unidade de área e a floresta estacional semidecidual apresentou maior densidade da madeira em comparação com as demais fitofisionomias (Fig. 9). A média ponderada pela dominância relativa confirmou as semelhanças entre os atributos de resistência (P50, P88, HSM50, HSM88) e as diferenças entre os atributos anatômicos, com maiores quantidades de vasos na floresta estacional semidecidual e menor condutividade hidráulica no cerrado rupestre e maiores diâmetros de vasos e condutividade hidráulica no cerradão (Tabela 3).

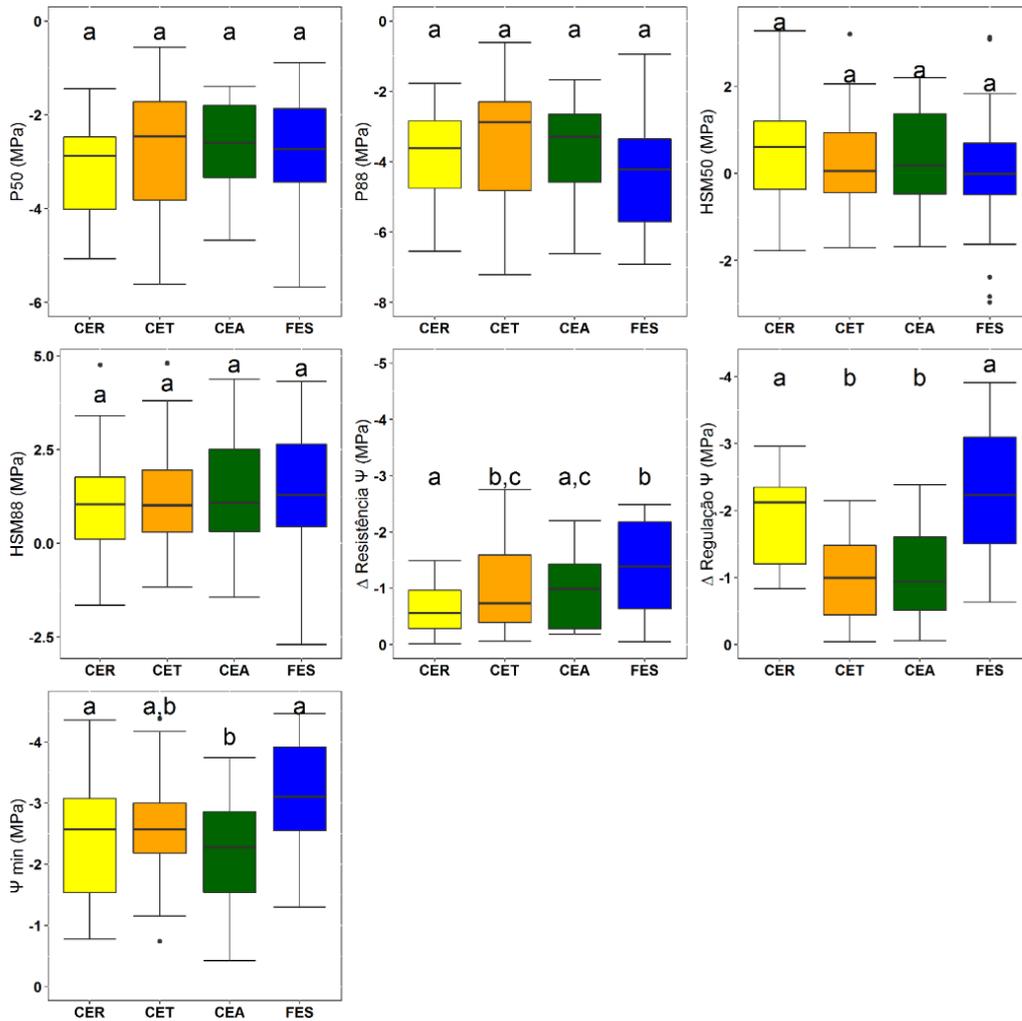


Fig. 7 Box-plots dos atributos funcionais hidráulicos de cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES) na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), HSM50 e HSM88 (margem de segurança hidráulica (MPa), Δ Resistência Ψ (diferença entre P88 e P50), Δ Regulação Ψ (medida de regulação do potencial hídrico foliar, em MPa) e Ψ_{\min} (potencial mínimo ao meio-dia, em MPa). Letras diferentes indicam medianas variáveis pelo teste de Dunn ($p < 0,05$). O Δ_{res} da floresta estacional semidecidual em comparação com o cerrado rupestre ($Q^2 = 3,33$; $p = 0,0$) e o cerradão ($Q^2 = 1,80$; $p = 0,03$). Δ Regulação Ψ : $Q^2 = 48,34$; $p < 0,01$. Ψ_{\min} : $Q^2 = 10,75$; $p < 0,01$.

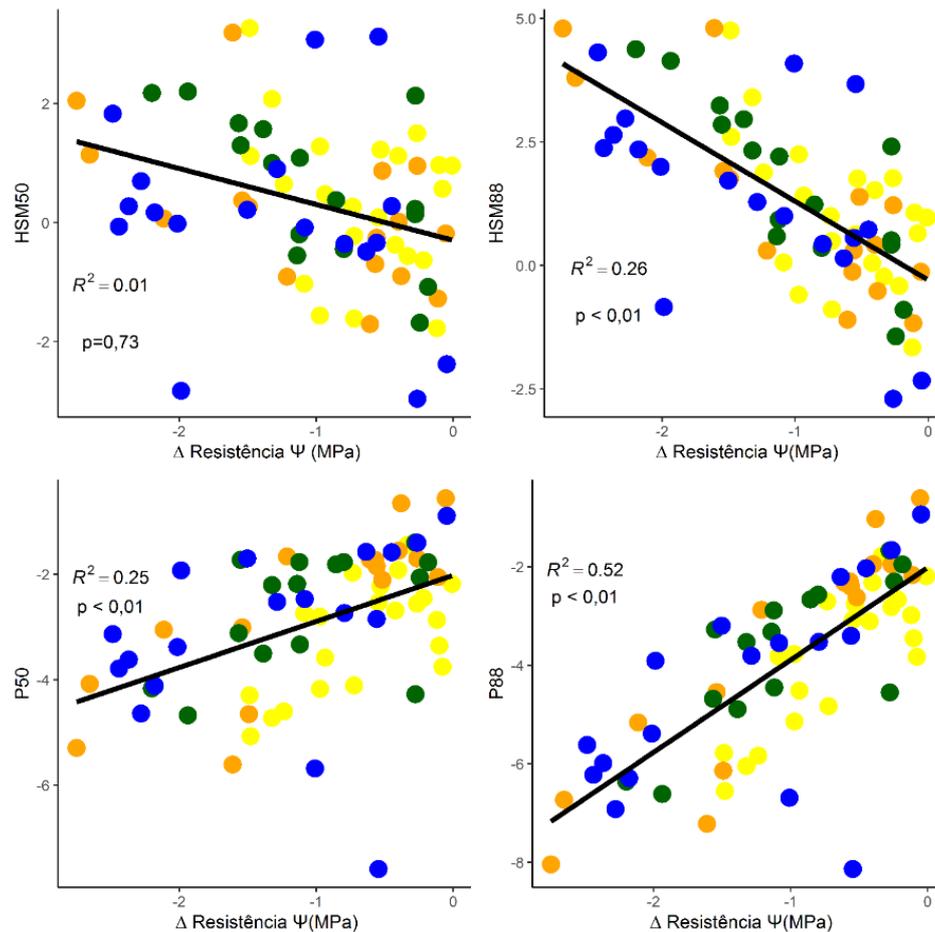


Fig. 8 Relações entre a margem de segurança (HSM50 e HSM88) em função da diferença entre P88 e P50 (Δ Resistência Ψ) e do P50/P88 em função da Δ Resistência Ψ de espécies arbóreas com maior dominância relativa nas fitofisionomias de cerrado rupestre (amarelo), cerrado típico (alaranjado), cerradão (verde) e floresta estacional semidecidual (azul) na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Os círculos coloridos representam os indivíduos das espécies. As retas indicam os melhores ajustes da regressão linear com as seguintes equações para cada atributo: HSM50= $-1,12-0,40 \Delta$ Resistência Ψ ; HSM88= $-0,27-0,85 \Delta$ Resistência Ψ ; P50= $0,95-0,26 \Delta$ Resistência Ψ ; P88= $1,23-0,40 \Delta$ Resistência Ψ .

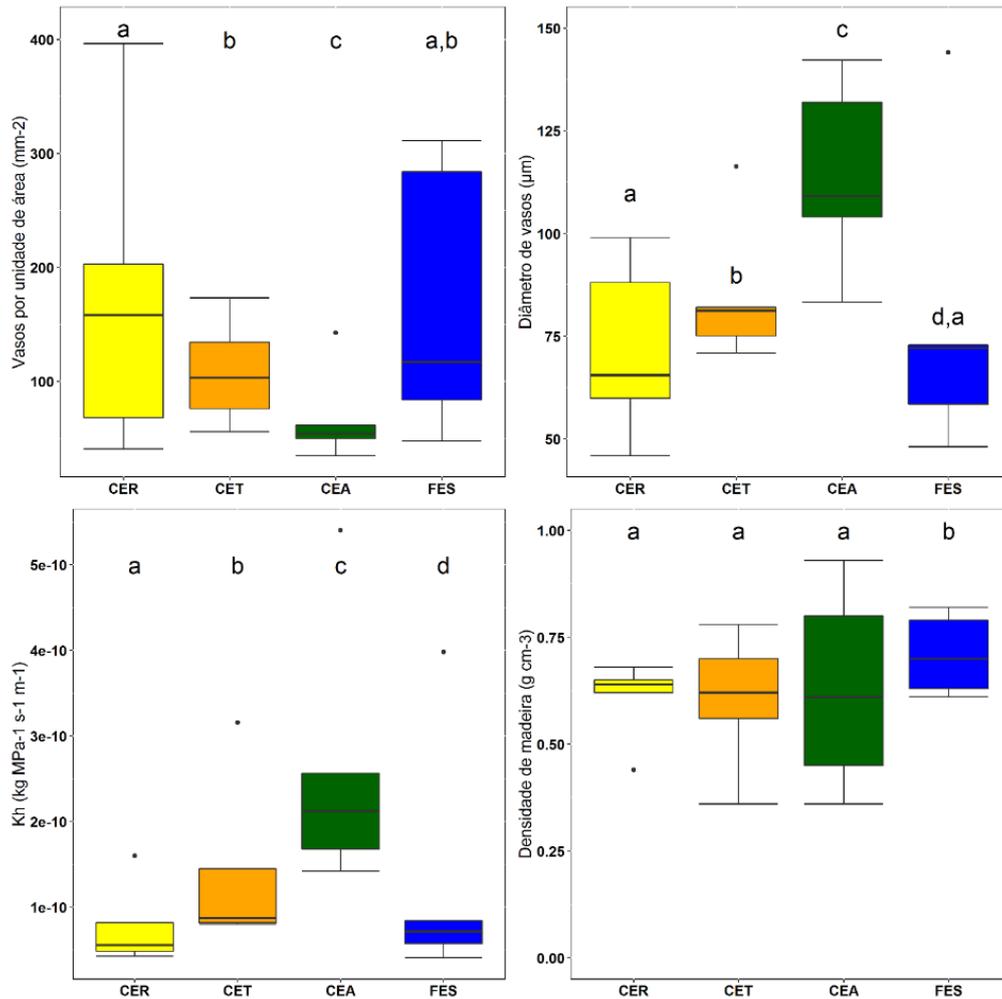


Fig. 9 Box-plots dos atributos anatômicos de cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES) na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Letras diferentes indicam medianas variáveis pelo teste de Dunn ($p < 0,05$). Diâmetro de vasos: $Q^2 = 162,7$; $p < 0,01$; Kh: $Q^2 = 18,9$; $p < 0,01$; Vasos por unidade de área: $Q^2 = 91,4$; $p = 0,001$; Densidade da madeira: $Q^2 = 43,4$; $p = 0,01$.

3.3. Trade-offs de eficiência ou resistência dos atributos hidráulicos

Verificamos que existem alguns *trade-offs* estratégicos de eficiência do uso da água ou resistência à seca/segurança ao embolismo para definir as semelhanças e diferenças entre as fitofisionomias avaliadas (Fig. 10; Tabela 4), porém, na sua maioria, foram pouco explicativos. O maior número de vasos do xilema está associado com os vasos de menor diâmetro, a regulação do potencial hídrico foliar aumenta com os diâmetros de vasos, a resistência ao embolismo (P88) aumenta com a densidade da madeira e menores valores de $\Psi_{f \text{ min}}$ suportam maiores tensões, aumentando com a densidade da madeira (Fig. 10).

O P88 foi a melhor variável resposta com relação as variáveis predictoras escolhidas, sendo que somente a densidade de madeira foi a variável preditora que apresentou a maior importância relativa para explicar a vulnerabilidade ao embolismo entre as fitofisionomias avaliadas (Tabela 5).

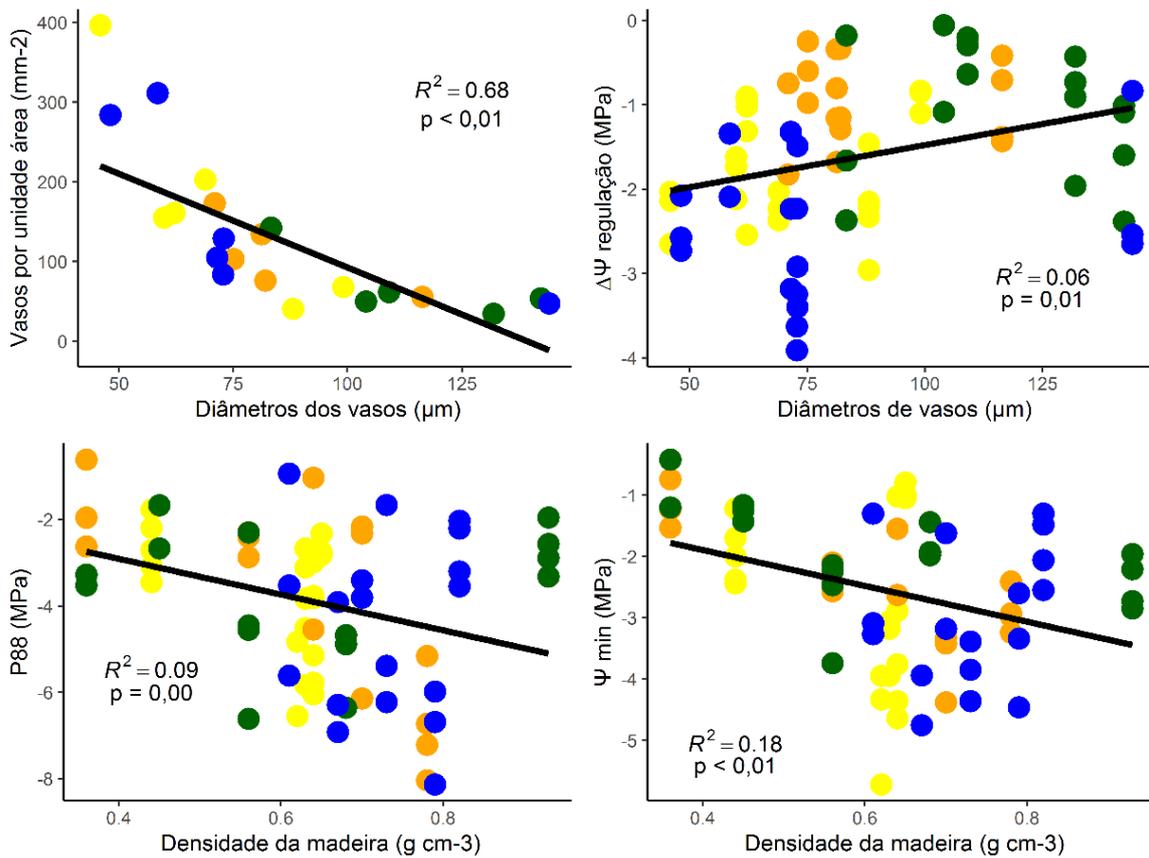


Fig. 10 Relações entre atributos funcionais anatômicos e hidráulicos de espécies arbóreas dominantes de cerrado rupestre (amarelo), cerrado típico (alaranjado), cerradão (verde) e floresta estacional semidecidual (azul) na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. As retas indicam os melhores ajustes da regressão linear com as seguintes equações: vasos por unidade de área (mm^{-2}) em função dos diâmetros de vasos (μm), equação: $VA = 4,60 - 0,55 VD$; regulação do potencial hídrico foliar (MPa) em função diâmetros de vasos: $\Delta\Psi = 0,24 - 0,22 VD$; P88 (MPa) em função densidade da madeira (g cm^{-3}): $P88 = 1,23 + 0,17 Dd$; $\Psi_{f \text{ min}}$ em função da densidade da madeira: $\Psi_{f \text{ min}} = 0,83 + 0,23 Dd$. Os círculos coloridos representam as espécies nas fitofisionomias.

Tabela 1. Médias dos atributos hidráulicos das espécies dominantes que compõem as quatro principais fitofisionomias na transição Cerrado-Amazônia, Nova Xavantina, Brasil. As espécies estão ordenadas pelo critério de maior dominância basal. P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica, Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1} \text{m}^{-1}$), $\Psi_{f \text{ min}}$: potencial mínimo ao meio-dia, em MPa, Δres : diferença entre P50 e P88, $\Delta \Psi$: medida de regulação do potencial hídrico foliar, em MPa, Dd: densidade da madeira (g cm^{-3}), VA: vasos por unidade área (mm^{-2}), VD: diâmetros de vasos (μm), DR: dominância relativa (%).

Espécies (Famílias)	P50	P88	HSM50	HSM88	Kh	Ψ_{min}	$\Delta \Psi$	Δres	Dd	VA	VD	DoR
Cerrado rupestre												
<i>Kielmeyera rubriflora</i> Cambess. (Calophyllaceae)	-2,2	-2,6	1,3	1,7	$1,6 \cdot 10^{-10}$	-1,0	-0,9	-0,4	0,65	68	99	11,8
<i>Erythroxylum suberosum</i> A. St-Hil (Erythroxylaceae)	-4,4	-5,4	-0,2	0,7	$8,1 \cdot 10^{-11}$	-4,5	-2,4	-0,9	0,62	203	69	10,8
<i>Vatairea macrocarpa</i> (Benth) Ducke (Fabaceae)	-3,0	-3,5	1,0	1,6	-	-2,1	-1,9	-0,5	0,68	-	-	10,7
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A. Juss. (Malpighiaceae)	-3,4	-4,0	0,1	0,7	$5,3 \cdot 10^{-11}$	-3,3	-2,2	-0,6	0,63	40	88	8,0
<i>Qualea parviflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	-4,3	-5,6	2,2	3,5	$4,8 \cdot 10^{-11}$	-2,3	-2,0	-1,3	0,64	155	60	7,0
<i>Eugenia aurata</i> O. Berg. (Myrtaceae)	-2,8	-3,4	-1,4	-0,7	$4,2 \cdot 10^{-11}$	-5,0	-2,4	-0,7	0,65	396	46	3,0
<i>Anacardium occidentale</i> L. (Anacardiaceae)	-2,3	-2,6	0,4	0,7	$5,8 \cdot 10^{-11}$	-1,9	-1,3	-0,3	0,44	161	62	2,0
Cerrado típico												
<i>Qualea parviflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	-1,8	-2,8	-0,3	0,7	$4,9 \cdot 10^{-11}$	-2,1	-1,4	-0,9	0,64	173	71	9,6
<i>Roupala montana</i> (Klotzsch) K.S. Edwards (Proteaceae)	-4,5	-6,8	1,6	3,9	$3,2 \cdot 10^{-10}$	-2,9	-0,8	-2,3	0,78	56	116	5,7
<i>Davilla elliptica</i> A.St.-Hil. (Dilleniaceae) (Dilleniaceae)	-3,3	-4,5	0,2	1,4	-	-2,8	-0,8	-1,2	0,56	-	-	4,6
<i>Euplassa inaequalis</i> (Pohl) Engl. (Proteaceae)	-3,0	-4,0	0,6	1,6	-	-2,4	-1,0	-1,0	0,62	-	-	4,2
<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex Shum.) Lundell (Nyctaginaceae)	-1,7	-2,5	-0,6	0,2	$8 \cdot 10^{-11}$	-2,9	-0,5	-0,8	0,56	103	75	3,7

<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns (Malvaceae)	-1,5	-1,8	0,4	0,7	1,4.10 ⁻¹⁰	-1,0	-0,9	-0,3	0,36	134	81	3,5
<i>Qualea grandiflora</i> Mart. (Vochysiaceae)	-2,8	-3,5	-0,9	-0,2	8,1.10 ⁻¹¹	-3,6	-1,2	-0,7	0,70	76	82	3,4
Cerradão												
<i>Hirtella glandulosa</i> Spreng. (Chrysobalanaceae)	-3,6	-5,3	1,8	3,5	2,1.10 ⁻¹⁰	-1,8	-0,4	-1,7	0,68	62	109	20,5
<i>Tachigali vulgaris</i> L.G. Silva & H.C. Lima (Fabaceae)	-2,8	-3,5	-0,2	0,5	–	-3,0	-1,2	-0,7	0,61	–	–	17,4
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers. (Metteniusaceae)	-1,9	-2,68	-0,6	0,2	5,4.10 ⁻¹⁰	-2,5	-1,4	-0,8	0,93	54	142	7,5
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl. (Anacardiaceae)	-1,5	-2,0	0,2	0,7	1,7.10 ⁻¹⁰	-1,9	-1,6	-0,5	0,45	142	83	5,2
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart. (Annonaceae)	-3,6	-4,5	0,9	1,8	2,6.10 ⁻¹⁰	-2,5	-1,0	-0,9	0,56	34	132	4,8
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC (Myrtaceae)	-3,4	-4,3	0,2	1,2	–	-3,3	-0,8	-1,0	0,80	–	–	4,4
<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns (Malvaceae)	-2,0	-3,4	1,1	2,6	1,4.10 ⁻¹⁰	-0,9	-0,7	-1,4	0,36	50	104	4,3
Floresta estacional semidecidual												
<i>Ephedranthus parviflorus</i> S. Moore (Annonaceae)	-2,8	-4,4	-1,0	0,5	4.10 ⁻¹¹	-3,7	-2,5	-1,6	0,73	284	48	10,0
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke (Peraceae)	-2,0	-6,9	2,1	3,5	7.10 ⁻¹¹	-3,2	-2,2	-1,3	0,79	129	73	9,4
<i>Tetragastris altissima</i> (Aubl.) Swart (Bursaceae)	-2,7	-3,6	0,3	0,9	8.10 ⁻¹¹	-2,4	-2,0	-0,9	0,7	311	58	8,6
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl. (Rubiaceae)	-1,5	-6,0	-0,6	1,5	7,3.10 ⁻¹¹	-4,3	-2,1	-2,1	0,67	105	71	7,7
<i>Mabea fistulifera</i> Mart. (Euphorbiaceae)	-2,2	-3,4	-0,3	0,8	4.10 ⁻¹⁰	-2,6	-2,5	-1,1	0,61	47	144	6,4
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C.Sm. (Celastraceae)	-2,8	-4,6	-0,5	1,2	–	-3,3	-1,5	-1,8	0,63	–	–	3,9
<i>Brosimum rubescens</i> Taub. (Moraceae)	-1,8	-2,7	-0,1	0,9	6.10 ⁻¹¹	-2,0	-3,3	-0,9	0,8	84	73	3,3

Tabela 2. Média (μ), desvio padrão (dp) e coeficiente de variação (CV) dos atributos funcionais hidráulicos e anatômicos de comunidades de cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES) na transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($\text{kg MPa}^{-1}\text{s}^{-1}\text{m}^{-1}$), P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica (MPa), VA: vasos por unidade área (mm^{-2}), VD: diâmetros de vasos (μm), $\Psi_{f \text{ min}}$: potencial mínimo ao meio-dia (MPa), Dd: densidade da madeira (g cm^{-3}), $\Delta \Psi$: regulação do potencial hídrico foliar (MPa) e Δ_{res} : diferença entre P50 e P88.

Atributos	CER		CET		CEA		FES	
	CV	$\mu \pm \text{dp}$						
Kh	59,5	$7,4 \cdot 10^{-10} \pm$	81,1	$1,3 \cdot 10^{-10} \pm$	60,8	$2,6 \cdot 10^{-10}$	113,7	$1,2 \cdot 10^{-10} \pm$
		$4,4 \cdot 10^{-10}$		$1,08 \cdot 10^{-10}$		$\pm 1,6 \cdot 10^{-10}$		$1,3 \cdot 10^{-10}$
P50	-27,9	$-3,2 \pm 0,9$	-40,2	$-2,6 \pm 1,0$	-32,9	$-2,7 \pm 0,8$	-23,4	$-2,2 \pm 0,5$
P88	-31,4	$-3,8 \pm 1,2$	-44,3	$-3,7 \pm 1,6$	-30,8	$-3,6 \pm 1,1$	-32,3	$-4,4 \pm 1,4$
HSM50	105,0	$0,8 \pm 0,8$	137,0	$0,6 \pm 0,8$	110,0	$0,7 \pm 0,8$	153,0	$0,6 \pm 0,9$
HSM88	94,5	$1,3 \pm 1,2$	103,0	$1,5 \pm 1,5$	65,7	$0,9 \pm 0,6$	86,2	$1,6 \pm 1,4$
VA	74,0	$170,6 \pm$	43,0	$108,4 \pm$	62,1	$68,4 \pm$	68,8	$160,0 \pm$
		126,3		46,7		42,5		110,2
VD	27,7	$70,6 \pm$	21,1	$85,1 \pm$	20,5	$114,1 \pm$	43,4	$77,9 \pm$
		19,5		18,0		23,3		33,8
Ψ_{min}	-53,0	$-2,9 \pm 1,5$	-35,0	$-2,5 \pm 0,9$	-38,2	$-2,2 \pm 0,9$	-33,0	$-3,0 \pm 1,0$
Dd	12,8	$0,6 \pm 0,1$	21,9	$0,60 \pm 0,1$	31,3	$0,6 \pm 0,19$	11,0	$0,7 \pm 0,1$
$\Delta \Psi$	-34,4	$-1,9 \pm 0,6$	-59,0	$-1,0 \pm 0,6$	-63,5	$-1,0 \pm 0,6$	-43,6	$-2,3 \pm 1,0$
Δ_{res}	-69,0	$-0,6 \pm 0,4$	-76,0	$-1,0 \pm 0,8$	-66,0	$-0,9 \pm 0,6$	-57,0	$-1,4 \pm 0,8$

Tabela 3. Média ponderada (\pm intervalo de confiança) de atributos anatômicos e hidráulicos das comunidades de cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES). P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), $\Psi_{f\ min}$: potencial mínimo ao meio-dia (MPa), HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica (MPa), Dd: densidade da madeira ($g\ cm^{-3}$), VA: vasos por unidade área (mm^{-2}), VD: diâmetros de vasos (μm), Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($kg\ MPa^{-1}\ s^{-1}\ m^{-1}$), $\Delta\Psi$: regulação do potencial hídrico foliar (MPa) e Δ_{res} : diferença entre P50 e P88.

Atributos	CER	CET	CEA	FES
P50	$-2,9 \pm 1,5$	$-2,5 \pm 1,9$	$-2,6 \pm 1,6$	$-2,3 \pm 1,0$
P88	$-3,5 \pm 2,1$	$-3,4 \pm 2,9$	$-3,6 \pm 2,2$	$-3,9 \pm 2,7$
HSM50	$0,7 \pm 0,6$	$0,5 \pm 0,5$	$0,6 \pm 0,5$	$0,4 \pm 0,5$
HSM88	$1,1 \pm 0,8$	$1,1 \pm 1,0$	$1,4 \pm 0,9$	$1,1 \pm 0,9$
$\Psi_{f\ min}$	$-2,6 \pm 0,8$	$-2,3 \pm 0,6$	$-2,0 \pm 0,6$	$-2,9 \pm 0,6$
Dd	$0,6 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,3$	$0,6 \pm 0,4$	$0,7 \pm 0,1$
Kh	$6,3 \cdot 10^{-11} \pm 6,4 \cdot 10^{-11}$	$1,3 \cdot 10^{-10} \pm 1,8 \cdot 10^{-10}$	$2,7 \cdot 10^{-10} \pm 3,4 \cdot 10^{-10}$	$1,0 \cdot 10^{-10} \pm 2,9 \cdot 10^{-10}$
$\Delta\Psi$	$-1,9 \pm 0,5$	$-1,0 \pm 0,4$	$-1,0 \pm 0,5$	$-2,5 \pm 0,7$
Δ_{res}	$-0,6 \pm 0,7$	$-0,9 \pm 0,5$	$-1,0 \pm 0,4$	$-1,1 \pm 0,5$
VA	166 ± 219	119 ± 86	67 ± 68	178 ± 229
VD	$67,2 \pm 33$	84 ± 31	113 ± 42	74 ± 55

Tabela 4. Correlações de Spearman (r_s) entre os atributos hidráulicos e anatômicos analisados. Valores significativos de p estão em negrito ($*p < 0,05$; $**p < 0,01$; $***p < 0,001$). P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), Δ_{res} : diferença entre P50 e P88, HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica (MPa), $\Delta\Psi$: regulação do potencial hídrico foliar (MPa), Dd: densidade da madeira (g cm^{-3}), VA: vasos por unidade área (mm^{-2}), VD: diâmetros de vasos (μm), Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1} \text{m}^{-1}$), Ψ_{fmin} : potencial mínimo ao meio-dia (MPa).

	Ψ_{fmin}										
Ψ_{fmin}	–	P50									
P50	0,43 **	–	P88								
P88	0,40 **	0,93 ***	–	Δ_{res}							
Δ_{res}	0,16	0,51 ***	0,76 ***	–	HSM50						
HSM50	0,32 **	-0,54 ***	-0,51 ***	-0,30 ***	–	HSM88					
HSM88	0,18	-0,68 ***	-0,75 ***	-0,65 **	0,81 ***	–	$\Delta\Psi$				
$\Delta\Psi$	0,41 **	0,03	0,04	-0,05	0,21	0,19	–	Dd			
Dd	-0,32 **	-0,22	-0,31 **	-0,36 **	-0,01	0,17	0,30 **	–	VA		
VA	-0,12	0,05	0,07	0,06	-0,21	-0,18	-0,21	-0,06	–	VD	
VD	0,25*	0,05	0,01	-0,04	0,19	0,17	0,35 **	0,03	-0,90 ***	–	Kh
Kh	0,33 **	0,12	0,07	-0,06	0,14	0,16	0,47 ***	-0,16	-0,51 ***	0,80 ***	–

Tabela 5. Modelo linear misto $P88 \sim Dd + Kh + \Delta\Psi + VD + VA + 1|fitofisionomia$. O P88 foi a melhor variável resposta explicada com relação à HSM88, HSM50 e P50. P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica (MPa), Dd: densidade da madeira (g cm^{-3}), VA: vasos por unidade área (mm^{-2}), VD: diâmetros de vasos (μm), Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1} \text{m}^{-1}$) e $\Delta\Psi$: regulação do potencial hídrico foliar (MPa). Valores em negrito foram significativos pelo teste GLM.

	Estimativa	Erro padrão	Valor z	$P (> t)$
Intercepto	1,5 10	4,4 10 ⁻²	33,741	2.10⁻¹⁶
Dd	1,3 10 ⁻¹	4,5 10 ⁻²	2,855	0,00
Kh	-1,0 10 ⁻¹	1,0 10 ⁻¹	1,019	0,31
$\Delta\Psi$	2,1 10 ⁻²	5,5 10 ⁻²	0,376	0,71
VD	6,2 10 ⁻²	1,3 10 ⁻¹	0,471	0,64
VA	-9,1 10 ⁻⁵	5,8 10 ⁻²	0,002	0,99

4. DISCUSSÃO

Nossas descobertas forneceram evidências de diferenças na dinâmica do funcionamento hidráulico entre fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia e suas espécies mais importantes relacionadas à eficiência no uso de água e resistência à seca. A hipótese 1, de que as espécies das fitofisionomias savânicas seriam mais resistentes à seca do que as florestais, foi refutada, pois em todas as fitofisionomias estudadas registramos tanto espécies com estratégias de resistência à seca quanto espécies que investem em maior eficiência no uso de água. Entretanto, as espécies da floresta estacional semidecidual apresentaram maior consistência entre si, com padrões semelhantes quanto à segurança ao embolismo. A hipótese 2, de que as fitofisionomias mais fechadas (florestais) apresentariam características de maior eficiência no uso de água e maior vulnerabilidade à seca foi parcialmente corroborada, pois o cerradão (formação florestal) apresentou características de maior eficiência e a floresta estacional semidecidual apresentou atributos hidráulicos de maior segurança ao embolismo, embora as menores margens de segurança hídrica foram registradas para as espécies da floresta. Assim, com relação aos atributos hidráulicos, o cerradão se assemelhou mais com os ambientes abertos (cerrados) do que com a floresta. Por último, como esperado, os atributos anatômicos e de regulação do $\Delta\Psi_f$ mostraram *trade-offs* indicando uma relação de perdas e ganhos de alguns atributos que caracterizam o funcionamento hidráulico das espécies. Nesse caso, a relação de número de vasos do xilema \times o diâmetro de vasos e também a relação potencial foliar mínimo \times a densidade da madeira foram os atributos que melhor explicaram esse *trade-off*, sendo que a densidade da madeira foi a melhor preditora para caracterizar a segurança ao embolismo que diferenciou as fitofisionomias (hipótese 3).

4.1. Atributos hidráulicos e anatômicos das espécies

As espécies avaliadas apresentaram diferenças nos atributos de segurança hidráulica, caracterizadas pela alta variabilidade entre e dentro das comunidades. Essas diferenças seguem o padrão já observado em outras fitofisionomias tropicais (Sobrado, 1997; Maherali *et al.*, 2004; Lopez *et al.*, 2005, Hoffmann *et al.*, 2011) e são típicas de ambientes com elevada diversidade de espécies (Lopez *et al.*, 2005). Além disso, a ampla variabilidade de segurança ao embolismo é normalmente constatada em ambientes em que ocorrem situações de estresse hídrico (Awad *et al.*, 2010; Lopez *et al.*, 2005). As fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia se encaixam nesse contexto por estarem localizadas em uma região com marcante sazonalidade

climática onde o período seco tem duração de aproximadamente cinco meses, durante o qual a disponibilidade de água no solo é mínima. Assim, as plantas desenvolveram mecanismos ligados a adaptação ou aclimação em resposta à resistência à seca (Awad *et al.*, 2010) nas quais certas espécies são capazes de manter os vasos do xilema funcionais mesmo sob eventos de seca extrema, como ocorreu durante o presente estudo (*El Niño* 2015/2016). Destacamos *Chaetocarpus echinocarpus* e *Roupala montana*, que apresentaram estratégias relacionadas ao aumento da segurança ao embolismo (P50 e P88) e resistência à seca (HSM50 e HSM88).

A adaptação das espécies está associada à variabilidade genotípica (Cochard *et al.*, 2007) e aclimação às condições ambientais, como a disponibilidade de água no solo (Awad *et al.*, 2010). Os referidos autores verificaram que a aclimação se relaciona com a variação fenotípica das espécies de acordo com o estresse hídrico, de modo que indivíduos de uma mesma espécie podem apresentar uma plasticidade fenotípica de acordo com a disponibilidade de água no solo ou também plasticidade sob diferentes tipos de exposição ao estresse hídrico. Dessa forma, espécies que apresentaram características de resistência à seca possuem características anatômicas e fisiológicas adaptadas a uma variação na disponibilidade de água no solo (Lopez *et al.*, 2005; Awad *et al.*, 2010). Nossos resultados mostraram que as espécies com maior segurança ao embolismo foram aquelas que também apresentaram adaptações anatômicas com vasos de menores diâmetros e em maior densidade, e menores condutividades (Awad *et al.*, 2010). Essas espécies estão localizadas principalmente no cerrado rupestre e na floresta estacional semidecidual, onde os solos são rasos e com afloramentos rochosos, respectivamente e a disponibilidade de água no solo é bem reduzida no período seco.

Verificamos que as espécies da floresta estacional semidecidual são as mais tolerantes ao embolismo, pois elas apresentaram as maiores diferenças entre o P88 e o P50. A maioria das espécies da floresta começa a perder a condutividade em potenciais menos negativos (-1,5 a -2,8 MPa), mas mantêm a condutividade em uma faixa maior de potenciais hídricos do xilema mais negativos, resultando em menores P88. De forma geral, a análise das curvas de vulnerabilidade das espécies nos forneceu uma informação importantíssima quanto à inclinação, visto que curvas mais íngremes indicam a rapidez com que as espécies perdem a condutividade hidráulica em resposta à dessecação (Markestijn, 2011), ou seja, a diferença entre o P88 e o P50 é menor e, dessa forma, aumenta a vulnerabilidade ao embolismo.

Em todas as fitofisionomias, encontramos tanto espécies com estratégias aquisitivas, que investem em maior eficiência no uso da água, como espécies com estratégias conservativas, com maior segurança ao embolismo. Uma espécie em destaque foi a *Roupala montana* que apresentou, simultaneamente, uso eficiente de água e também resistência à seca. Essa espécie

possui vasos com diâmetros maiores e ainda maior condutividade hidráulica potencial e maior margem de segurança (HSM50), comparada às demais espécies. Embora a literatura reporte baixa possibilidade de uma mesma espécie apresentar, simultaneamente, tais características (Hacke & Sperry, 2001; Gleason *et al.*, 2016; Reich, 2014), outros estudos já reportaram espécies que apresentaram, simultaneamente, baixa eficiência e baixa segurança hidráulica (Gleason *et al.*, 2016). Entretanto, essa foi a primeira vez que registramos uma “super-espécie”, com alta eficiência no uso da água e alta resistência à seca na transição dos dois maiores biomas sul-americanos. Essas características podem estar diretamente ligadas à sua ampla distribuição no Bioma Cerrado e também à sua máxima assimilação de carbono em comparação aos valores reportados para outras espécies lenhosas do Bioma (Franco, 1998).

Com relação à margem de segurança hidráulica, 73% das espécies estiveram entre -0,2 a 1,1 MPa para HSM50 e 57% para HSM88, sendo que 42% das espécies para HSM50 e 7% para HSM88 estiveram num limiar muito crítico, operando em margem de segurança negativa. Plantas com margens de segurança muito baixas (ou mesmo negativas) podem experimentar intenso embolismo dos vasos do xilema e, portanto, ocorrer maior risco de falha hidráulica (Choat *et al.*, 2012). Em nosso estudo, apesar das espécies da floresta estacional terem apresentado maior segurança contra embolia, antagonicamente foram aquelas que apresentaram também maior risco a falhas hidráulicas (HSM50), com 71% das espécies com margens de segurança negativas. Na literatura, já foi reportado que espécies com xilema seguras ao embolismo, podem de fato, ser mais suscetíveis a falha hidráulica (Hoffmann *et al.*, 2011). Isso ocorre porque estas espécies frequentemente exibem controle menos rigoroso dos estômatos durante a seca, e portanto, permitem que o potencial da água da planta se aproxime de níveis bem próximos ao limite do P50 e P88 (Mc Dowell *et al.*, 2008; Hoffmann *et al.*, 2011). O risco que as plantas assumem com um menor controle dos estômatos ocorre porque há continuidade da assimilação de carbono como vantagem no período de seca. Porém, a intensidade da seca, ou a ocorrência de um evento extremo de seca, pode reverter em desvantagem, conduzir a uma falha hidráulica irreversível e, conseqüentemente, à morte (Mc Dowell *et al.*, 2008).

Nesse sentido, as espécies da floresta estacional apresentaram características mais conservadoras, com investimentos na estrutura do xilema para evitar a embolia (Pratt & Jacobsen, 2016), mas no caso de eventos extremos de seca, elas podem ser mais vulneráveis. No futuro, se tais eventos se tornarem mais frequentes e essas plantas não conseguirem cessar a perda de água, mesmo após o fechamento dos estômatos, a taxa da transpiração residual se tornará um determinante crítico de quanto tempo as espécies poderão suportar, em longo prazo, os danos causados pela cavitação (Hoffmann *et al.*, 2011; Brodribb, 2017). É claro que outras

características também deverão ser consideradas para a determinação desse limiar, como a taxa de evaporação e a profundidade de raiz, fundamentais para determinarmos com precisão as causas da mortalidade das espécies (Brodribb, 2017). Além disso, o elevado percentual de espécies com margem de segurança hídrica $\leq 1\text{MPa}$, registrado no presente estudo, está em convergência com os resultados encontrados por Choat *et al.* (2012), que analisaram 226 espécies em florestas tropicais de todo o mundo. As estratégias de limites das margens de segurança hídrica aparentemente arriscadas sugerem que as plantas podem apresentar maior capacidade de reverter a embolia, um processo pelo qual o gás é dissolvido e os vasos condutores são restaurados para um estado funcional (Tyree & Sperry, 1989; Choat *et al.*, 2012). Apesar desse processo ainda ser pouco compreendido, os referidos autores observaram que a recuperação só ocorre se os períodos de seca forem seguidos de precipitação suficiente para um retorno ao estado da água favorável no solo.

4.2. Atributos hidráulicos e anatômicos das fitofisionomias

As fitofisionomias estudadas estão sob a mesma condição climática, mas sob condições ambientais e microclimáticas distintas. Em um extremo, o cerrado rupestre, localizado em área aberta e mais exposto à radiação solar e, em outro extremo, a floresta estacional, em ambiente mais fechado e sombreado (Abad *et al.*, 2010; Marimon *et al.*, 2014). Nesse caso, esperávamos que as espécies da floresta, por estarem em microclima mais ameno, exibissem mecanismos de maior eficiência no uso de água e maior vulnerabilidade a embolia. Entretanto, para a floresta em questão, verificamos que a disponibilidade de água no solo deve ser crucial para determinar as estratégias hidráulicas das plantas (Oliveira *et al.*, 2005, 2018), pois o solo da floresta é raso e com baixa disponibilidade de água no período seco (Marimon-Junior *et al.*, 2019). Na floresta estacional, há uma camada contínua de concreção laterítica (cerca de 1,5m de profundidade) que favorece a umidade do solo no período das chuvas e desfavorece no período seco, quando a umidade permanece abaixo da capacidade de campo (Marimon-Junior, 2007). O cerrado rupestre também apresenta solos rasos com rochas expostas que impedem a entrada das raízes em profundidades maiores para acessar a água (Gomes *et al.*, 2016). Assim, as características dos solos do cerrado rupestre e da floresta estacional apresentaram influência direta na maior segurança ao embolismo das espécies típicas de ambientes com estresse hídrico (Lopez *et al.*, 2005; Hoffmann *et al.*, 2011), permitindo que as plantas reduzam a biomassa das raízes para a penetração, operem em solos com menor potencial matricial, ou transpirem por períodos mais longos levando à maior segurança ao embolismo (Meinzer *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2011).

Entretanto, a resistência à seca (margem de segurança) será comprometida se não ocorrer um reabastecimento de água no solo antes de se completar a falha hidráulica nas plantas que poderão dessecar e potencialmente morrer (Hoffmann *et al.*, 2011; Choat *et al.*, 2012). Portanto, florestas tropicais secas possuem uma adaptação de maior segurança ao embolismo sob condições de estresse hídrico moderado, mas por possuírem margens de segurança mínimas, em condições de secas severas essa tendência de maior segurança pode ser revertida (Lopez *et al.*, 2005).

As espécies do cerrado apresentaram maior acesso à água do solo provavelmente por causa de raízes mais profundas que estão localizadas em solos profundos (Marimon & Haridasan, 2005; Jancoski, H.S., dados não publicados). Tais espécies não apresentam o P50 muito negativo por terem acesso à água subterrânea (raízes profundas), evitando falhas hidráulicas sob maior tensão no potencial hídrico (Choat *et al.*, 2012), demonstrando associações adaptativas entre a eficiência no uso e a disponibilidade de água no solo (Maherali *et al.*, 2004), com maiores diâmetros de vasos, maior condutividade hidráulica e menor quantidade de vasos, exatamente opostas às características anatômicas e hidráulicas registradas nas espécies do cerrado rupestre e da floresta estacional, localizadas sobre solos rasos e apresentando maior segurança ao embolismo. O cerrado típico apresentou similaridade com todas as demais fitofisionomias, dependendo do atributo hidráulico. Essa fitofisionomia, mesmo sendo tipicamente savânica, está localizada sobre um solo profundo e em uma condição florística transicional entre o cerrado rupestre e o cerrado, fatores que provavelmente lhe conferem características anatômicas e hidráulicas compartilhadas entre as demais vegetações e, conseqüentemente, favorece uma maior variabilidade das características hidráulicas.

Nesse contexto, se a região se tornar mais seca no futuro devido ao aumento da frequência e durabilidade das secas (Reis *et al.*, 2018; Gloor *et al.*, 2013), as espécies do cerrado típico e o cerrado teriam maiores chances de se manterem em virtude das características hidráulicas e anatômicas das mesmas. Nessas fitofisionomias ocorrem espécies com maior condutividade hidráulica, maior regulação do potencial hídrico foliar e maiores potenciais mínimos, que juntos podem restringir as flutuações de tensão no xilema (Meinzer *et al.*, 2009), embora, sejam mais vulneráveis ao embolismo do xilema, pois a disponibilidade de água é um fator crucial para determinar características de resistência (Awad *et al.*, 2010; Meinzer *et al.*, 2009; Lopez *et al.*, 2011). Para evitar uma falha hidráulica deve-se considerar um conjunto de características que regem a resposta à seca, como a regulação do potencial hídrico foliar por meio de maior controle dos estômatos, e esse é um dos principais mecanismos que tende a manter um equilíbrio entre alocação de carbono para a fotossíntese e demanda evaporativa das

folhas num movimento unidirecional contínuo solo-planta-atmosfera (CSPA) nos quais essas duas fitofisionomias transicionais poderão apresentar melhores expectativas no futuro (Tyree & Sperry, 1989; Oliveira *et al.*, 2014), em comparação com a floresta e o cerrado rupestre.

4.3. Trade-offs entre eficiência e resistência dos atributos hidráulicos

Verificamos alguns *trade-offs* que influenciaram nas diferenças anatômicas e hidráulicas entre as fitofisionomias estudadas. As associações destacadas já são reconhecidas na literatura, como o maior número de vasos por unidade de área que têm o efeito na diminuição dos diâmetros dos vasos e menores $\Psi_{f \text{ min}}$ que suportam maiores tensões, aumentando com a densidade da madeira (Sobrado, 1997; Lopez *et al.*, 2005; Hoffmann *et al.*, 2011). Para as espécies da floresta estacional aqui avaliada, que se agruparam na regressão com valores mais negativos de $\Psi_{f \text{ min}}$ e maiores valores na densidade da madeira, esses atributos também podem ser indicações de segurança ao embolismo. Essas relações sugerem que a eficiência no uso de água e a resistência ao embolismo sejam resultados diretos das características anatômicas dos vasos do xilema, as quais contribuem diretamente com a distribuição das espécies nos ambientes (Gleason *et al.*, 2016; Pratt & Jacobsen, 2016).

Sabemos que em termos de características adaptativas são envolvidos custos estruturais, físicos e químicos para as plantas (Pratt & Jacobsen, 2016), determinados ao longo do processo evolutivo das espécies (Cochard *et al.*, 2007) ou na aclimatação ao ambiente (Lopez *et al.*, 2005). Como exemplo, valores maiores de P50 (menos negativos) são uma estratégia vantajosa para a produtividade das plantas (Choat *et al.*, 2012) por causa de baixos custos estruturais no xilema associados a alta eficiência de transporte de água. Vasos com diâmetros grandes são importantes para alcançar maiores níveis de eficiência no uso de água (Tyree & Sperry, 1989; Sperry *et al.*, 2008), enquanto que o maior número de vasos por área promove o aumento da segurança ao embolismo, pois reduz o impacto da cavitação em um único vaso (Ewers *et al.*, 2007; Tyree & Zimmermann, 2002). Outra característica chave para compreendermos a hidráulica das plantas é o tamanho das pontuações nas membranas dos vasos, que aumenta a eficiência no transporte de água à medida que aumenta a área das pontuações (Bittencourt *et al.*, 2016; Gleason *et al.*, 2016; Pratt & Jacobsen, 2016).

Embora os *trade-offs* aqui identificados contribuíssem para evidenciar as diferenças entre as fitofisionomias, a maioria das relações testadas apresentou pouca explicação, e a principal variável preditora que explicou a segurança ao embolismo foi a densidade de madeira. Era previsto que a densidade fosse um atributo importante relacionado à suscetibilidade a falha

hidráulica (Meinzer *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2011), na qual o aumento da densidade de madeira está associado à resistência à embolia (Jacobsen *et al.*, 2005; Pratt & Jacobsen, 2016). A separação das fitofisionomias em dois grupos: dos extremos (cerrado rupestre e floresta estacional) e dos intermediários (cerrado típico e cerradão) demonstrou a contribuição da densidade de madeira na associação com os outros atributos hidráulicos das plantas. Como exemplo, as espécies da floresta, que possuem densidade de madeira alta apresentaram menores valores de condutividade hidráulica (Meinzer *et al.*, 2008), menores potenciais mínimos (Meinzer *et al.*, 2009) e baixa regulação do potencial hídrico foliar (Hoffmann *et al.*, 2011), sendo que esse controle estomático ilimitado leva a planta a operar sob menores margens de segurança contra a embolia, aumentando assim o risco de falhas hidráulicas sob eventos de seca severa (Meinzer *et al.*, 2009; Hoffmann *et al.*, 2011). Apesar da densidade de madeira estar fortemente correlacionada com um conjunto de características relacionadas à resposta à seca, ainda não está claro se está correlacionada com a resistência à seca (Hoffmann *et al.*, 2011).

5. CONCLUSÃO

Atributos de resistência ao embolismo apresentaram um papel fundamental nas estratégias hidráulicas de espécies da transição Cerrado-Amazônia que estão sujeitas ao estresse hídrico devido a um clima marcadamente sazonal. Entretanto, quando analisadas em nível de comunidades florestais e savânicas não verificamos diferenças, pois há uma grande variabilidade de características anatômicas e funcionais na eficiência do uso da água e na resistência ao embolismo e à seca das espécies.

Os atributos anatômicos aqui avaliados confirmaram diferenças entre as fitofisionomias, apesar de que os *trade-offs* foram fracos. Um ponto de destaque foi que fitofisionomias florística e estruturalmente distintas, como o cerrado rupestre e a floresta estacional semidecidual, apresentaram características hidráulicas muito similares, provavelmente por que ambas estão localizadas em solos rasos. O cerradão, apesar de ser uma formação tipicamente florestal, apresentou maior semelhança, em termos de características hidráulicas, com o cerrado típico, ambos localizados em solos profundos.

Roupala montana, a segunda espécie de maior dominância no cerrado típico, foi uma exceção da relação de *trade-off*, e pode ser reconhecida como uma “super-espécie” em termos de características anatômicas e hidráulicas de eficiência no uso da água, segurança ao embolismo e resistência à seca. A variável densidade de madeira explicou a segurança ao

embolismo e a separação das fitofisionomias florestais e savânicas aqui avaliadas, especialmente na caracterização dos vasos xilema e potencial hídrico mínimo, que contribuem na variação da vulnerabilidade ao embolismo das espécies.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abad J.C.S, Marimon BS, Jancoski HS, Silva LS, Oliveira EA, Jordão BO. 2010. Composição florística e estrutural das comunidades lenhosas de cerrado rupestre e de florestas de galeria do parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, MT. In: Santos JE, Galbiati C, Moschini LE, eds. *Gestão e Educação Ambiental - Água, Biodiversidade e Cultura*. São Carlos: RiMA, 82-102.

Aguirre-Gutiérrez et al. 2019. Drier tropical forests are susceptible to functional changes in response to a long-term drought. *Ecology Letters* **22** (5): 1-10.

Anderegg WLR. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* **205**: 1008–1014.

Askew GP, Moffatt DJ, Montgomery RF, Searl PL. 1970. Interrelationships of soils and vegetation in the savanna–forest boundary zone of north eastern Mato Grosso. *Geogr. J.* **136**: 370–376.

Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. 2010. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum* **139**: 280-288.

Barros FV et al. 2017. Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. *New Phytologist* **223** (3): 1253-1266.

Barton K. 2013. *MuMIn: multi-model inference*, R package version 1.9.13.

Bates D. et al. 2015. Fitting linear mixed-effect models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67** (1): 1-48.

Bittencourt PR, Pereira L, Oliveira RS. 2016. On Xylem Hydraulic Efficiencies, Wood Space-Use and the Safety–Efficiency Tradeoff. *New Phytologist* **211**: 1152–1155.

Brodribb TJ. 2017. Progressing from ‘functional’ to mechanistic traits. *New Phytologist* **215**: 9–11.

Choat B. et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752-756.

Cochard H, Casella E, Mencuccini M. 2007. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiol* **27**: 1761–1767.

Crawley MJ. 2013. *The R Book*. Chichester, UK: Wiley Publishing.

- Crawley MJ. 2014.** *Statistics: an introduction using R*. Chichester, UK: Wiley Publishing.
- Domec JC, Gartner BL. 2001.** Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees–Structure and Function* **15**: 204–214.
- Dunn OJ. 1964. Multiple comparisons using rank sums. *Technometrics* **6**: 241–252.
- Duursma R, Choat B. 2017.** Fiplc – an R package fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics* **4**: e002. doi:10.20870/jph.2017.e002
- Eller CB, Barros FV, Bittencourt PRL, Rowland L, Mencuccini M, Oliveira RS. 2018.** Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell Environ* 1–15.
- Elias F, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Budked JC, Esquivel-Muelbert A, Morandi PS, Reis SM, Philips OL. 2018.** Idiosyncratic soil-tree species associations and their relationships with drought in a monodominant Amazon forest. *Acta Oecologica* **91**: 127–136.
- Esquivel-Muelbert A. et al. 2017.** Seasonal drought limits tree species across the Neotropics. *Ecography* **40** (5): 618–629.
- Esquivel-Muelbert A. et al. 2019.** Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global. Change Biol.* **25**: 39–56.
- Ewers FW, Ewers JM, Jacobsen AL, López-Portillo J. 2007.** Vessel redundancy: modeling safety in numbers. *Iawa Journal* **28** (4): 373–388.
- Feldpausch TR, Phillips L, Brienens RJW, Gloor E, Lluyd J et al. 2016.** Amazon forest response to repeated droughts. Global Biogeochemical Cycles. *American Geophysical Union* **30** (7): 964–982.
- Franco AC. 1998.** Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology* **136**: 69–76.
- FrancoAC, Rossato DR, Silva LCR, Ferreira CS. 2014.** Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO₂ levels and climate warming. *Theor. Exp. Plant Physiol* **26**:19–38.
- Gleason SM et al. 2016.** Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world’s woody plant species. *New Phytologist* **209**: 123–136.
- Gloor M, Brienens RJW, Galbraith D, Feldpausch R, Schöngart J. et al. 2013.** Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. *Geophysical Research Letters* **40**: 1729–1733.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **4**: 97–115.

- Hoffmann, WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL. 2011.** Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology* **17**: 2731-2742.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossato, DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M, Franco A.C. 2012.** Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* **15**: 759–768.
- IMAGE J.** [WWW documento] URL <https://imagej.nih.gov/ij/>. [Acesso em 20 junho 2017].
- INMET.** [WWW documento] URL <http://inmet.gov.br/portal> [Acesso 10 maio 2018].
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock W A, Davis SD. 2005.** Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? *Plant Physiology* **139**: 546-556.
- KASSAMBARA, A. 2016. Pratical Guide to Principal Component Methods in R. STHDA: 6-8.
- Kim TK. 2015.** T test as a parametric statistic. *Korean J Anesthesiol* **68** (6): 540-546.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Bubel F. 2006.** World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* **15** (3): 259-263.
- Lê S, Josse J, Husson F. 2008.** FactoMineR: An R Package for Multivariate Analyses. *Journal of Statistical Software* **25** (1): 1-18.
- Lopez OR, Kursar TA, Cochard H, Tyree MT. 2005.** Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree Physiology* **25**: 1553-1562.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB. 2004.** Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* **85** (8): 2184-2199.
- Marimon BS, Lima ES, Duarte TG, Chierogatto LC, Ratter JA. 2006.** Observations on the vegetation of northeastern Mato Grosso, Brazil IV. an analysis of the Cerrado-Amazonian forest ecotone. *Edinburgh Journal of Botany* **63** (2&3): 323–341.
- Marimon BS, Marimon-Junior BH, Feldpausch TR, Oliveira-Santos C, Mews H.A, Lopes-Gonzalez G, Lloyd J, Franczak DD, Oliveira EA, Maracahipes L, Miguel A, Lenza E, Oliver LP. 2014.** Disequilibrium and hyperdynamic tree turnover at the forest–cerrado transition zone in southern Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* **7**: 281-292.
- Marimon-Junior BH, Haridasan M. 2005.** Comparação da vegetação arbórea e características edáficas de um cerradão e de um cerrado *sensu stricto* em áreas adjacentes sobre solo distrófico no leste de Mato Grosso, Brasil. *Acta. Bot. bras.* **19** (4): 913-926.

- Marimon-Junior BH. 2007.** *Relações entre diversidade arbórea e aspectos do ciclo biogeoquímico de uma floresta monodominante de Brosimum rubescens.* Tese, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brasil.
- Martinez-Vilalta J, Garcia-Forner N. 2017.** Water Potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell and Environment* **40**: 962–976.
- Markesteyn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. 2011.** Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* **34**: 137–148.
- McDowell N, Pockman WT, Allen LLEN CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA. 2008.** Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* **178**: 719–739.
- Meinzer FC, Goldstein G, Franco AC, Bustamante M, Iglar E, Jackson P, CALDAS L, Rundel PW. 1999.** Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. *Functional Ecology* **13** (2): 273–82.
- Meinzer FC, Campanello PI, Domec JC, Gatti M G, Goldstein G, Villalobos-Veja R, Woodruff DR. 2008.** Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology* **28**: 1609–1617.
- Meinzer F, Johnson DM, Lachenbruch B, Mcculloh KA, Woodruff DR 2009.** Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* **23**: 922–930.
- Mews HA, Marimon BS, Maracahipes L, Franczak DD, Marimon-Junior BH. 2011.** Dynamics of the woody community of a typical cerrado in Northeastern Mato Grosso, Brazil. *Biota Neotropica* **11** (1): 1–10.
- Neyret M, Bentley LP, Oliveras I, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Oliveira EA, Passos FB, Ccosco RC et al. 2016.** Examining variation in the leaf mass per area of dominant species across two contrasting tropical gradients in light of community assembly. *Ecology and Evolution* **6** (16): 5674–5689.
- Oliveira RS, Dawson TE, Burgess SS, Nepstad DC. 2005.** Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* **145**: 354–363.
- Oliveira RS, Christoffersen BO, Barros FV, Teodoro GS, Bittencourt P, Brum-Jr MM, Viani RAG. 2014.** Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees. *Theor. Exp. Plant Physiol* **26** :65–82.

- Oliveira R et al. 2018.** Embolism resistance drives the distribution of Amazonian rainforest tree species along hydro-topographic gradients. *New Phytologist* **221** (3): 1457-1465.
- Pereira L, Bittencourt PRL, Oliveira RS, Brum-Junior MM, Barros FV, Ribeiro RV, Mazzafera P. 2016.** Plant pneumatics: stem air flow is related to embolism – new perspectives on methods in plant hydraulics. *New Phytologist* **211**: 357– 370.
- Philips OL. et al. 2009.** Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. *Science* **323**: 1344-1347.
- Pratt RB, Jacobsen AL. 2016.** Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell and Environment* **40** (6): 897-913.
- Ratter JA. 1971.** Some notes on two types of cerrado occurring in northeastern Mato Grosso. In: Ferri MG. eds. **III Simpósio sobre o Cerrado**. São Paulo BR: Ed. Edgard Blucher, 100-102.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S. 1997.** The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* **80**: 223–230.
- R Core Team. 2016.** R: *A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- RAINFOR.** [WWW document] URL [http:// www.rainfor.org/pt](http://www.rainfor.org/pt). [acesso em 15 agosto 2018].
- REICH, P. B., 2014.** The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* **102**: 275–301.
- Reis SM, MarimonBS, MarimonJunior BH, Morandi PS, Oliveira EA, Elias F, Neves EC, Oliveira B. 2018.** Climate and fragmentation affect forest structure at the southern border of Amazonia, *Plant Ecology & Diversity* **10**:1-11.
- Ribeiro JF, Walter BMT. 2008.** As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SA, Ribeiro JF, eds. *Cerrado: ecologia e flora*. Planaltina-DF: EmbrapaCPAC, 151-212.
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT. 1965.** Sap Pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* **148**: 339-346.
- Sobrado MA. 1997.** Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Ecologica* **18** (4): 383-391.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT.1998.** A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Enviromnent* **11**: 35-40.
- Tyree MT, Sperry JS. 1989.** Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Bio* **40**: 19-38.

- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002.** *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Germany: Springer.
- Tng DYP, Apgaua DMG, Ishida YF, Mencuccini M, Lloyd J, Laurance WF, Laurance SGW. 2018.** Rainforest trees respond to drought by modifying their hydraulic architecture. *Ecology and Evolution* **8**:12479–12491.
- Trueba S, Pouteau R, Lens F, Field TSS, Isnard S, Olson ME, Delzon S. 2017.** Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant, Cell and Environment* **40**: 277–289.
- Urli M, Porté AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett, R, Delzon S. 2013.** Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* **33**: 672–683.
- Villalobos-Veja R, Salazar A, Miralles-Wilhelm F, Haridasan M. 2014.** Do groundwater dynamics drive spatial patterns of tree density and diversity in Neotropical savannas? *Journal of Vegetation Science* **25**: 1465–1473.
- Wickham H. 2011.** The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. *Journal of Statistical Software* **40** (1): 1-29.
- Wickham H. 2016.** *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag.
- Woodruff DR, Meinzer FC, Lachenbruch B. 2008.** Height-related trends in leaf xylem anatomy and shoot hydraulic characteristics in a tall conifer: safety versus efficiency in water transport. *New Phytologist* **180**: 90-99.

7. MATERIAL SUPLEMENTAR

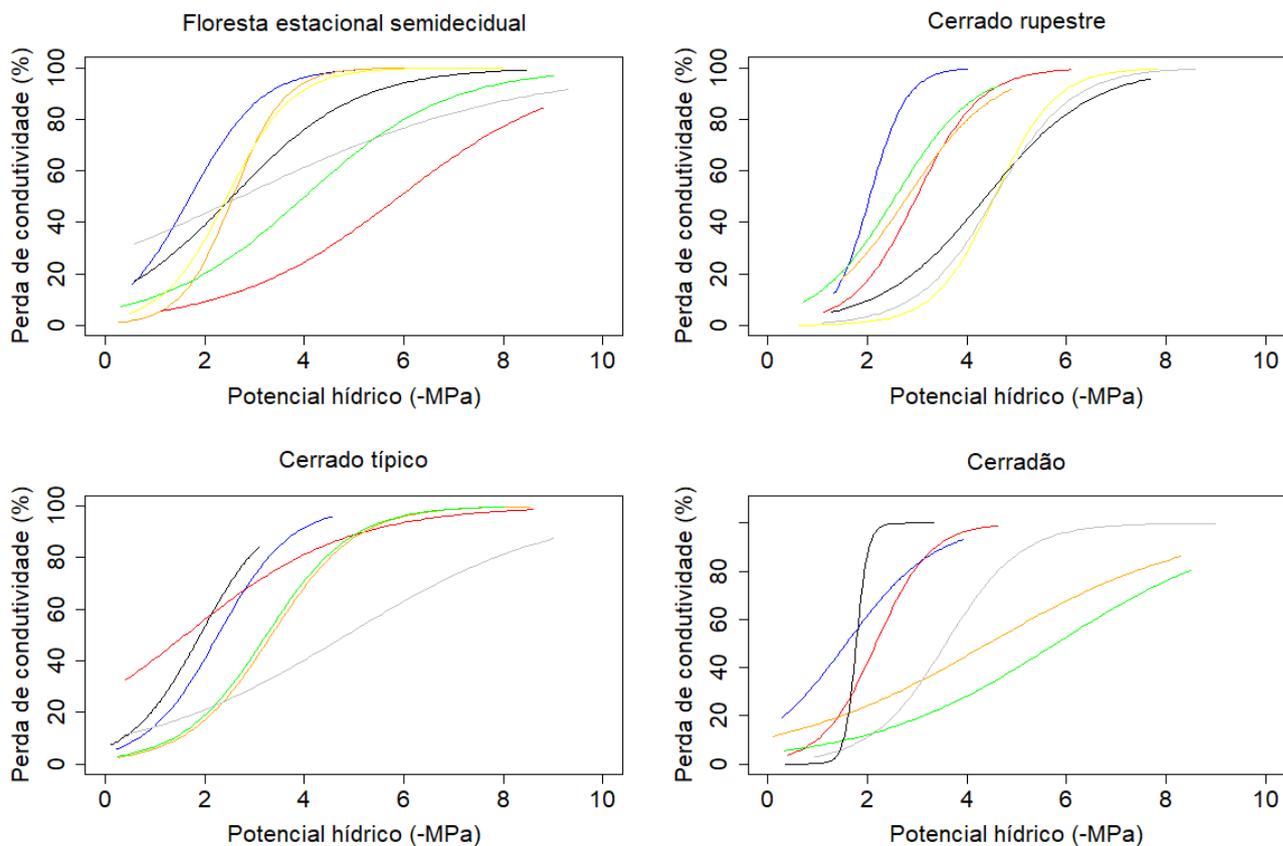


Fig. S1 Curvas de vulnerabilidade ao embolismo de espécies arbóreas dominantes nas fitofisionomias da transição Cerrado-Amazônia, Brasil. Linhas coloridas representam as espécies em cada fitofisionomia.

Tabela S1. Comparações das variâncias dos atributos hidráulicos e anatômicos do cerrado rupestre (CER), cerrado típico (CET), cerradão (CEA) e floresta estacional semidecidual (FES). Kh: condutância hidráulica potencial específica do xilema ($\text{kg MPa}^{-1} \text{s}^{-1} \text{m}^{-1}$), P50 e P88: potencial hídrico quando a espécie perde 50% e 88% de condutividade, respectivamente (MPa), HSM50 e HSM88: margem de segurança hidráulica (MPa), VA: unidades de áreas por vasosvasos por área (mm^2), VD: diâmetros de vasos (μm), $\Psi_{f \text{ min}}$: potencial mínimo ao meio-dia (MPa), Δres : diferença entre P50 e P88, $\Delta \Psi$: regulação do potencial hídrico foliar (MPa) e Dd: densidade da madeira (g cm^{-3}). Testes F e Mood, valores de p em negrito quando significativos ($p < 0,05$).

Atributos	CER/CET	CER/CEA	CER/FES	CET/CEA	CET/FES	FES/CEA
Kh	Z = 0,94; $p = 0,94$	Z = 0,26; $p = 0,79$	Z = -0,10; $p = 0,91$	Z = 0,93; $p = 0,35$	Z = 0,30; $p = 0,76$	Z = -0,71; $p = 0,47$
P50	F = 1,42; $p = 0,68$	F = 2,73; $p = 0,24$	F = 2,87; $p = 0,22$	F = 1,49; $p = 0,63$	F = 4,07; $p = 0,11$	F = 2,73; $p = 0,24$
P88	F = 1,81; $p = 0,48$	F = 1,16; $p = 0,85$	F = 0,71; $p = 0,69$	F = 2,10; $p = 0,38$	F = 1,29; $p = 0,76$	F = 0,61; $p = 0,56$
HSM 50	Z = -0,60; $p = 0,54$	Z = -0,30; $p = 0,75$	Z = 0,47; $p = 0,63$	Z = 0,79; $p = 0,42$	Z = 1,64; $p = 0,09$	Z = -0,26; $p = 0,79$
HSM88	Z = 0,30; $p = 0,76$	Z = -0,33; $p = 0,73$	Z = -0,35; $p = 0,72$	Z = -0,05; $p = 0,95$	Z = 0,25; $p = 0,79$	Z = -0,20; $p = 0,84$
VA	F = 0,13; $p = 0,07$	F = 8,81; $p = 0,05$	F = 1,31; $p = 0,77$	F = 1,20; $p = 0,86$	F = 0,17; $p = 0,12$	F = 0,14; $p = 0,08$
VD	F = 0,80; $p = 0,9$	F = 0,70; $p = 0,69$	F = 0,33; $p = 0,25$	F = 0,59; $p = 0,62$	F = 0,28; $p = 0,24$	F = 0,47; $p = 0,49$
$\Psi_{f \text{ min}}$	F = 2,99; $p = \mathbf{0,00}$	F = 3,08; $p = \mathbf{0,00}$	F = 2,30; $p = \mathbf{0,01}$	F = 1,02; $p = 0,93$	F = 0,77; $p = 0,45$	F = 0,74; $p = 0,4$
Δres	F = 0,30; $p = \mathbf{0,00}$	F = 0,51; $p = 0,10$	F = 0,30; $p = \mathbf{0,00}$	F = 1,70; $p = 0,21$	F = 1,02; $p = 0,96$	F = 0,6; $p = 0,23$
$\Delta \Psi$	Z = 0,71; $p = 0,47$	Z = 0,26; $p = 0,8$	Z = -3,06; $p = \mathbf{0,00}$	Z = -0,11; $p = 0,90$	Z = -1,28; $p = 0,19$	Z = 0,82; $p = 0,41$
Dd	Z = -1,56; $p = 0,11$	Z = -2,05; $p = \mathbf{0,04}$	Z = -1,21; $p = 0,23$	Z = -1,08; $p = 0,28$	Z = 0,37; $p = 0,71$	Z = -1,84; $p = 0,06$

CAPÍTULO 3

RESPOSTAS COMPENSATÓRIAS PÓS-HERBIVORIA AUMENTAM A BIOMASSA, O NITROGÊNIO E A CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA DE UMA LEGUMINOSA NEOTROPICAL

A ser submetido para publicação no periódico *Plant Species Biology*

RESUMO

Plântulas afetadas pela herbivoria geralmente mostram crescimento e desenvolvimento reduzidos. Entretanto, em alguns casos, o dano foliar pode resultar em respostas compensatórias pós-herbivoria. Nesses casos, a perda de área foliar não está relacionada à diminuição no desempenho das plantas e, em alguns cenários, a herbivoria pode ser um passo necessário para que as plantas atinjam a biomassa máxima. Investigamos experimentalmente as alterações morfológicas (crescimento, número de folhas e biomassa), fisiológicas (condutância estomática) e nutricionais (nitrogênio foliar) em plântulas de *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) em resposta à perda de área foliar. Esta espécie é dominante e amplamente distribuída nas florestas tropicais neotropicais, apresentando potencial para o plantio e recuperação de áreas degradadas, além de fornecer diversos serviços ecossistêmicos, como o sumidouro de carbono. As mudas foram distribuídas igualmente em dois grupos; um foi considerado como controle e o outro foi submetido a herbivoria simulada, o que representou uma perfuração redonda na lâmina foliar. O crescimento e o número de folhas não foram afetados pela herbivoria; no entanto, a condutância estomática, a concentração de nitrogênio foliar e a biomassa total foram maiores nas plântulas submetidas à herbivoria. Os resultados indicaram respostas compensatórias de *H. courbaril* à herbivoria, com maior biomassa e maior concentração de nitrogênio nas plantas com herbivoria. Em conclusão, mostramos que mesmo uma pequena taxa de dano foliar (<2% da perda de área foliar) foi capaz de induzir uma forte resposta em plântulas de *H. courbaril*, o que poderia ser considerado um mecanismo adaptativo para lidar com herbívoros de insetos neotropicais.

Palavras-chave: compensação, fabaceae; *Hymenaea courbaril*, mudas, traços morfofisiológicos.

ABSTRACT

Seedlings affected by herbivory usually show reduced growth and development. However, in some cases, foliar damage may result in post-herbivory compensatory responses. In these cases, leaf area loss is not related to decreases in plant performance, and in some scenarios, herbivory can be a necessary step for plants to achieve maximum biomass. In this study, we experimentally investigated the morphological (growth, number of leaves and biomass), physiological (stomatal conductance) and nutritional (leaf nitrogen) changes in seedlings of *Hymenaea courbaril* L. (Fabaceae) in response to leaf area loss. This species is dominant and widely distributed in neotropical rainforests, presenting potential for planting and recovery of deforested areas, and provides various ecosystem services, such as carbon sink. Seedlings were equally assigned in two groups; one was regarded as control and the other was subjected to simulated herbivory, which accounted for a round pierce in the leaf blade. Growth and number of leaves were not affected by herbivory; nonetheless, stomatal conductance, leaf nitrogen concentration and total biomass were higher for seedlings subjected to herbivory. The results indicated compensatory responses of *H. courbaril* to herbivory, with greater biomass and higher concentration of nitrogen in plants with herbivory. In conclusion, we show that even a small rate of leaf damage (< 2 % of leaf area loss) was capable of eliciting a strong response in *H. courbaril*, what could be considered as an adaptive mechanism to cope with neotropical insect herbivores.

Key words: compensation, Fabaceae, *Hymenaea courbaril*, morphophysiological traits, seedlings

1. INTRODUÇÃO

A herbivoria é um estressor biótico que induz respostas que eventualmente alteram o desempenho e estrutura da planta (Cornelissen & Fernandes, 2001). As respostas das plantas à herbivoria incluem redução no crescimento, reprodução e biomassa (Hernández-Barrios et al., 2012). No contexto da fisiologia vegetal, a herbivoria causa redução na densidade dos vasos e mudanças na condutividade hidráulica das folhas (Aldea et al., 2005; Pittermann et al., 2014); isso reduz a condutância estomática e a fotossíntese (Delaney, 2008). Considerando os nutrientes, a translocação pode sofrer alterações de acordo com a magnitude do dano foliar (Hamilton et al. 1998; Venâncio et al. 2016).

As respostas das plantas à perda de área foliar são importantes não apenas para o entendimento das respostas fisiológicas (Hamilton et al., 1998), mas também para o uso dessas informações em iniciativas de plantio e manejo. Por exemplo, quase 80% das mudas nativas usadas para reflorestamento de áreas abandonadas parecem perecer devido à herbivoria (Holl & Quiros-Nietzenb, 1998). Além disso, em programas de restauração, as plântulas atacadas por herbívoros podem mostrar metade do tamanho das plantas protegidas (Massad et al., 2011). Como a herbivoria nos estágios iniciais de desenvolvimento pode comprometer o desenvolvimento das plantas e seu estabelecimento, é necessário investigar como as plantas lidam com esse estresse.

Neste contexto, algumas plantas desenvolveram a habilidade e capacidade de resistir à perda de área foliar na medida em que não apresentam prejuízo no crescimento e desempenho (Rosenthal & Kotanen, 1994). Esse processo pode ser chamado de tolerância ou compensação (em resumo, a capacidade de manter a aptidão independentemente de danos) (Strauss & Agrawal, 1999) e é presumivelmente um fenômeno generalizado na natureza (Trubmle, 1993; Silva & Batalha, 2011). Em contraste, a super compensação de plantas à herbivoria ocorre quando as plantas são submetidas à herbivoria e, surpreendentemente, lidam com isso maximizando a fenologia reprodutiva (Freeman et al., 2003). Assim, neste caso, a herbivoria atua como um gatilho para o aumento do desempenho da planta (Agrawal, 2000). Tanto a tolerância/compensação quanto a sobrecompensação são vistas em termos de adequação da planta, portanto permanece duvidoso que os traços intrínsecos da planta (e não apenas extrínsecos - Strauss & Agrawal, 1999) como crescimento, nutrientes e fisiologia possam ser examinados também em termos de resistência das plantas para herbivoria (Thomson, 2003).

Investigamos como as características morfológicas (altura, número de folhas e biomassa), nutricionais (nitrogênio) e fisiológicas (condutância estomática) de mudas de uma

leguminosa (*Hymenaea courbaril* L. - Fabaceae) foram afetadas por danos foliares. Comparando plântulas (o estágio ontogenético assumido para mostrar respostas rápidas ao estresse - Matzner et al., 2003; Venâncio et al., 2016) em grupos com e sem perda de área foliar, abordamos duas hipóteses concorrentes. Em primeiro lugar, esperávamos que a herbivoria foliar fosse um agente estressor para as mudas, diminuindo todas as variáveis examinadas (Ritchie, 1998; Cornelissen & Fernandes, 2001). Além disso, esperávamos menor condutância estomática em plântulas tratadas, como estratégia para reduzir a transpiração foliar (Mody et al., 2009). Alternativamente, deve simular o desempenho da planta de incremento de herbivoria, isso pode ser uma indicação de (sobre) compensação em características não relacionadas à aptidão (por exemplo, broto, flores, frutas). Assim, neste estudo, examinamos experimentalmente até que ponto o dano foliar influenciou o desempenho não-adaptativo de uma espécie de leguminosa neotropical, e se ela incorreu em mudanças no crescimento, nutrientes e fisiologia.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Espécie – *Hymenaea courbaril*

A espécie *Hymenaea courbaril* L., comumente conhecida no Brasil como jatobá-da-mata, é amplamente distribuída nos neotrópicos, ocorrendo especialmente no México e na América Central, mas populações também estão presentes nas florestas tropicais da América do Sul, onde podem se tornar dominantes em florestas maduras (Asquith et al., 1999). O recrutamento depende das condições do habitat e é restringido pela exposição à luz e dispersão por animais (Asquith et al., 1999; Santos & Buckeridge, 2004). As árvores podem atingir até 30 m de altura com um diâmetro de até 200 cm (Aidar et al., 2002), as folhas são glabras, compostas, com dois folíolos (comprimento ~ 85 mm; largura ~ 40 mm); a margem é inteira e a cor é verde nos dois lados do folíolo. A madeira dessa espécie é usada para construção, a resina para fins medicinais (Lacerda et al., 2008) e suas sementes para reflorestamento (Herrero-Jáuregui et al., 2009). As folhas produzem uma resina tóxica para as lagartas de algumas mariposas (Stubblebine & Langenheim, 1977), e estima-se que a herbivoria afeta até 5% da lâmina foliar em *Hymenaea* sp. (Langenheim, 1984). *Hymenaea courbaril* é usada para o reflorestamento de áreas degradadas (Flores & Benavides, 1990), e tem importância

econômica devido à qualidade da madeira e resina de elevado custo (Herrero-Jáuregui et al., 2009); portanto é muito explorada nos neotrópicos.

2.2. Procedimento pré-experimental

Nosso estudo foi realizado na Universidade do Estado do Mato Grosso (14°41'09" S e 52°20'09" W), no *campus* de Nova Xavantina, Brasil. Em outubro de 2015, no início do período chuvoso, coletamos 220 frutos maduros de cinco árvores adultas de *H. courbaril* no Parque Municipal do Bacaba (14 ° 41'S e 52 ° 20'W). Os frutos foram coletados no chão, ao pé de cada planta-mãe (não clones), espaçadas a no mínimo 1 km entre si e com padrão fenológico similar, como a produção e maturação dos frutos.

Sementes de boa qualidade (coloração e tamanho homogêneos e sem evidência de patógenos) foram secadas à sombra por dois dias, mantidas em folhas de papel envoltas por um saco plástico e armazenadas em geladeira isenta de umidade sob temperatura constante (10°C) até a utilização, em aproximadamente 60 dias após a coleta. Utilizamos a escarificação para quebra de dormência das sementes e as sementes escarificadas permaneceram em água à temperatura ambiente por 24 horas. Plantamos duas sementes em cada vaso de polietileno de 15 x 20 cm preenchido com substrato de Latossolo Amarelo e fertilizante químico comercial (NPK). Um total de 54 mudas foram mantidas em uma estufa coberta por uma malha fina, simulando 50% de sombreamento. A irrigação foi automática, por micro-aspersão e ocorrendo por 20 minutos diários durante todo o período do estudo. Quando todas as mudas atingiram pelo menos 70 cm de altura, iniciamos as observações, coleta de dados e estabelecemos o desenho experimental.

2.3. Procedimento experimental

Para realizar o delineamento experimental e a coleta de dados mantivemos as mudas em casa de vegetação. Separamos as mudas igualmente e aleatoriamente em dois grupos (27 indivíduos por grupo), um foi considerado como tratamento (herbivoria simulada) e outro como controle. Na estufa, espaçamos as mudas para evitar interferências e contato entre as folhas; sendo que todas estavam na mesma estufa e submetidas às mesmas condições ambientais e irrigação.

Iniciamos o experimento em outubro de 2016, quando as folhas eram jovens e se expandiam e englobavam todo o período de crescimento foliar (seis semanas). Na primeira

semana, a fim de nos certificarmos que inicialmente as mudas de ambos os grupos (controle e tratamento) não difeririam em altura (base do coleto até o ápice, em cm), número de folhas e condutância estomática ($gs; mol H_2O m^{-2} s^{-1}$), registramos essas variáveis no início do estudo e as incorporamos nas análises estatísticas finais. Medimos a condutância estomática (gs) usando um porômetro foliar modelo SC-1 (*Decagon Devices Leaf Porometer*) (Pataki et al., 1998), em cada muda individual de cada grupo (controle e tratamento). Realizamos as medições antes do amanhecer (08h00) e ao meio-dia (12h00) (Zhang et al., 2013). A biomassa e a concentração de nitrogênio foliar foram analisadas apenas no final do estudo, pois necessitavam das plantas inteiras para a coleta das variáveis.

Na terceira semana iniciamos seguindo o mesmo protocolo das variáveis, realizamos o procedimento de herbivoria simulada e medimos a altura, número de folhas e gs; quando as folhas ainda eram jovens, expandidas e em perfeitas condições para permitir perfurações através da lâmina. Entre duas e quatro folhas foram selecionadas em cada muda e um orifício ($28,26 mm^2$; 6 mm de diâmetro - seguindo Venâncio et al., 2016) foi feito no maior tamanho de folíolo (Figura 1), representando 1,24% (média) da área do folíolo. A experimentação nas mudas foi limitada pela quantidade de folhas produzidas/disponíveis e, portanto, apenas algumas folhas foram usadas para manipulações (Venâncio et al., 2016). A nervura principal não foi atingida em nenhuma folha e o orifício foi feito com um dispositivo de perfuração, que também foi suavemente tocado nas folhas das plantas de controle, a fim de controlar o efeito do equipamento.

Na sexta semana, quando as folhas já estavam maduras e totalmente expandidas, estimamos novamente a altura, o número de folhas e a gs. Para medir a biomassa, as mudas foram retiradas dos vasos, lavadas em água corrente, secadas ($60^{\circ}C$ por 48 horas) e pesadas (g). A biomassa acima do solo, raiz e total (acima do solo + raiz) foi estimada para cada planta individual. As folhas de todas as mudas foram destacadas e usadas para medir a concentração de nitrogênio foliar ($mg.kg^{-1}$) em laboratório, utilizando o método de Kjeldahl (Sáez-Plaza et al., 2013).

2.4. Análise de dados

Para examinar se a altura das mudas, o número de folhas e a condutância estomática variaram de acordo com os grupos de plantas (controle e tratamento) e tempo (início e fim do estudo, empregados como fatores), realizamos uma Análise de Variância de dois fatores (*two-way Anova*) com efeitos de interação (grupos de plantas*tempo). Para as comparações de

biomassa entre os grupos de plantas, usamos os dados de biomassa total, que representaram a soma dos valores de biomassa acima e abaixo do solo. Todos os dados de biomassa foram positiva e fortemente relacionados (acima do solo x raiz $r^2 = 0,47$; acima do solo x total $r^2 = 0,86$; raiz x total $r^2 = 0,82$), assim, usamos apenas uma dessas variáveis para evitar a redundância. Após a realização dos testes de homocedasticidade e normalidade da variância, as diferenças de biomassa e da concentração foliar de nitrogênio entre mudas controle e de tratamento foram comparadas com um teste t de duas amostras de Welch (para variâncias desiguais) para a biomassa, e teste t de Student para a concentração de nitrogênio. Também realizamos testes de “*statistical power*” para avaliarmos a confiabilidade das comparações, quanto os testes respectivos mostram diferenças significativas entre os grupos de mudas (Steidl et al., 1997). Assumimos valores de *power* 0,5 a 0,79 como médios e $> 0,8$ como altos (Cohen, 1988), e nas análises (pacote *pwr*) usamos os valores de média e desvio padrão de cada grupo de mudas. Realizamos as análises no programa *R* (R Core Team, 2018).

3. RESULTADOS

Mudas do controle e do tratamento não apresentaram diferenças significativas em altura ou número de folhas. De fato, essas duas variáveis apresentaram apenas alterações temporais (Tabela 1). No entanto, as mudas controle cresceram mais em comparação às mudas do tratamento; e inversamente, as plantas do tratamento produziram mais folhas (Figura 2a, b). A condutância estomática antes do amanhecer foi inicialmente maior nas plântulas controle, mas diminuiu substancialmente no final do estudo. Por outro lado, plantas do tratamento apresentaram menores decréscimos nessa variável. Mudanças temporais na condutância estomática antes do amanhecer na madrugada não foram estatisticamente significantes, mas o efeito de interação (plantas*tempo) foi indicado que nas plantas controle a condutância estomática diminuiu enquanto nas plantas do tratamento permaneceu um pouco estável (Figura 2c). Ao meio-dia a condutância estomática manteve um padrão temporal ascendente em ambos os grupos de mudas (efeitos de interação não significativos para os grupos de plantas*tempo), mas o aumento foi maior para as plantas do tratamento (Figura 2d). As comparações foram significativas para o tempo e grupos, indicando que a condutância estomática já era maior nas plantas do tratamento no início do estudo, e ambos os grupos de plantas apresentaram aumentos nesta variável.

Tanto a biomassa total das plântulas quanto a concentração de nitrogênio foliar foram significativamente maiores no grupo submetido à herbivoria simulada (biomassa $t = 2,0600$, $P = 0,0451$, potência = 0,51; nitrogênio $t = 3,5543$, $P = 0,0008$, potência = 0,93) (Figura 3).

TABELA 1 Análise de variância de dois fatores investigando se a altura, o número de folhas e a condutância estomática das mudas de *Hymenaea courbaril* mudaram com o tempo (início e fim do estudo) e com a herbivoria simulada (controle e tratamento). Valores de “ P ” em negrito indicam diferenças estatísticas significativas. Os graus de liberdade para as análises foram de 1 (cada grupo) e 104 (2x2 grupos).

Variável dependente	Fatores	Soma dos quadr.	Quadr. médios	F	P
Altura (cm)	Grupo de mudas	104	104,04	0,9462	0,3330
	Tempo	569,5	569,48	5,1792	0,0249
	Interação	31,1	31,15	0,2833	0,5957
	Resíduos	11435,4	109,96		
Número de folhas	Grupo de mudas	0,15	0,15	0,0062	0,9372
	Tempo	1032,93	1032,93	43,5112	0,0000
	Interação	71,7	71,7	3,0205	0,0852
	Resíduos	2468,89	23,74		
Condutância estomática (0800 h)	Grupo de mudas	721	721	0,0631	0,8021
	Tempo	91735	91735	8,036	0,0055
	Interação	61366	61366	5,3757	0,0224
	Resíduos	1187214	11416		
Condutância estomática (1200 h)	Grupo de mudas	78883	78883	7,8411	0,0061
	Tempo	71848	71848	7,1418	0,0087
	Interação	12412	12412	1,2338	0,2692
	Resíduos	1046265	10060		

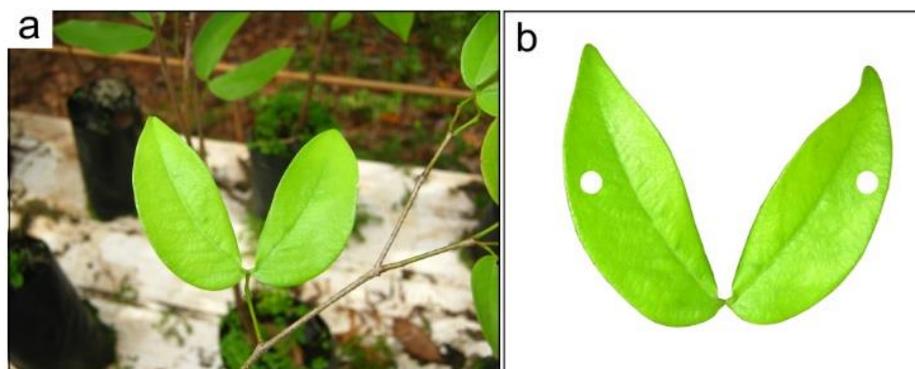


Figura 1 Folhas de *Hymenaea courbaril* sem (a) e com (b) herbivoria simulada, a qual consistiu de uma perfuração em cada lado dos folíolos.

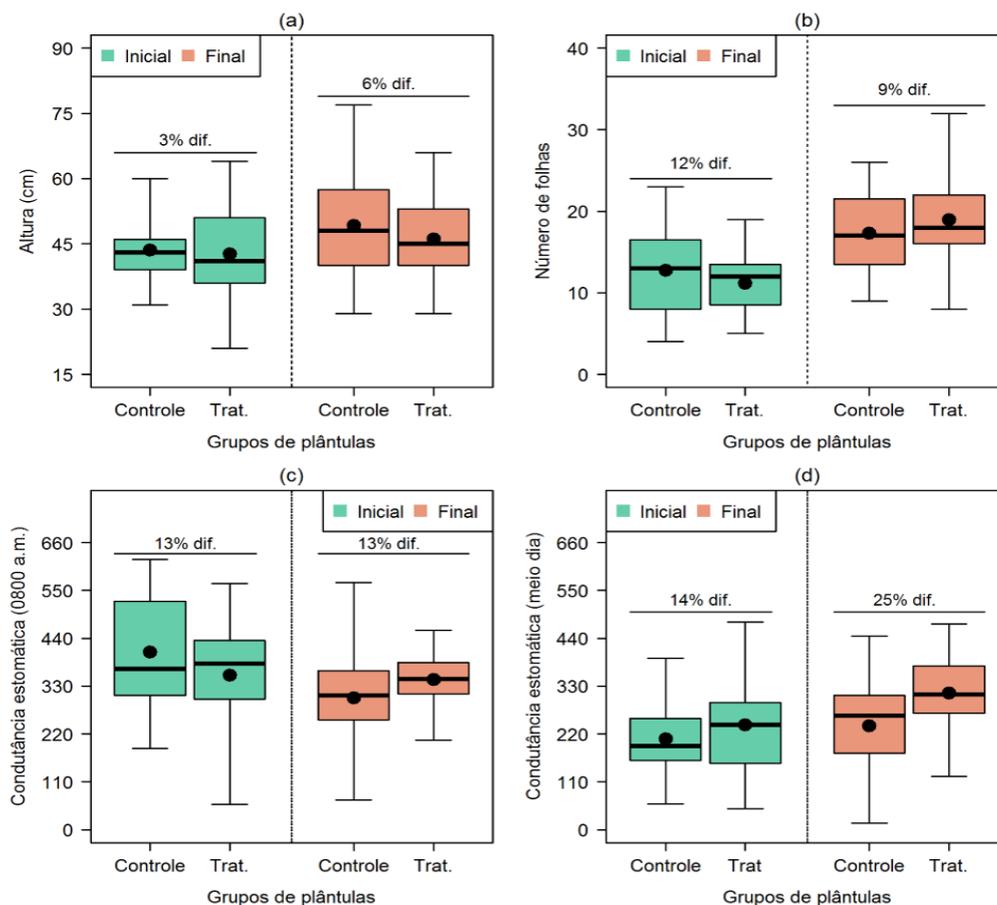


Figura 2 Mudanças de *Hymenaea courbaril* antes e depois do procedimento de herbivoria simulada. Medidas morfológicas como altura (a) e número de folhas (b) variaram pouco entre os indivíduos, enquanto que a condutância estomática (gs; mol H₂O m⁻² s⁻¹) (c, d) foi, em média, maior no grupo submetido à dano foliar. Os boxplots apresentam a mediana (linha central), a média (círculo dentro dos boxes), os quartis (limite dos boxes) e os valores mínimo e máximo (limite das linhas inferiores e superiores).

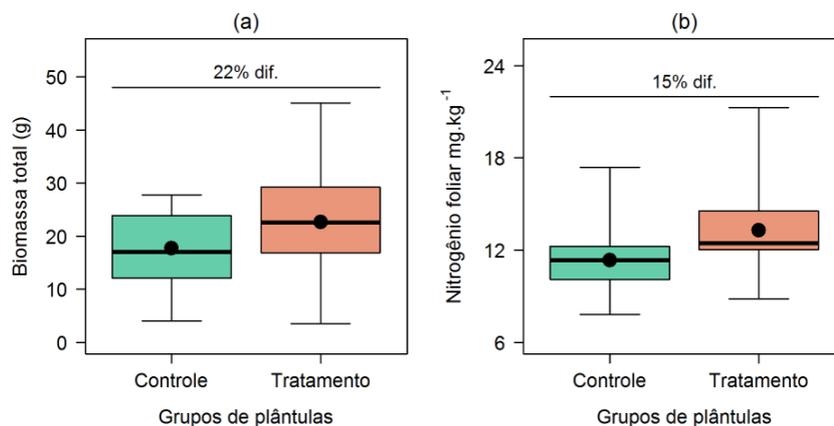


Figura 3 Análises de biomassa (a) e nitrogênio foliar (b) de mudas de *Hymenaea courbaril* antes e depois do procedimento de herbivoria simulada. Em ambos os casos, os valores foram mais elevados para as plantas que sofreram danos foliares.

4. DISCUSSÃO

Não encontramos suporte para nossas principais hipóteses, uma vez que nenhuma variável apresentou diminuição significativa em resposta à perda de área foliar em *Hymenaea courbaril*. De fato, os resultados foram exatamente o oposto, corroborando a hipótese alternativa, pois os níveis de biomassa das mudas, a condutância estomática e a concentração de nitrogênio foliar foram maiores no grupo submetido à herbivoria simulada, sugerindo mecanismos de compensação fisiológica de curto prazo.

A compensação ocorre sempre que as plantas atacadas por herbívoros apresentam aumento em algumas características, e isso ocorre para manter o crescimento e a reprodução (Thomson et al., 2003). De acordo com a literatura, uma série de eventos denotando acelerado metabolismo ocorre em resposta à herbivoria, tais como o aumento do número de estruturas reprodutivas (Freeman et al., 2003), taxas fotossintéticas, absorção de nutrientes (por exemplo, nitrogênio e carboidratos), crescimento vegetal (biomassa), incrementos nas trocas gasosas, melhora nas relações hidráulicas e transpiração (Caldwell et al. 1981; Reich et al., 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994; Pataki et al., 1998).

A concentração de nitrogênio foliar foi significativamente maior nas mudas de *H. courbaril* submetidas à herbivoria simulada. Este nutriente é normalmente considerado como elemento estrutural, um fator limitante para o crescimento e desenvolvimento das plantas e positivamente relacionado com a taxa de fotossíntese (Poorter et al., 2004; Pang et al., 2014). A grande assimilação de nitrogênio está relacionada a uma variedade de características de plantas, como fixação de CO₂, condutância estomática e massa foliar específica (Ball et al., 1987; Schulze et al., 1994). Os níveis mais elevados de biomassa e concentração de nitrogênio registrados nas mudas do tratamento podem ser explicados pelo aumento da condutância estomática nessas plantas, possivelmente para uma maior assimilação de carbono da fotossíntese (Thomson et al., 2003; Stevens et al., 2008). Assim, a combinação entre o aumento da concentração de nitrogênio foliar e maior condutância estomática, ambas relacionadas à fotossíntese (Schulze et al., 1994), foram atributos-chave para a resposta compensatória das plantas do tratamento.

A maior atividade fotossintética em *H. courbaril* (fotossíntese compensatória - Nowak & Caldwell, 1984) pode promover a alocação de carbono e o acúmulo de biomassa (Holland et al., 1996) e maior absorção de nitrogênio (Pang et al., 2014), o que refletiu em 22% mais biomassa e 15% mais concentração de nitrogênio nas mudas submetidas à herbivoria simulada. Respostas compensatórias devido à herbivoria ainda são um fenômeno discutido, pois as

evidências dos efeitos negativos da herbivoria sobre o desempenho das plantas são muito mais comuns, tais como, a redução no crescimento e condicionamento físico, mudanças na nutrição e fisiologia das plantas (Nabity et al., 2009; Peschiutta et al., 2016). No caso da compensação, a perda de área foliar não está relacionada com a diminuição no desempenho da planta (Rosenthal & Kotanen, 1994) e, em alguns casos, a herbivoria pode ser um passo necessário para as plantas alcançarem o máximo rendimento reprodutivo e biomassa (Freeman et al., 2003; Uchida & Ohara, 2017).

A fisiologia das plantas, incluindo a condutância estomática e a assimilação de nutrientes, afeta os níveis de evapotranspiração e CO₂ em uma grande variedade de espécies e tipos de vegetacionais, sugerindo que os processos foliares das espécies são responsáveis pelo funcionamento do ecossistema e pelo ciclo biogeoquímico dos elementos (Schulze et al., 1994). Em nosso estudo, procuramos entender como a perda de área foliar pode afetar a fisiologia da planta e como elas lidam com isso, e acabamos descobrindo que as plantas do tratamento apresentaram maior desempenho (nutrientes, condutância estomática e biomassa) do que as do controle. Dados obtidos em condições controladas como a nossa permitem interpretações sem efeitos externos que poderiam influenciar os resultados finais (Kozlov & Zvereva, 2017). Sendo *Hymenaea courbaril* dominante nas florestas neotropicais, pretendemos entender se a tolerância e a compensação à herbivoria nessa espécie pode explicar parcialmente sua dominância nos neotrópicos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT) pelo apoio financeiro no projeto PELD (Transição Cerrado-Amazônia: bases ecológicas e socioambientais para a conservação - Etapa III, 441244/2016-5) e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/Ciências sem Fronteiras) pela concessão a I. Oliveras, PVE/223221/2014 e bolsa de doutorado-sanduiche para H. Jancoski.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal, A. A. (2000). Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends Plant Sci.*, 5, 309–313.
- Aidar, M. P. M., Martinez, C. A., Costa, A. C., Costa, P. M. F., Dietrich, S. M. C., Buckeridge, M. S. (2002). Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of

- Jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Biota Neotropica*, 2, 1–10. doi:10.1590/S1676-06032002000100008
- Aldea, M., Hamilton, J. G., Resti, J. P., Zangerl, A. R., Berenbaum, M. R., DeLucia, E. H. (2005). Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant, Cell Environmental*, 28, 402–411. doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01279.x
- Asquith, N. M., Terborgh, J., Arnold, A. E., Riveros, C. M. (1999). The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal Tropical Ecology*, 15, 229–235. doi:10.1017/S0266467499000772
- Ball J. T., Woodrow I. E., Berry J. A. (1987). A Model Predicting Stomatal Conductance and its Contribution to the Control of Photosynthesis under Different Environmental Conditions. In: Biggins J. (Eds.) *Progress in Photosynthesis Research* (pp. 221-224). Dordrecht: Springer.
- Caldwell, M. M., Richards, J. H., Johnson, D. A., Nowak, R. S., Dzurec, R. S. (1981). Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron bunchgrasses*. *Oecologia*, 50, 14–24. doi:10.1007/BF00378790
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences*. Nova York: Routledge.
- Cornelissen, T. G., Fernandes, G. W. (2001). Defence, growth and nutrient allocation in the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Australian Ecology*, 26, 246–253. doi:10.1046/j.1442-9993.2001.01109.x
- Delaney, K. J. (2008). Injured and uninjured leaf photosynthetic responses after mechanical injury on *Nerium oleander* leaves, and *Danaus plexippus* herbivory on *Asclepias curassavica* leaves. *Plant Ecology*, 199, 187–200. doi:10.1007/s11258-008-9423-0
- Flores, E. M., Benavides, C. E. (1990). Germination and seedling morphology of *Hymenaea courbaril* (Caesalpinaceae). *Revista Biol. Trop.*, 38, 91–98.
- Freeman, R. S., Brody, A. K., Neefus, C. D. (2003). Flowering phenology and compensation for herbivory in *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia*, 136, 394–401. doi:10.1007/s00442-003-1276-6
- Hamilton, E. W., Giovannini, M. S., Moses, S. A., Coleman, J. S., McNaughton, S. J. (1998). Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation: compensation requires a critical [N]. *Oecologia*, 116, 407–418. doi:10.1007/s004420050604
- Hernández-Barrios, J. C., Anten, N. P. R., Ackerly, D. D., Martínez-Ramos, M. (2012). Defoliation and gender effects on fitness components in three congeneric and sympatric understory palms. *Journal Ecology*, 100, 1544–1556. doi:10.1111/j.1365-2745.2012.02011.x

- Herrero-Jáuregui, C., García-Fernández, C., Sist, P. L. J., Casado, M. A. (2009). Conflict of use for multi-purpose tree species in the state of Pará, eastern Amazonia, Brazil. *Biodivers. Conserv.*, 18, 1019–1044. doi:10.1007/s10531-008-9456-7
- Holl, K. D., Quiros-Nietzen, E. (1998). The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biol. Conserv.*, 87, 391–395. doi:10.1016/S0006-3207(98)00051-2
- Holland, J. N., Cheng, W., Crossley, D. A. (1996). Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*, 107, 87–94. doi:10.1007/BF00582238
- Kozlov, M. V., Klemola, T. (2017). Hemispheric asymmetries in herbivory: do they exist? *Journal Ecology*, 105 (6), 1571-1574. doi:10.1111/1365-2745.12825
- Lacerda, A. E. B. de, Kanashiro, M., Sebbenn, A. M. (2008). Effects of Reduced Impact Logging on genetic diversity and spatial genetic structure of a *Hymenaea courbaril* population in the Brazilian Amazon Forest. *For. Ecol. Manage.*, 255, 1034–1043. doi:10.1016/j.foreco.2007.10.009
- Langenheim, J. H. (1984). The roles of plant secondary chemicals in wet tropical ecosystems, In: Medina, E., Mooney, H. A., Vazquez-Yanes, C. (Eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (pp. 189–208). doi:10.1007/978-94-009-7299-5
- Massad, T. J., Chambers, J. Q., Rolim, S. G., Jesus, R. M., Dyer, L.A. (2011). Restoration of pasture to forest in Brazil's Mata Atlântica: the roles of herbivory, seedling defenses, and plot design in reforestation. *Restor. Ecol.*, 19, 257–267. doi:10.1111/j.1526-100X.2010.00683.x
- Mody, K., Eichenberger, D., Dorn, S. (2009). Stress magnitude matters: different intensities of pulsed water stress produce non-monotonic resistance responses of host plants to insect herbivores. *Ecol. Entomol.*, 34, 133–143. doi:10.1111/j.1365-2311.2008.01053.x
- Matzner, S. L., Rice, K. J., Richards, J. H. (2003). Patterns of stomatal conductance among blue oak (*Quercus douglasii*) size classes and populations: implications for seedling establishment. *Tree Physiol.*, 23, 777–784. doi:10.1093/treephys/23.11.777
- Nabity, P. D., Zavala, J. A., De Lucia, E. H. (2009). Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory. *Annals of Botany*, 103 (4), 655-663. doi:10.1093/aob/mcn127
- Nowak, R. S., Caldwell, M. M. (1984). A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61, 311–318. doi:10.1007/BF00379627

- Pang, J., Palta, J. A., Rebetzke, G. J., Milroy, S. P. (2014). Wheat genotypes with high early vigour accumulate more nitrogen and have higher photosynthetic nitrogen use efficiency during early growth. *Funct. Plant Biol.*, 41, 215–222. doi:10.1071/FP13143
- Pataki, D., 1998. Responses of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *J. Exp. Bot.* 49, 871–878. doi:10.1093/jexbot/49.322.871
- Peschiutta, M. L., Bucci, S. J., Scholz, F. G., Goldstein, G. (2016). Compensatory responses in plant-herbivore interactions: impacts of insects on leaf water relations. *Acta Oecologica* 73, 71–79. doi:10.1016/j.actao.2016.03.005
- Pittermann, J., Lance, J., Poster, L., Baer, A., Fox, L.R. (2014). Heavy browsing affects the hydraulic capacity of *Ceanothus rigidus* (Rhamnaceae). *Oecologia*, 175, 801–810. doi:10.1007/s00442-014-2947-1
- Poorter, L., Van De Plassche, M., Willems, S., Boot, R.G.A. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, 6, 746–754. doi:10.1055/s-2004-821269
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing.
- Reich, P. B., Walters, M. B., Krause, S. C., Vanderklein, D. W., Raffa, K. F., Tabone, T. (1993). Growth, nutrition and gas-exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees-Structure Funct.*, 7, 67–77. doi:10.1007/BF00225472
- Ritchie, M. E., Tilman, D., Knops, J. M. H. (1998). Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, 79, 165–177.
- Rosenthal, J.P., Kotanen, P.M., 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 9, 145–148. doi:10.1016/0169-5347(94)90180-5
- Sáez-Plaza, P., Michałowski, T., Navas, M. J., Asuero, A. G., Wybraniec, S. (2013). An overview of the Kjeldahl method of nitrogen determination. part I. early history, chemistry of the procedure, and titrimetric finish. *Crit. Rev. Anal. Chem.*, 43, 178–223. doi:10.1080/10408347.2012.751786
- Santos, H. P., Buckeridge, M. S. (2004). The role of the storage carbon of cotyledons in the establishment of seedlings of *Hymenaea courbaril* under different light conditions. *Annals Botany*, 94, 819–830. doi:10.1093/aob/mch209
- Schulze, E., Kelliher, F. M., Korner, C., Lloyd, J., Leuning, R. (1994). Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 25, 629–662. doi:10.1146/annurev.es.25.110194.003213

- Silva, D. M., Batalha, M. A. (2011). Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology*, 212 (2), 181–193.
- Steidl, R. J., Hayes, J. P., Schaubert, E. (1997). Statistical power analysis in wildlife research. *J. Wildl. Manage.*, 61, 270–279. doi:10.2307/3802582
- Stevens, M. T., Kruger, E. L., Lindroth, R. L. (2008). Variation in tolerance to herbivory is mediated by differences in biomass allocation in aspen. *Functional Ecology*, 22, 40–47. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01356.x
- Strauss S. Y., Agrawal A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14 (5), 179–185.
- Stubblebine, W. H., Langenheim, J. H. (1977). Effects of *Hymenaea courbaril* leaf resin on the generalist herbivore *Spodoptera exigua* (beetle armyworm). *J. Chem. Ecol.*, 3, 633–647. doi:10.1007/BF00988063
- Thomson, V. P., Cunningham, S. A., Ball, M. C., Nicotra, A. B. (2003). Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134, 167–175. doi:10.1007/s00442-002-1102-6
- Trumble, J. T., Kolodny-Hirsch, D. M., Ting, I. P. (1993). Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology*, 38 (1), 93–119.
- Uchida, Y., Ohara, M. (2017). Reproductive compensation of a perennial plant *Sanguisorba tenuifolia* to herbivory by *Phengaris teleius*. *Plant Species Biology*, 33, 51–58. doi:10.1111/1442-1984.12195
- Venâncio, H., Alves-Silva, E., Santos, J. C. (2016). On the relationship between fluctuating asymmetry, sunlight exposure, leaf damage and flower set in *Miconia fallax* (Melastomataceae). *Tropical Ecology*, 57, 419–427.
- Zhang I. J., Meinzer F., Qi, J. H., Goldstein, G., Cao, K. F. (2013). Midday stomatal conductance is more related to stem rather than leaf water status in subtropical deciduous and evergreen broadleaf treespec. *Plant, Cell and Environment*, 36, 149-158.