

**XILEMA E PROPRIEDADES HIDRÁULICAS DE PLANTAS DE
CARYOCAR BRASILIENSE CAMB. (PEQU) EM DIFERENTES
AMBIENTES**

CECÍLIO FROIS CALDEIRA JÚNIOR

2009

CECÍLIO FROIS CALDEIRA JÚNIOR

XILEMA E PROPRIEDADES HIDRÁULICAS DE PLANTAS
Caryocar brasiliense CAMB. (PEQUI) EM DIFERENTES AMBIENTES

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de “Mestre”.

Profa. Dra. Angela Maria Soares
(Orientadora)

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL
2009

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos
da**

Caldeira Júnior, Cecílio Frois.

Xilema e propriedades hidráulicas de plantas *Caryocar brasiliense*
CAMB. (pequi) em diferentes ambientes / Cecílio Frois Caldeira
Júnior. – Lavras: UFLA, 2009.

42 p.: il.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2009.

Orientador: Angela Maria Soares.

Bibliografia.

1. Xilema. 2. Cavitação. 3. Condutividade hidráulica. 4. Tilose. 5.
Pontuações de membrana. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 583.1660452643

CECÍLIO FROIS CALDEIRA JÚNIOR

**ANATOMIA DE XILEMA E PROPRIEDADES HIDRÁULICAS DE
PLANTAS *Caryocar brasiliense* CAMB. (PEQUI) EM DIFERENTES
AMBIENTES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Fisiologia Vegetal, para a obtenção do título de “Mestre”.

Aprovada em 19 de fevereiro de 2009

Prof. Dr. Fábio Akira Mori UFLA

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro UFLA

Prof^a. Dr^a. Angela Maria Soares

DBI/UFLA

(Orientadora)

LAVRAS

MINAS GERAIS – BRASIL

2009

“Que variedade, SENHOR, nas tuas obras! Todas com sabedoria as fizeste; cheia está a terra das Tuas riquezas.”

Sl 104.24

“SENHOR, Tu tens sido nosso refúgio de geração em geração. Antes que os montes nascessem e se formassem a terra e o mundo, de eternidade a eternidade, Tu és Deus.”

Sl 90.1-2

“Em tempos remotos, lançaste os fundamentos da terra; e os céus são obra das Tuas mãos. Eles perecerão, mas Tu permaneces; todos eles envelhecerão como uma veste, como roupa os mudarás, e serão mudados. Tu, porém, és o mesmo, e os Teus anos jamais terão fim.”

Sl 102.25-27

A Ti, SENHOR, toda honra e glória para sempre. És eterno e tua benignidade dura para sempre. Louvores a Ti por ter achado graça aos teus olhos.

AGRADECIMENTOS

Ao Criador, por meio de seu Filho, em quem toda existência de resume.
Graças dou.

A minha família, âncora para minha vida.
Elementar.

Ao amigo Alisson Moura, pelo caráter, companheirismo e amizade
sempre presente.
Obrigado.

Aos amigos de estudos e trabalhos na universidade, pela amizade e
lealdade e convívio. Especialmente ao João Paulo, Emanuela e
Giordane.
Grato.

A Angela, pela orientação e oportunidade constante de crescimento.
Agradecido.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	4
2.1.PLASTICIDADE FENOTÍPICA	4
2.2.TRANSPORTE DE ÁGUA NO VEGETAL: ASPECTOS HIDRÁULICOS.....	6
2.3.CERRADO	11
3 MATERIAIS E MÉTODOS	13
3.1.MATERIAL VEGETAL.....	13
3.1.1.A espécie Caryocar brasiliense CAMB.	13
3.1.2.Amostra experimental	14
3.2.CARACTERIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO	15
3.3.CARACTERÍSTICAS AVALIADAS	18
3.3.1.Anatomia.....	18
3.3.2.Propriedades hidráulicas	19
3.4.ANÁLISES ESTATÍSTICAS	21
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
5 CONCLUSÕES.....	34
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35
7 ANEXO.....	42

RESUMO

CALDEIRA JÚNIOR, Cecílio Frois. **Xilema e propriedades hidráulicas de plantas de *Caryocar brasiliense* CAMB. (pequi) em diferentes ambientes.** 2009. 42p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

A água é um fator capaz de definir a produção e distribuição das espécies no ambiente natural. Muitas espécies se adaptam a diferentes condições de disponibilidade hídrica por ajustes estruturais e funcionais. Esse estudo teve como objetivo avaliar a existência de plasticidade na anatomia do xilema e propriedades hidráulicas de plantas da espécie *Caryocar brasiliense* com ocorrência em dois ambientes distintos (centro-oeste e sul de Minas Gerais) e em duas formas de crescimento (árvores grandes e rebrotas de pequeno porte). Foram realizadas análises da anatomia do tecido xilemático e estimativas de propriedades hidráulicas. O xilema das árvores de grande porte apresenta elementos de vaso com maior diâmetro que as rebrotas, proporcionando condutividade hidráulica superior, o que favorece maior capacidade de fornecimento de água para as folhas e fixação de CO₂. Entre os ambientes, rebrotas do sul de Minas Gerais possuem maior capacidade de condução devido à maior frequência de elementos de vaso. A ocorrência de maior condutividade hidráulica em árvores pode estar associada à maior capacidade de extração de água do solo que seu sistema radicular possui. No entanto, quanto às rebrotas, possivelmente a maior condutividade das plantas do sul de Minas está ligada à menor restrição hídrica existente neste ambiente. Maior capacidade de transporte de água geralmente está associada a vasos com menor resistência à implosão e maior susceptibilidade do sistema vascular a eventos de cavitação, o que foi encontrado. No entanto, menor diferença de pressão para ocorrência de cavitação foi encontrada nas rebrotas do sul, devido às maiores dimensões das pontuações de membrana nos elementos de vaso. Verificou-se também a presença de tiloses nos elementos de vaso destas plantas, o que pode ocorrer como consequência de eventos de cavitação nos vasos. Portanto, percebe-se que a espécie *C. brasiliense* apresenta plasticidade fenotípica para o tecido xilemático e que ajustes nas propriedades hidráulicas são mediadas por fatores ambientais.

Palavras-chave: Xilema; Cavitação; Condutividade hidráulica; Pontuações de membrana; Tilose

ABSTRACT

CALDEIRA JÚNIOR, Cecílio Frois. **Xylem and hydraulic properties of *Caryocar brasiliense* CAMB. (pequi) on different environment.** 2009. 42p. Dissertation (Masters Degree in Plant Physiology) – Federal University of Lavras, Lavras, MG.

Water is a factor able to define the production and distribution of species on the natural environment. Many species are adapted to different conditions of water availability for structural and functional adjustments. This study aimed to evaluate the existence of plasticity in the xylem anatomy and hydraulic properties of plant species with *Caryocar brasiliense* occurred in two distinct environments other (center-west and south of Minas Gerais) and two forms of growth (large trees and small sprouts). We performed analysis of the anatomy of the xylem tissue and estimates of hydraulic properties. The xylem of large trees shown vessels elements with greater diameter than sprouts providing superior hydraulic conductivity, which favors greater capacity to supply water to the leaves and fixation of CO₂. Among environments, sprouts in southern Minas Gerais have greater ability to transport due to the higher frequency components of the vessel. The occurrence of greater hydraulic conductivity in trees may be associated with greater capacity to extract water from soil that has its roots. However, on the sprouts, possibly the highest conductivity of the plants in southern Minas is linked to lower water restriction in this environment. Increased transport capacity of water is usually associated with vessels that less resistance and greater susceptibility to the implosion of the vascular system of cavitation events, which were found. However, the lower pressure difference for occurrence of cavitation was found in the sprouts from south due to the larger of the scores of membrane elements in the vase. There was also the presence of tylose in the vessel elements of these plants, which may occur as a result of cavitation events in vessels. Therefore, we find that the species *C. brasiliense* shows phenotypic plasticity to xylem tissue and that adjustments in hydraulic properties are mediated by environmental factors.

Key-words: Xylem; Cavitation; Hydraulic conductivity; Pit membrane; Tylose

1 INTRODUÇÃO

Dentre os diversos fatores do ambiente, cuja disponibilidade pode caracterizar uma condição de estresse para o vegetal, destaca-se a água. A distribuição heterogênea, seja espacial ou temporal, deste recurso influencia respostas dos vegetais em diferentes níveis. A compreensão de estratégias para absorção, transporte e eficiência do uso da água em condições de déficit hídrico é fundamental, quando se busca conhecer o potencial de sobrevivência e produção dos vegetais em condições limitantes. Algumas espécies encontradas em ambientes com diferentes disponibilidades hídricas possuem diferentes características nas rotas do fluxo de seiva, buscando a maximização do transporte da água ou eficiência do controle estomático em relação à perda de água. Estes ajustes representam estratégias que possibilitam melhor desempenho e distribuição do vegetal em condições de restrição de recursos.

Plantas que desenvolvem em ambientes com alta disponibilidade hídrica têm o xilema dominado por elementos de vaso de grandes dimensões, o que proporciona aumento na eficiência de transporte de água e demais nutrientes, possibilitando altas taxas fotossintéticas e de crescimento. Por outro lado, tais plantas apresentam maior vulnerabilidade a eventos de cavitação. Deste modo, sob condições de restrição hídrica, plantas que possuem elementos de vaso com diâmetro e comprimento reduzidos, parede celular espessa e pontuações de membrana com pequenas dimensões, apresentam vantagens adaptativas, tornando-as menos vulneráveis à cavitação, principalmente em cenários de mudanças climáticas.

Modelos de circulação global prevêem alterações no ciclo hidrológico, com aumento na ocorrência de episódios de secas associadas ao incremento da temperatura. Estes eventos podem afetar diretamente o desenvolvimento dos vegetais pela limitação na disponibilidade de água e pelo aumento potencial de

seu uso devido ao incremento na demanda evaporativa da atmosfera. Desta forma, espécies que são capazes de ajustar seu sistema hidráulico com a finalidade de suprimento hídrico nestas novas condições podem apresentar vantagens adaptativas. Estas informações de respostas plásticas das plantas mediante a seca e seus mecanismos essenciais envolvidos têm grande relevância para adaptação a novas condições ambientais assim como para programas de melhoramento de espécies cultivadas.

Esforços para compreensão da plasticidade do vegetal têm sido feitos, principalmente, em nível de modificações na anatomia foliar e trocas gasosas, sendo escassos os estudos que avaliam as alterações que os diferentes ambientes exercem na estrutura da arquitetura do vegetal com adaptações na anatomia do xilema. Atualmente, investigações neste domínio estão restritas a pequenos grupos de espécies de clima temperado, destacando algumas coníferas e espécies dos gêneros *Quercus* e *Vitis* entre as Angiospermas. No entanto, tais informações são importantes para modelos baseados em processos que visam prever o funcionamento e produção de vegetais em cenários climáticos futuros.

Nestes trabalhos, diferentes estratégias hidráulicas são verificadas em espécies que atravessam um período com reduzida disponibilidade hídrica, havendo plantas que mantêm alta condutividade hidráulica durante períodos de déficit hídrico acentuado. Estas estratégias envolvem alterações no comportamento fisiológico assim como mudanças nas características do xilema das plantas em diferentes condições ambientais com a finalidade de manutenção da compatibilidade hidráulica entre planta e ambiente. As características que proporcionam esta vantagem são expressas de acordo com a demanda ambiental e podem variar entre e dentro das espécies.

A espécie *Caryocar brasiliense* apresenta interesses econômico-sociais; está em processo de domesticação e possui ocorrência generalizada em diferentes estratos do Cerrado, desde formações caracterizadas como cerrado

denso a áreas de revegetação natural ou pastagem, onde observa-se árvores de grande porte e rebrotas, respectivamente. O Cerrado, bioma composto por diferentes tipos de solos é marcado por sazonalidade climática com estação de acentuado déficit hídrico. Por possui características edafoclimáticas distintas em muitas regiões e a disponibilidade hídrica no solo varia entre as áreas que o compõem. Assim, espera-se que indivíduos desta espécie possuam plasticidade fenotípica quanto às propriedades envolvidas no fluxo de água e que mudanças nas características anatômicas do xilema contribuam para adaptação da espécie nos diferentes ambientes encontrados no Cerrado.

Portanto, o objetivo deste estudo foi verificar plasticidade no sistema vascular de plantas de *C. brasiliense* com ocorrência em dois ambientes distintos e em duas formas de crescimento. Consequentemente, foram realizadas avaliações de características anatômicas do sistema vascular e a determinação de propriedades hidráulicas associadas ao fluxo hídrico e a sua vulnerabilidade em face de condições de restrições de oferta de água.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Plasticidade fenotípica

Plasticidade fenotípica, ou capacidade de um genótipo apresentar diferentes fenótipos sob diversas condições ambientais, é uma vantagem competitiva devido à multiplicidade de ambientes que os organismos precisam se adaptar (Sultan, 2000). A amplitude ecológica das espécies pode ser em parte explicada por sua capacidade de mostrar respostas plásticas quanto ao ambiente (Saldaña et al., 2005). O potencial de resposta plástica de determinadas características pode ser muitas vezes limitado devido à escassez de recursos (van Kleunen & Fischer, 2005) e variar ao longo do crescimento e desenvolvimento do vegetal (Valladares et al., 2007).

Os custos de plasticidade podem alterar dependendo da magnitude das variações nas condições ambientais e parecem ser mais significativos com o aumento na intensidade dos fatores de estresse (Steinger et al., 2003), reduzindo a possibilidade de adaptação quando são muito altos (Valladares et al., 2007). Todavia, embora a plasticidade observada naturalmente seja inferior à esperada devido aos custos, seus limites e benefícios ainda são pouco compreendidos (Givnish, 2002). Para a grande maioria das características ecologicamente importantes, tais como as responsáveis pela captação e uso da água e desempenho fotossintético, as plantas apresentam-se como plásticas, com variações em nível morfológico, fisiológico e anatômico, visando ao desenvolvimento e à reprodução da espécie (Sultan, 2000; Valladares et al., 2007). Portanto, respostas plásticas de plantas em ambientes contrastantes têm

sido freqüentemente relatadas como adaptações (van Kleunen & Fischer, 2005; Ghalambor et al., 2007).

Embora seja conhecido que os vegetais são influenciados por uma variedade de fatores ambientais (bióticos e abióticos) que co-ocorrem, a plasticidade fenotípica tem sido investigada a partir de variação em apenas um fator, como radiação, temperatura e nutrientes (van Kleunen & Fischer, 2005). Estudos abordando plasticidade fenotípica geralmente observaram características da anatomia foliar (espessura do limbo, das epidermes abaxial e adaxial; caracterização das células parenquimáticas e estomáticas) (Pereira, 2008); trocas gasosas (assimilação líquida de CO₂, taxa transpiratória, condutância estomática) (Justo, 2003); status hídrico (potencial hídrico máximo e mínimo, conteúdo relativo de água) (Schultz et al., 2003); curva de vulnerabilidade à cavitação (Hukin et al., 2005).

Frente a condições estressantes como eventos de seca, o vegetal pode modificar as características das rotas de fluxo de seiva, alterando a resistência hidráulica de toda a planta, da raiz, de ramos (Cochard et al., 2002). Estas respostas influenciam o desenvolvimento e desempenho do sistema vascular e são determinadas por variáveis tais como condutividade hidráulica e disponibilidade de água no solo (Hacke et al., 2000) demanda evaporativa da atmosfera (Bucci et al., 2004) e visam à manutenção do transporte de água e integridade do sistema vascular (Addington et al., 2006).

Em ecossistemas tropicais, onde se verifica a ocorrência de estações seca e chuvosa bem definidas, como o Cerrado brasileiro, têm a disponibilidade hídrica do solo como fator determinante da produção e distribuição das espécies (Slingo et al., 2005). Descritas como o desafio atual para a sobrevivência de espécies e integridade de ecossistemas (Hulme, 2005), mudanças climáticas traduzem em modificações no ciclo hidrológico, com aumento na ocorrência de episódios de seca, associadas a ondas de calor e ciclones tropicais (Rosenzweig

et al., 2004; IPCC, 2007). Desta forma, alterações na dinâmica dos ecossistemas são esperadas devido à redução na disponibilidade hídrica assim como à maior demanda de uso da água pelas plantas em função das altas temperaturas (Slingo et al., 2005). Assim, investimento no sistema de captação e transporte de água visando ajustar o sistema hidráulico perante restrição hídrica denota vantagem adaptativa da espécie (Hacke et al., 2000; Maherali & DeLucia 2000).

2.2. Transporte de água no vegetal: aspectos hidráulicos

O xilema, responsável pelo transporte de água na planta, define a disponibilidade hídrica nas folhas e juntamente com a concentração de CO₂ regula os processos fotossintéticos influenciando a transpiração foliar, a eficiência de uso da água, o crescimento, entre outros processos (Brodribb & Feild, 2000; Cavender-Bares & Holbrook, 2001).

Responsável pelo transporte de água do solo para as folhas, o xilema é a principal rota de fluxo e responde por até 99 % da condução (Cruiziat et al., 2001; Cochard, 2006). Este transporte é baseado na teoria da tensão – coesão. Nesta teoria a evaporação na superfície da parede celular de células do tecido foliar causa retração na interface ar-água, direcionando a água para os poros existentes entre as fibras de celulose na parede. A capilaridade, como consequência da tensão superficial da água, tende a puxar a interface de volta para a superfície dos poros, movendo a massa de água abaixo sob pressão negativa (tensão). Esta força é transmitida para o solo através da coluna d'água, em qual não deve ocorrer qualquer ruptura para que o fluxo não seja interrompido. O transporte efetuado pelo tecido xilemático ocorre, portanto, devido às propriedades especiais da água e também graças à estrutura especializada do xilema (Tyree & Sperry, 1989; Cruiziat et al., 2001; Cochard, 2006; Choat et al; 2008).

Os elementos de vaso lenhosos do xilema geralmente são células mortas que apresentam formato traqueolar. Como o transporte realizado é passivo, não há necessidade de protoplasto para energização e manutenção do fluxo. As paredes são geralmente lignificadas e incluem uma espessa parede secundária. Sua rigidez e resistência são necessárias para resistir à tensão aplicada (Hacke & Sperry, 2001). Os elementos de vaso são interconectados individualmente para a formação de um complexo *continuum* que vai das pequenas raízes ao sistema de venação foliar. A água flui pelos elementos de vaso através de pequenas conexões das paredes, as pontuações de membrana (Cruiziat et al., 2001; Hacke & Sperry, 2001). Estas pontuações direcionam a passagem da água entre os vasos, fazem conexão com células não condutoras que estão adjacentes, assim como previnem a entrada de ar evitando danos ao sistema vascular (Choat et al., 2008).

Como válvulas de segurança para o sistema hidráulico vegetal, as pontuações de membrana determinam grande parte da funcionalidade da rede de transporte de água do xilema. São derivadas da parede primária e da lamela média do elemento de vaso, formando uma pequena abertura na parede celular secundária que se alarga formando uma câmara no interior (Choat et al., 2008). A membrana presente dentro da câmara nas pontuações consiste de um determinado número de camadas de microfibrilas, com uma orientação diferente entre camadas (Sano, 2005). Sua composição é similar à parede celular primária (celulose e hemicelulose) com uma matriz de polissacarídeos pécticos (Boyce et al., 2004). Afetando com maior intensidade os elementos de vaso que possuem menor dimensão (Nijsee et al., 2001), as pontuações de membrana respondem pela dinâmica no transporte de água e estão relacionadas aos eventos de cavitação (Choat et al., 2006).

A condutividade hidráulica do xilema depende do sistema de transporte de água, a qual está diretamente relacionada com o lume dos elementos de vaso

e a condutividade das conexões entre os mesmos (Nijsee et al., 2001). Assumindo que os elementos de vaso possuem forma elíptica e que estão arranjados em paralelo torna-se possível calcular a condutividade hidráulica em determinado segmento de caule pela lei de Hagen-Poiseuille. Espécies que possuem vasos de maiores dimensões apresentam alta eficiência de absorção e transporte de água e demais nutrientes. Plantas com estas características geralmente possuem taxas fotossintética e de crescimento elevadas (Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Brodrigg et al., 2007). Todavia, estas mesmas características anatômicas estão relacionadas ao aumento da susceptibilidade à cavitação (Gorsuch et al., 2001; Cochard et al., 2002). Para estas espécies, diminuição na disponibilidade hídrica implica em rápida redução do fluxo devido à cavitação dos vasos. No entanto, esta redução é inferior e ocorre de forma gradativa em espécies que possuem elementos de vaso de menores dimensões (Cochard, 2006).

Alterações na morfologia e funcionamento das características dos vegetais são verificadas sob mudanças ambientais, principalmente na disponibilidade hídrica (Villar-Salvador et al., 1997; Valladares et al., 2007). Modificações na estrutura anatômica do xilema são observadas em diversos estudos onde condições que apresentam risco de cavitação, como baixas temperaturas, é comum a ocorrência de ajustes no xilema das espécies através da redução nas dimensões dos elementos de vaso (Villar-Salvador et al., 1997; Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Corcuera et al., 2004) e maior investimento em estruturas de reforço, como o espessamento da parede celular, por exemplo (Boyce et al., 2004; Pittermann et al., 2006; Jacobsen et al., 2007; Choat et al., 2008).

Em estudo com as subespécies *Quercus ilex* subsp. *ilex* e *Quercus ilex* subsp. *ballota*, Corcuera et al. (2004) observaram que devido à maior plasticidade dos caracteres anatômicos que respondem pelo transporte de água,

adquirindo maior tolerância a seca, a subespécie *Q. ilex* subsp. *ballota* possui ampla distribuição geográfica, atingindo áreas não dominadas por muitas espécies deste gênero.

Evidências experimentais apontam que a sementeira de ar ocorre através das pontuações de membrana e é o mecanismo que induz a cavitação pela ruptura do menisco na interface ar – água (Cruiziat et al., 2001). Assim, variações nas dimensões das pontuações de membrana estão diretamente associadas com a susceptibilidade à cavitação (Domec et al., 2006). Elementos de vaso que possuem maiores dimensões geralmente estão associados a pontuações de membrana mais vulneráveis a cavitação (Sperry & Saliendra 1994). Há evidências que estas pontuações podem variar em morfologia e frequência entre espécies (Choat et al., 2008) e dentro da espécie (Shane et al., 2000).

A cavitação pode ser responsável pelo surgimento de tiloses (Cochard & Tyree, 1990; Canny, 1997). As tiloses são protuberâncias das células do tecido xilemático dentro do lume elementos de vaso, as quais ocorrem através das pontuações de membrana e podem impedir o funcionamento do xilema pelo bloqueio dos vasos, assim como também previnem a entrada e difusão de patógenos (Minorsky, 2007). Ocorrendo em diversas espécies, as tiloses podem ser induzidas por estímulos ambientais tais como injúrias (Sun et al., 2006), infecção por patógenos (Stevenson et al., 2004), entre outros. As tiloses podem desenvolver em estágios, de forma irreversível, com bloqueios parciais até completos, tornando os elementos de vaso inaptos ao transporte (Sun et al., 2006).

Em estudo com *Vitis vinifera* L., Sun et al. (2007), verificaram que tiloses têm seu aparecimento ligado ao aumento na concentração de etileno no tecido xilemático, o que pode ocorrer na ausência de cavitação dos elementos de vaso. No entanto, Cochard & Tyree (1990), estudando árvores do gênero

Quercus notaram o surgimento de tiloses após ocorrência de embolismo. Ademais, eventos que provocam cavitação, como o congelamento, são relatados como responsáveis pela formação de tiloses (Minorsky, 2007). Logo, eventos como déficit hídrico, causadores de embolia no sistema vascular, poderiam provocar o aparecimento de tiloses em espécies presentes em ambientes com restrição hídrica.

Desde que a obstrução dos elementos de vaso pelo embolismo causa a redução da condutividade hidráulica (aumentando a resistência), há aumento de tensão nos vasos para manutenção do fluxo hídrico para as folhas. Aumentando a tensão, outros elementos de vaso podem ser embolizados dando início à formação de um ciclo de embolização (Cochard et al., 2006). Sabendo que a condutância estomática está diretamente ligada com a condutividade hidráulica da planta (Hubbard et al., 2001) e que sob diferentes ambientes, o vegetal pode sofrer alterações em sua estrutura hidráulica, o ajuste das características deste sistema hidráulico pode provocar mudanças nas taxas de trocas gasosas com a finalidade de evitar disfunções no xilema e falha neste sistema (Sperry et al., 2002). Pois, a cavitação traz sérias implicações à fotossíntese e ao crescimento, principalmente expansão foliar, os quais são limitados pela eficiência do suprimento de água do solo para as folhas através do xilema (Brodribb & Feild, 2000; Hubbard et al., 2001).

Algumas espécies possuem rigoroso controle estomático para prevenir ou amenizar a cavitação pela redução da condutividade do xilema (Hubbard et al., 2001; Cochard et al., 2002; Schultz et al., 2003). Todavia, existem espécies que sacrificam parte dos seus elementos de vaso com o processo de embolização com a finalidade de maximizar a abertura estomática (Hubbard et al., 2001). Nota-se, portanto, haver um conflito entre a demanda estrutural para a minimização da cavitação ao mesmo tempo em que há necessidade de maximização da eficiência de transporte. Assim, algumas modificações nas

características anatômicas do xilema são previstas de acordo com as particularidades de cada espécie em determinadas condições ambientais. Estas adaptações moldam as dimensões dos elementos de vaso (comprimento e diâmetro do lume) e suas propriedades (dimensão das pontuações de membrana, espessura de parede, frequência), podendo ajustá-las de acordo com as estações de crescimento (Hacke & Sperry, 2001), textura e disponibilidade hídrica do solo (Hacke et al., 2000; Corcuera et al., 2004), altura do ramo no vegetal (Nijsee et al., 2001), características foliares (Villar-Salvador et al., 1997).

2.3. CERRADO

O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro (Felfili et al., 2005), composto pela flora mais rica das savanas do mundo, existindo 6.429 espécies catalogadas (Mendonça et al. 1998). O domínio morfoclimático dos cerrados brasileiros abrange uma área de aproximadamente 2.000.000 km² (cerca de 23% do território nacional), apresentando paisagens disjuntas ao longo do extenso bioma, que se distribui por mais de 20 graus de latitude, marcado por ambientes contrastantes como as interfaces entre Savana e Caatinga e aquelas entre Savana e Florestas Tropicais Úmidas (Felfili et al., 2005).

Este bioma é possuidor de condições climáticas próprias, podendo ter precipitações anuais variando entre 600 a 800 mm no limite com a Caatinga e de 2.000 a 2.200 mm na interface com a Amazônia; no entanto, a precipitação média anual é de 1.200 a 1.800 mm, com a ocorrência de um período seco de aproximadamente quatro a cinco meses (Reatto & Martins, 2005). Estes fatores levam a uma grande variabilidade de solos em diferentes níveis de intemperização, favorecendo a existência de aproximadamente 14 classes de solo, desde Latossolo Vermelho, com fitofisionomia predominante de cerradão, cerrado denso e típico, assim como de Organossolo Mésico ou Háptico, com

fitofisionomia de campo limpo úmido, mata de galeria, vereda e buritizal. Destaca-se a presença de Nitossolo Vermelho, Cambissolo, Neossolo Quartzarênico, mostrando haver, neste bioma, solos com limitação à drenagem (textura argilosa) assim como extremamente drenados (arenosos), além de diferentes profundidades, gradientes de pH entre outras características, onde predominam fitofisionomias diferentes (Franco, 2005).

A estacionalidade climática encontrada no Cerrado, juntamente com outros fatores, é considerada como fator determinante da diversidade fisionômica das formações vegetais; sendo caracterizada por uma grande heterogeneidade estrutural, ao englobar formações predominantemente campestres, como o campo sujo e formações florestais, como o cerradão, que diferem na composição florística e fitossociológica (Felfili et al., 2005). Essa diversidade fisionômica resulta em uma exploração diferenciada da água disponível ao longo do perfil do solo, o que possibilita a existência de uma variedade de estratégias de utilização dos recursos existentes (Franco, 2005).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Material vegetal

3.1.1.A espécie *Caryocar brasiliense* CAMB.

Pertencente à família Caryocaraceae, a espécie *Caryocar brasiliense* CAMB. é uma planta heliófita e semidecídua. Conhecida como pequizeiro, geralmente, cresce como uma árvore frondosa, esganhada e de altura variável, atingindo até 15 m no Cerrado de Minas Gerais (Lorenzi, 2002). Possui ampla distribuição geográfica, sendo encontrada desde o estado Maranhão até o Paraná, com ocorrência alcançando também o Paraguai (Silva et al., 1994). É nativa de cerradão distrófico e mesotrófico, assim como de cerrado denso, cerrado *sensu stricto* e cerrado ralo (Almeida et al., 1998). A espécie tem facilidade em se adaptar às condições edafoclimáticas da Savana Brasileira, com ocorrência em formações primárias, secundárias e pioneiras (Lorenzi, 2002); em áreas com boa luminosidade e baixa fertilidade natural do solo, predominando em solos profundos, sílico-argilosos e bem drenados. Devido sua importante e à ampla distribuição, a espécie foi escolhida para estudo.

De uso bastante versátil, a espécie é explorada desde as raízes às folhas. Sua madeira possui elevado poder calorífico e aplicações na construção civil; as raízes são usadas no preparo de embarcações. As cascas e folhas têm alta concentração de taninos; seu fruto é amplamente apreciado na culinária, além de possuir alto valor nutricional (Almeida & Silva, 1994).

3.1.2. Amostra experimental

O estudo foi realizado com amostras de plantas com diferentes formas de crescimento: árvores de grande porte (altura de 7 – 15 metros) com crescimento sem podas e árvores de pequeno porte (altura máxima de 2,5 metros), advindas de rebrotas. Foram selecionados 10 indivíduos de *C. brasiliense*, distando no mínimo 10 metros entre si, para composição dos tratamentos. Coletas em plantas de rebrota foram coletadas em plantas com altura variando em média de 1 a 2 metros, enquanto a amostragem em árvores de grande porte foi feita em altura de 5 a 7 metros, aproximadamente.

Galhos de 0,7 – 1 cm de diâmetro e 20 cm de comprimento foram coletados, eliminando a parte apical (10 cm). Estes segmentos foram armazenados em solução etanólica (70 % v/v) e conduzidos ao Laboratório de Anatomia da Madeira da Universidade Federal de Lavras (LAM/UFLA).

As seguintes siglas serão utilizadas ao longo do texto para identificar os indivíduos em função da forma de crescimento, estatura e local de coleta:

- AGA1 – árvores de grande porte em área caracterizada por maior deficiência hídrica durante a estação seca e solo com textura mais argilosa (Ambiente 1 – Dores do Indaiá/MG);
- RPA1 – rebrotas, constituindo árvores de pequeno porte em área caracterizada por maior deficiência hídrica durante a estação seca e solo com textura mais argilosa (Ambiente 1 – Dores do Indaiá/MG);
- RPA2 - rebrotas, constituindo árvores de pequeno porte, área caracterizada por menor deficiência hídrica durante a estação seca e solo com textura média argilosa (Ambiente 2 – Lavras/MG).

3.2. Caracterização da área de estudo

Amostragens foram feitas em duas regiões do Cerrado de Minas Gerais que distam aproximadamente 300 km, estão ao sul (Lavras) e centro-oeste (Dores do Indaiá). A área de coleta no sul do estado Minas Gerais está sob os limites do município Lavras, com altitude média é de 918 m, latitude 21°21'S e longitude 45°00'W. A temperatura média anual do ar é cerca de 19°C e as médias anuais de máximas e mínimas são 26°C e 15°C, respectivamente. A precipitação média anual é 1530 mm. Segundo a classificação climática de Köppen, o clima da região é do tipo Cwa (Brasil, 1992). O balanço hídrico climatológico do município está caracterizado na Figura 1A, mostrando haver um curto período de tempo onde o solo se encontra com reduzido déficit hídrico.

O relevo do local é acidentado. Amostras de solo da camada de 0 – 40 cm foram coletadas e analisadas no Laboratório de Análise de Solos da Universidade Federal de Lavras. Os resultados mostram que a área possui textura média na camada de 0 – 20 cm e argilosa de 20 – 40 cm. Dentre algumas características da composição química, destacam-se altos valores de acidez trocável (Al^{+3}); fósforo disponível (P) e saturação por bases (V) muito baixa (TABELA 1). Estes valores advêm de amostragens de 0 – 40 cm e mostram que a fertilidade natural do solo é muito baixa (Ribeiro et al., 1999).

A vegetação predominante na área é usada como pastagem não havendo árvores de grande porte, todavia verifica-se a presença de rebrotas esparsas de pequizeiro e outras espécies arbóreas.

A área de coleta na região centro-oeste caracteriza-se por altitude aproximada de 723 m; latitude 19°43'S e longitude 45°56'W. A precipitação anual média é 1400 mm. A temperatura média anual é de 22°C, enquanto as médias anuais de máximas e mínimas são de 29°C e 18°C, respectivamente. O clima da região é do tipo Cwa segundo a classificação de Köppen (Brasil, 1992).

O balanço hídrico climatológico da região (Figura 1B) mostra a ocorrência de um período maior de déficit hídrico que a região de Lavras.

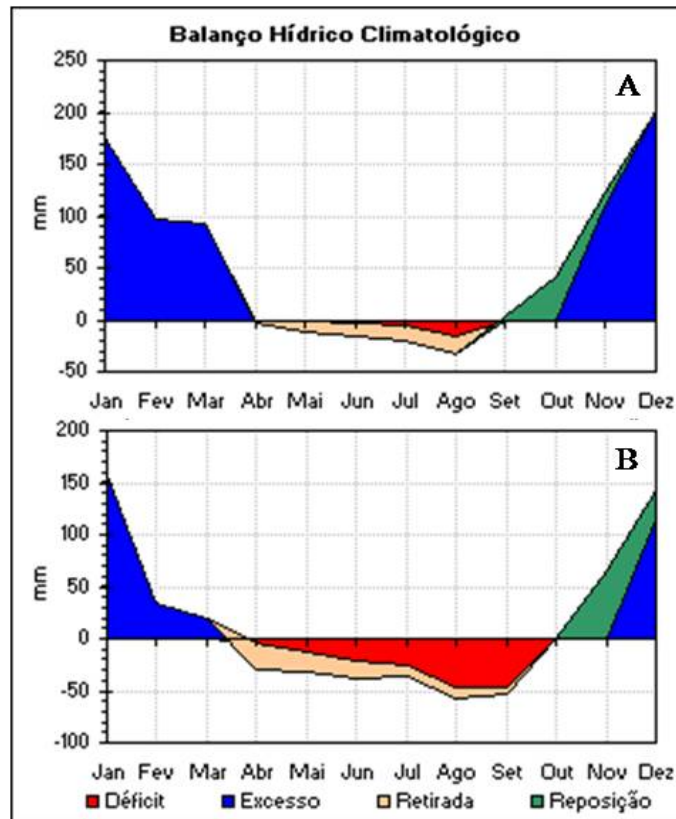


FIGURA 1. Balanço hídrico climatológico do município de Lavras (A) e da região de Dores do Indaiá – MG (B). Balanço realizado com uso de normais climatológicas referentes ao período de 1961 a 1991. Fonte: INMET.

A vegetação predominante da região é caracterizada como Cerrado *sensu strictu*. A área escolhida para o experimento foi dividida em dois fragmentos, um constituído por vegetação devastada onde há rebrota de espécies arbóreas e outro onde há vegetação natural, com a ocorrência de árvores de grande porte de pequiheiro e outras espécies.

O relevo destes dois fragmentos é plano a levemente ondulado e o solo possui textura muito argilosa. Os valores médios de sua composição química exibem altos valores de acidez trocável (Al^{+3}); fósforo disponível (P) e saturação por bases (V) muito baixa, conforme TABELA 1. Desta forma, o solo destes fragmentos apresenta muito baixa fertilidade natural (Ribeiro et al., 1999).

TABELA 1: Características químicas e físicas^{1/} do solo dos fragmentos onde foram efetuadas coletas do material vegetal.

Atributos do solo Profundidade (cm)	AGA1		RPA1		RPA2	
	0 - 20	20 - 40	0 - 20	20 - 40	0 - 20	20 - 40
pH em água	5.2	5.3	5.1	5.1	5.2	5.6
P-remanescente (mg L ⁻¹)	11.2	7.0	8.0	7.7	15.1	9.4
P-Mehlich 1(mg dm ⁻³)	0.9	1.2	0.9	0.9	0.9	0.4
K (mg dm ⁻³)	108.0	31.0	45.0	41.0	37.0	16.0
Zn (mg dm ⁻³)	0.3	0.1	0.2	0.1	0.3	0.0
Fe (mg dm ⁻³)	98.2	41.4	68.1	45.2	70.3	42.3
Mn (mg dm ⁻³)	7.4	3.4	7.1	3.1	1.9	0.6
Cu (mg dm ⁻³)	1.5	1.0	1.6	1.1	1.1	0.7
B (mg dm ⁻³)	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1
S (mg dm ⁻³)	7.5	5.8	9.8	4.9	7.1	3.7
Ca ⁺² (cmol _c dm ⁻³)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1
Mg ⁺² (cmol _c dm ⁻³)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Al ⁺³ (cmol _c dm ⁻³)	1.3	1.3	1.7	1.5	1.3	0.9
H+Al (cmol _c dm ⁻³)	7.0	5.6	7.9	6.3	5.0	3.2
SB (cmol _c dm ⁻³)	0.7	0.3	0.4	0.3	0.4	0.2
t (cmol _c dm ⁻³)	2.0	1.6	2.1	1.8	1.7	1.1
T (cmol _c dm ⁻³)	7.7	5.9	8.3	6.6	5.4	3.4
V (%)	8.9	4.8	5.0	4.5	7.2	7.0
m (%)	66.0	82.0	80.0	83.0	77.0	79.0
Mat. Orgânica (dag kg ⁻¹)	2.6	2.1	2.5	2.2	2.2	1.2
Areia (dag kg ⁻¹)	8.0	7.0	3.0	2.0	52.0	42.0
Silte (dag kg ⁻¹)	23.0	21.0	24.0	21.0	22.0	21.0
Argila (dag kg ⁻¹)	69.0	72.0	73.0	77.0	26.0	37.0

^{1/}Metodologia da Embrapa (1997). AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

3.3. Características avaliadas

3.3.1. Anatomia

Avaliações de diâmetro e frequência dos elementos de vaso foram realizadas a partir de secções de corte (15 a 35 μm) nos segmentos coletados. Para efetuar os cortes utilizou-se um micrótomo de deslizamento com navalha de aço tipo C (Jung SM 2000, Leica). As medidas foram realizadas marcando as distâncias máximas e mínimas cruzando o lume dos elementos de vaso com uso de um sistema de análise de imagens (WinCell Pro – Régent Instruments Inc., Sainte-Foy, QC, Canadá), acoplado a um microscópio (TT 1.100, KEN-A-VISION). Com a finalidade de verificação da contribuição dos diferentes diâmetros na composição do sistema vascular, os elementos de vaso foram agrupados por classes conforme normas da IAWA Committee (1989).

Para medir o comprimento, a espessura da parede e as dimensões das pontuações de membrana dos elementos de vaso, o tecido xilemático do segmento foi reduzido a pequenos fragmentos; submetido à maceração química com peróxido de hidrogênio e ácido acético 1N, na proporção de 1:1 (v/v), com volume suficiente para cobrir todos os fragmentos. O processo de maceração foi realizado em estufa a 60 °C, durante 20 horas. Após este período, havendo individualização de fibras e elementos de vaso, o material foi lavado com água destilada e filtrado. Lâminas com o material histológico foram montadas com solução de glicerina (50% v/v), corado com safranina hidroalcoólica (1% v/v). Todas as medidas foram realizadas usando o sistema de análises de imagens supracitado. Assim como para o diâmetro, o comprimento dos elementos de vaso e as pontuações de membrana foram agrupadas em classes conforme normas da IAWA Committee (1989).

3.3.2. Propriedades hidráulicas

Para o cálculo da condutividade hidráulica, foi considerado que os vasos são contínuos, com forma elíptica (Nijsee et al., 2001) e possuidores de placa de perfuração simples (FIGURA 2).

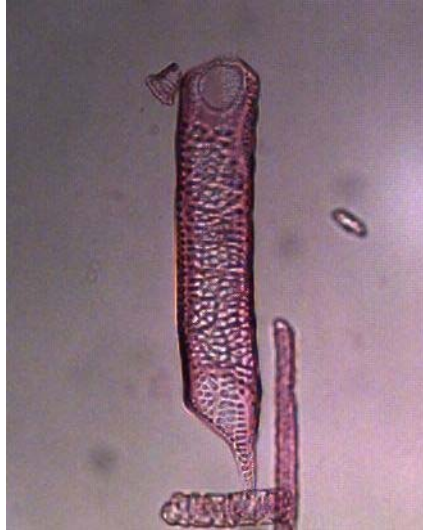


FIGURA 2. Elemento de vaso com placa de perfuração simples obtido a partir de maceração química em ramos de *C. brasiliense*.

Assim, de acordo com a lei de Hagen-Poiseuille a condutividade hidráulica (k_{hi}) por vaso foi calculada pela expressão:

$$k_{hi} = \frac{\pi}{4\eta} \frac{r_a^3 \cdot r_b^3}{(r_a^2 + r_b^2)} \quad (1)$$

onde r_a e r_b são os raios dos eixos maior e menor da elipse do lume do elemento de vaso, respectivamente; η a viscosidade do fluxo de seiva (sendo o valor de η considerado igual a $1,00 \times 10^{-3}$ Pa s, tomando por base que a seiva do xilema é geralmente diluída, portanto η corresponde ao da água à 20°C).

A condutividade hidráulica de determinada seção do tecido xilemático (K_h) pôde então ser estimada pela combinação de todos os vasos (n) presentes naquela superfície, como:

$$K_h = \sum_{i=1}^n k_{h_i} \quad (2)$$

A resistência à implosão (R_t), que permite avaliar o investimento em estruturas que reforçam os vasos com a finalidade de resistir ao colapso, foi determinada através da espessura da parede e do diâmetro máximo do lume (b) do elemento de vaso (Hacke & Sperry, 2001; Jacobsen et al., 2007):

$$R_t = \left(\frac{t}{b}\right)^2 \quad (3)$$

onde t equivale ao dobro da espessura da parede elemento de vaso (aproximadamente o somatório da espessura da parede do atual elemento de vaso e seu adjacente).

A pressão de formação de bolha (ΔP_b), ou seja, a diferença de pressão mínima necessária para propagação de ar através das conexões entre elementos de vaso é proporcional ao tamanho máximo do poro destas conexões (d_p) e à tensão superficial da água (γ) (Domec et al., 2006):

$$\Delta P_b = -\frac{4\gamma}{d_p} \quad (4)$$

onde γ é igual a $0,072 \times 10^{-3}$ Pa (Loepfe et al., 2007).

O Índice de vulnerabilidade para ocorrência de embolismo foi calculado de acordo com o proposto por Carlquist (1977) e Reyes – Santamaría et al. (2002):

$$IV = \frac{DLP}{FP} \quad (5)$$

onde *DLP* equivale ao diâmetro médio do lume dos vasos (μm) e *FP* à frequência dos vasos ($\text{vasos}\cdot\text{mm}^{-2}$).

3.4. Análises estatísticas

Para comparações entre índices e características de árvores e rebrotas, assim como para as rebrotas em diferentes ambientes, foram realizadas análises de variância e diferenciação de médias pelo teste F ($P < 0,05$).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados obtidos indicam que houve variações na estrutura anatômica do xilema da espécie *C. brasiliense* em função do ambiente e estatura dos indivíduos. Desta forma, ajustando as características estruturais com a finalidade de manutenção da compatibilidade hídrica entre planta e ambiente, a espécie torna-se capaz de adaptar a ambientes heterogêneos, possibilitando-a sobreviver a diferentes pressões de seleção, expressando fenótipos variados em condições de estresse ambiental (Addington et al., 2006; Valladares et al., 2007).

Com relação ao diâmetro médio dos elementos de vaso, as árvores de grande porte (AGA1) apresentaram valores superiores às rebrotas. A superioridade de AGA1 em aproximadamente 1,3 vezes (FIGURA 3A), pode proporcionar a estas árvores maior potencial de fixação de carbono e crescimento devido ao aumento na eficiência de transporte de água e demais nutrientes, possibilitando a maximização das taxas de trocas gasosas (Brodribb & Feild, 2000; Brodribb et al., 2007).

Ao comparar as características do sistema vascular das rebrotas de *C. brasiliense* nos dois ambientes, não foi verificada diferença para o diâmetro dos elementos de vaso (FIGURA 3A), assim como há similaridade na distribuição em classes, onde há predomínio de vasos de menor diâmetro (FIGURA 3B). No entanto, em RPA2 a condutividade hidráulica foi mais alta (FIGURA 3C) devido à maior frequência (FIGURA 3D). A capacidade de transporte de água observada neste tratamento pode estar associada à disponibilidade hídrica na região, conforme visto na FIGURA 1, o que favoreceria ao desenvolvimento do sistema de transporte com maior capacidade de drenagem (Corcuera et al., 2004).

Estas diferenças também podem estar associadas à textura do solo, onde a presença da fração areia, como a existente na área de coleta de RPA2 (TABELA 1), pode proporcionar maior condutividade e perda de umidade do solo devido à água ser retida com menor força em capilares de maiores dimensões (Hacke et al., 2000). Assim, plantas que crescem em solos mais arenosos não necessitam de potencial hídrico muito baixo para exaurir a reserva de água disponível no solo, o que é fundamental em solos mais argilosos, como da área de coleta de RPA1 (TABELA 1). Desta forma, mesmo sob condições que favorecem ao desenvolvimento de elementos de vaso com maior diâmetro, a espécie amplia a condutividade hidráulica de RPA2 pelo aumento na frequência, possibilitando alto suprimento hídrico às folhas e proteção ao sistema vascular. Estes ajustes apontam considerável plasticidade fenotípica (Valladares et al., 2007), mostrando que plantas de *C. brasiliense* foram capazes de aumentar eficiência e manter a segurança do transporte de água.

Apesar de apresentar a menor frequência, em AGA1 houve maior presença de elementos de vaso com maiores diâmetros, sobressaindo a classe de 60 – 100 μm , além de ser o único tratamento que possui elementos de vaso com mais de 100 μm (FIGURA 3B). Acredita-se que a alta condutividade hidráulica encontrada nestas árvores, superior em 2,5 vezes às das rebrotas (FIGURA 3C), pode estar relacionada com a maior profundidade do sistema radicular que árvores possuem quando comparadas a plantas de menor porte, neste caso, rebrotas da mesma espécie, pois um sistema radicular mais profundo e denso condiciona o vegetal à maior capacidade de extração de água do solo (Sperry et al., 1998). Assim, percebe-se que tanto a estrutura do xilema quanto a estrutura do vegetal estão correlacionadas com o suprimento de água para a planta, as quais podem ser determinadas por fatores ambientais que agem como importantes forças seletivas modulando seu desenvolvimento (Villar-Salvador *et al.*, 1997; Cavender-Bares & Holbrook, 2001).

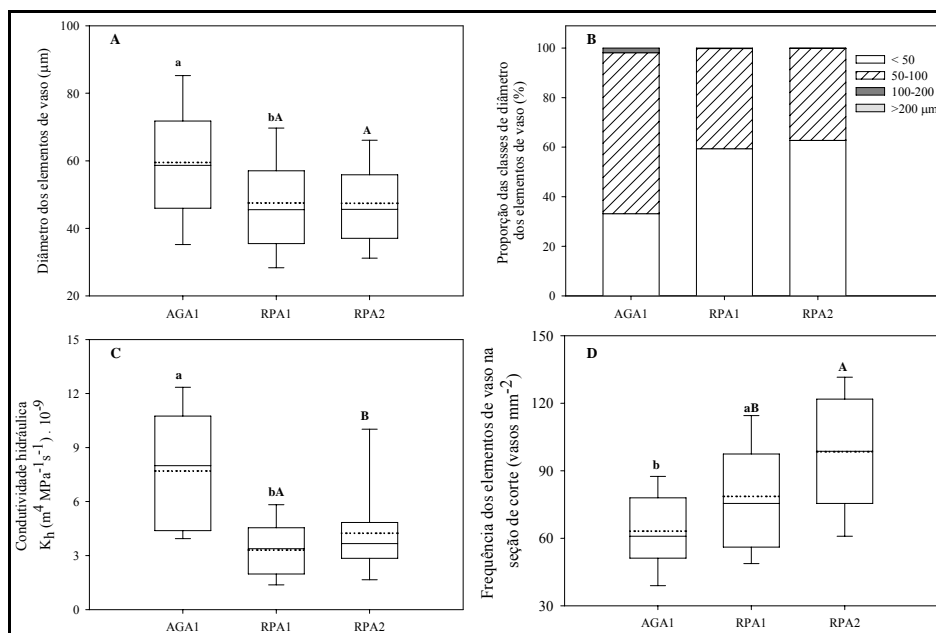


FIGURA 3. (A) Diâmetro médio dos elementos de vaso ($n = 6.751$ medidas por cada tratamento); (B) proporção das cinco classes de diâmetro dos elementos de vaso constituintes do sistema vascular da espécie *C. brasiliense*; (C) Condutividade hidráulica da seção de corte (1 mm^2) no segmento de caule ($n = 178$ medidas por cada tratamento) e (D) Freqüência dos elementos de vaso na seção de corte (n° de vasos mm^{-2}) ($n = 178$ medidas por cada tratamento). Box plots seguidos por mesma letra (maiúscula ou minúscula) não diferem estatisticamente entre si pelo teste F ($P < 0,05$). A linha sólida e pontilhada nos box plots indicam a mediana e a média dos dados, respectivamente. As linhas superiores e inferiores dos boxes indicam o 25° e o 75° percentil, enquanto as barras superiores e inferiores representam 90° e 10° percentil, respectivamente. AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

A ocorrência de elementos de vaso mais curtos e com menor diâmetro encontrada por Gorsuch et al. (2001) não foi confirmada em todos os tratamentos deste estudo, pois maiores comprimentos dos elementos de vaso foram verificados em RPA1, sendo a média deste tratamento superior tanto a das

árvores do mesmo ambiente quanto à de RPA2 (FIGURA 4A). Uma vez que sob o mesmo ambiente as rebrotas apresentaram maior comprimento de elementos de vaso do que as árvores, a relação de proporção entre altura do vegetal e comprimento de elementos de vaso (Reyes-Santamaría et al., 2002) não foi verificada.

A distribuição dos elementos de vaso por classes de comprimento mostrou que mais de 60% variam entre 350 a 800 μm para RPA2, e aproximadamente 80% estão nesta classe para AGA1 e RPA1 (FIGURA 4B). Destaca-se que RPA1 diferencia dos demais tratamentos pela classe $> 800 \mu\text{m}$ e que RPA2 possui cerca de 35% dos elementos de vaso menores que 350 μm . Sistema vascular de plantas com estas características, ou seja, composto por elementos de vaso de menor comprimento geralmente estão associados com maior reforço da parede celular, evidenciando maior resistência à implosão (Pittermann et al., 2006), conforme encontrado para RPA2 (FIGURA 4C).

Contudo, mesmo a resistência não diferindo entre as rebrotas, observou-se que RPA1 apresenta elementos de vaso mais longos. Todavia, nestas rebrotas os valores maiores de resistência foram associados aos elementos de vasos mais curtos (FIGURA 4D), os quais, em geral, possuem maior reforço na parede celular (Pittermann et al., 2006), fruto do acúmulo de lignina (Boyce et al., 2004). Para as condições ambientais presentes no Cerrado, onde é comum a ocorrência de déficits hídricos acentuados associados com altos valores de demanda evaporativa da atmosfera (Bucci et al., 2004), uma maior resistência à implosão denota vantagem mecânica contra pressões negativas muito baixas que elementos de vaso das plantas que se desenvolvem neste bioma são sujeitas (Jacobsen et al., 2007). Assim, árvores de *C. brasiliense* podem estar sob maior risco de colapso do sistema hidráulico por implosão dos vasos, pois além de possuir menor resistência à implosão compõem o único tratamento que apresentou correlação entre resistência à implosão e comprimento dos elementos

de vaso, sendo inversamente proporcional ($r = -0,20$), conforme FIGURA 4D ($P < 0,05$).

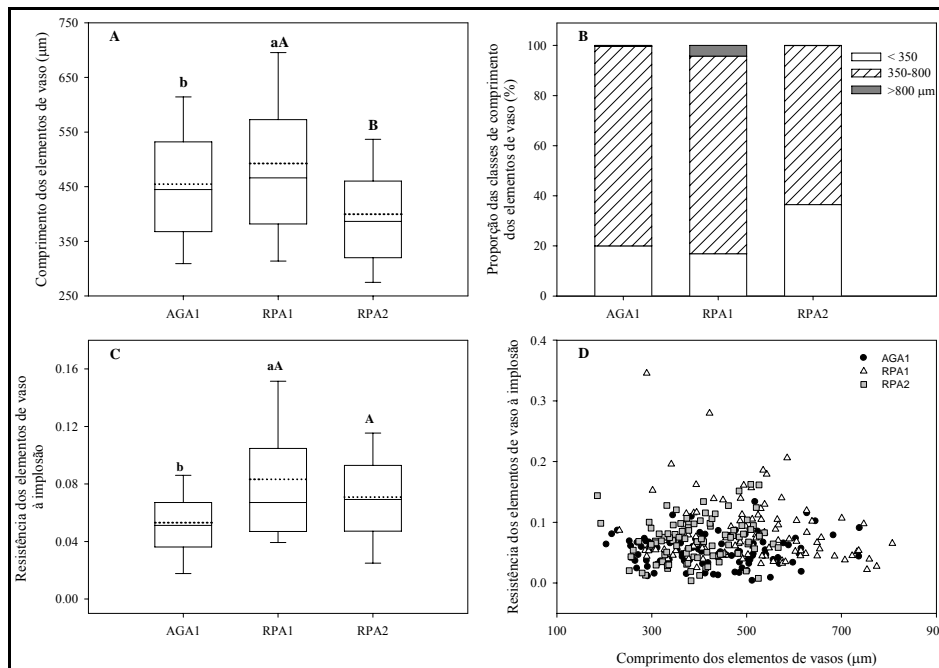


FIGURA 4. (A) Comprimento médio dos elementos de vaso ($n = 1.802$ medidas por cada tratamento); (B) Distribuição percentual das classes de comprimento dos elementos de vaso constituintes do sistema vascular da espécie *C. brasiliense*; (C) Resistência dos elementos de vaso à implosão ($n = 100$ medidas por cada tratamento) e (D) Relação entre a resistência à implosão e o comprimento dos elementos de vaso de *C. brasiliense*. Box plots seguidos por mesma letra (maiúscula ou minúscula) não diferem estatisticamente entre si pelo teste F ($P < 0,05$). A linha sólida e pontilhada nos box plots indicam a mediana e a média dos dados, respectivamente. As linhas superiores e inferiores dos boxes indicam o 25° e o 75° percentil, enquanto as barras superiores e inferiores representam 90° e 10° percentil, respectivamente. AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

Esperava-se verificar pontuações de membrana com amplas dimensões em elementos de vasos maiores (Wheeler et al., 2005), no entanto, o inverso foi encontrado, visto que não observou-se diferença entre árvores e rebrotas no mesmo ambiente e que a largura destas pontuações foi maior nas rebrotas do ambiente 2 (FIGURA 5A). Quanto à forma, as pontuações de membrana em geral são elípticas (FIGURA 6).

Para AGA1 e RPA1 apresentam diâmetro de pontuações de membrana similares, com cerca de 45% na classe de 4 – 7 μm , sendo classificadas como pequenas. RPA2 difere das plantas do ambiente 1 por apresentar aproximadamente 25% das pontuações com diâmetro grande, ou seja, maior que 10 μm (IAWA Committee, 1989). Destaca-se que esta é a única classe de RPA2 que supera a proporção dos demais tratamentos (FIGURA 5B). Desta forma, RPA2 apresentou maior susceptibilidade à ocorrência de embolismo no xilema por sementeira de ar (FIGURA 5C). De acordo com estes resultados menor diferença de pressão é necessária para que ocorra cavitação, apesar de a presença de elementos de vaso com menor diâmetro e comprimento que estas plantas possuem. Ademais, a inexistência de diferença entre AGA1 e RPA1 contradiz o esperado por Domec et al. (2006), que encontraram menores dimensões para as pontuações de membrana em ramos coletados estarem em alturas superiores, os quais possivelmente estavam submetidos a tensões maiores.

A causa destes eventos pode estar associada ao fato de o vegetal não possuir um controle perfeito do dimensionamento destas pontuações (Choat et al., 2003). Além disso, percebem-se ajustes que traduzem em aumento de segurança no transporte de água, como maior espessura de parede e menor diâmetro dos elementos de vasos de RPA1, enquanto RPA2 encontra-se em uma área onde há menor restrição hídrica.

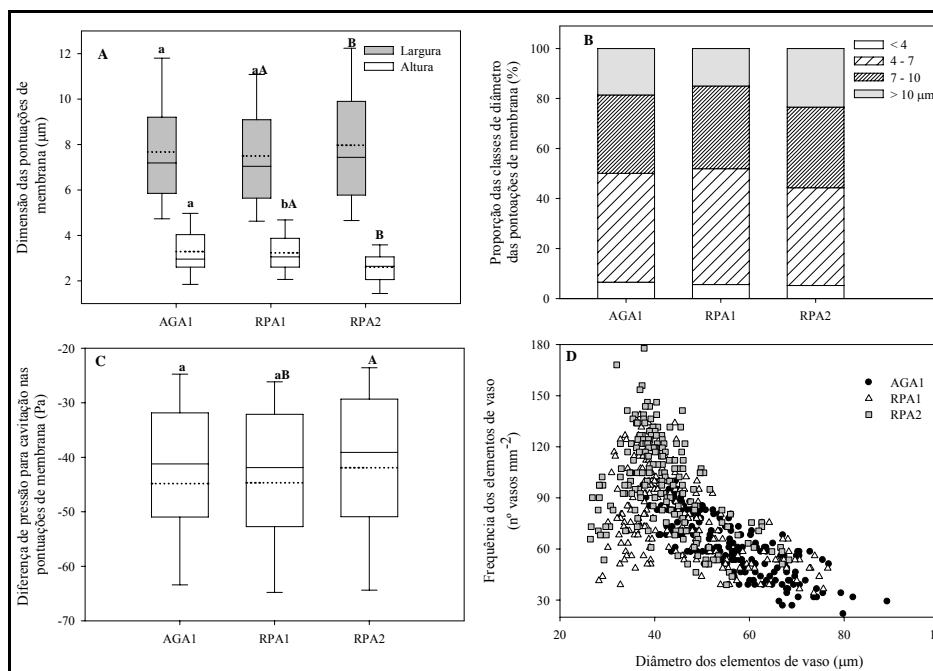


FIGURA 5. (A) Dimensão das pontuações de membrana dos elementos de vaso ($n = 1.454$ medidas por cada tratamento); (B) Distribuição percentual das classes de diâmetro das pontuações de membrana do sistema vascular da espécie *C. brasiliense*; (C) Diferença de pressão mínima para ocorrência de cavitação nos elementos de vaso conforme dimensão das pontuações de membrana ($n = 1.454$ medidas por cada tratamento); (D) Correlação entre frequência e diâmetro dos elementos de vaso de *C. brasiliense*. Box plots seguidos por mesma letra (maiúscula ou minúscula) não diferem estatisticamente entre si pelo teste F ($P < 0,05$). A linha sólida e pontilhada nos box plots indicam a mediana e a média dos dados, respectivamente. As linhas superiores e inferiores dos boxes indicam o 25° e o 75° percentil, enquanto as barras superiores e inferiores representam 90° e 10° percentil, respectivamente. AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

A resistência hidráulica gerada pelas pontuações de membrana pode representar aproximadamente 58 % para angiospermas alcançando até 87 % em algumas espécies (Choat et al., 2008). Logo, a condutividade hidráulica de ramos é menor do que a estimada através do diâmetro dos elementos de vaso.

Devido à presença de pontuações com maiores dimensões em RPA2 (média das dimensões), a condutividade hidráulica deste tratamento pode diferenciar ainda mais de RPA1, tornando-a maior. Ao mesmo tempo, por possuir pontuações de membrana maiores, RPA2 pode ser mais susceptível à cavitação, pois estas mudanças nas estruturas das pontuações podem determinar a susceptibilidade da espécie ao longo de ambientes (Wheeler et al., 2005; Hacke et al., 2006).

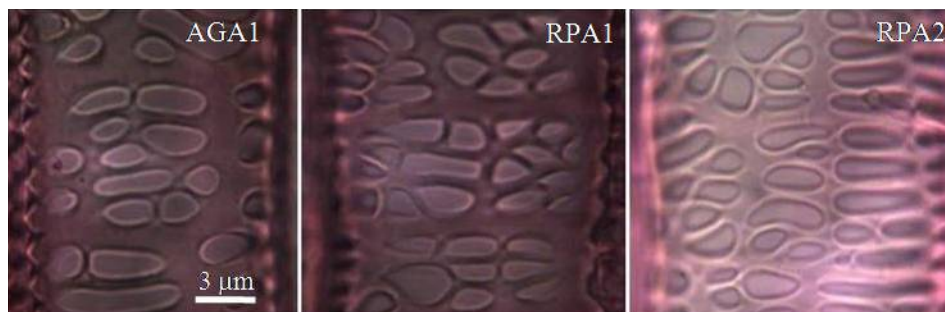


FIGURA 6. Pontuações de membrana na parede dos elementos de vaso de *C. brasiliense*. Fotomicrografias obtidas a partir de macerado químico. AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

A presença de tilose foi detectada em diferentes frequências em amostras de RPA2. Seu aparecimento não esteve associado com determinado diâmetro de elementos de vaso (FIGURAS 7 e 8). Nota-se que o bloqueio dos elementos de vaso ocorre em diferentes estágios, com bloqueios parciais (FIGURA 7A), até a completa obstrução (FIGURA 7B). Bloqueios seqüenciais são observados nos elementos de vaso obtruindo quase toda a extensão do xilema nas seções de corte do ramo de *C. brasiliense*.

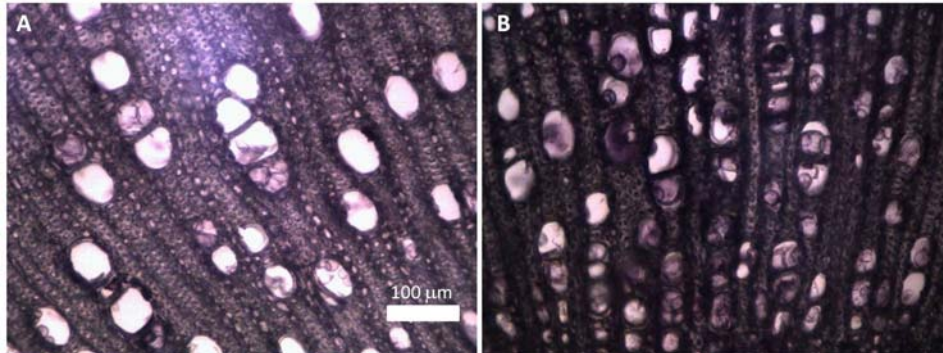


FIGURA 7. Secção transversal mostrando vasos com tilose sob diferentes intensidades obstruindo ramos de rebrota de *C. brasiliense* no ambiente 2 (RPA2).

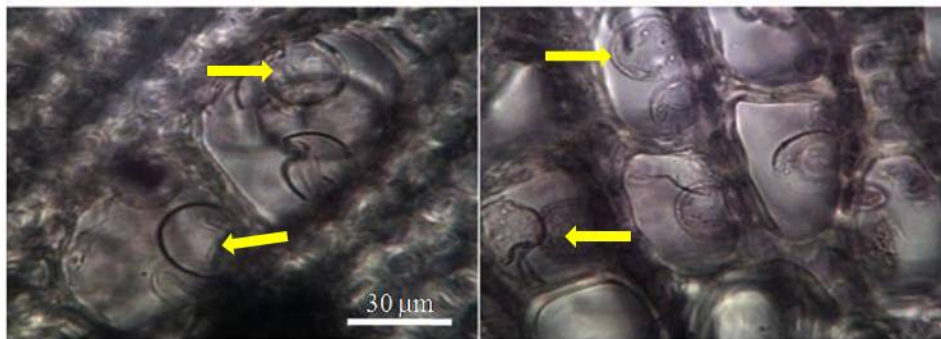


FIGURA 8. Secção transversal mostrando detalhe de tilose em elementos de vaso obstruindo ramos de rebrota de *C. brasiliense* no ambiente 2 (RPA2). Setas indicam as tiloses.

Para formação de tiloses, Sun et al. (2006) sugerem que as dimensões mínimas das pontuações de membrana devem ter entre 8 – 10 µm de largura por 3 µm de altura. Valores próximos a estes foram encontrados nas pontuações de *C. brasiliense*, principalmente em RPA2 (FIGURA 5A). Ressalta-se a ocorrência de período com baixa disponibilidade hídrica em 2007 (CONAB, 2007), podendo estar associada à formação de embolia nos elementos de vaso com conseqüente geração de tilose. Ademais, a presença da fração areia no solo acentuaria o déficit hídrico ocorrido nesta área (Hacke et al., 2000). Assim, pelo

aumento da resistência nos vasos, a condutividade hidráulica de RPA2 pode sofrer grande redução no fluxo de água e queda no desempenho fotossintético (Brodrribb & Feild, 2000; Cavender-Bares & Holbrook, 2001; Brodrribb et al., 2007).

A frequência e o diâmetro dos vasos são inversamente proporcionais em todos os tratamentos (FIGURA 5D; $P < 0,05$), assim como resultados encontrados por Reyes-Santamaría et al. (2002). Calculado por estes parâmetros, o índice de vulnerabilidade desenvolvido por Carlquist (1977) mostrou que rebrotas possuem menor vulnerabilidade à ocorrência de cavitação que árvores (FIGURA 9). Este resultado justifica-se por elementos de vaso de maior diâmetro ocuparem mais espaço no xilema, reduzindo a frequência, resultando em maior susceptibilidade à cavitação (Reyes-Santamaría et al, 2002; Choat et al., 2006).

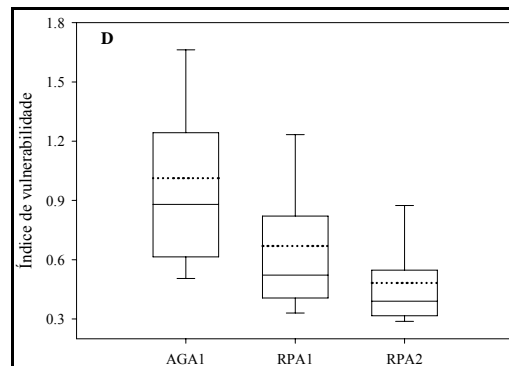


FIGURA 9. Índice de vulnerabilidade à eventos de cavitação para a espécie *C. brasiliense*. AGA1 – árvores de grande porte do ambiente 1; RPA1 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 1 e RPA2 – rebrotas de pequeno porte do ambiente 2.

Da comparação entre as rebrotas verificou-se maior vulnerabilidade em RPA1; embora se esperasse maior vulnerabilidade para RPA2 devido aos balanços hídricos – climatológicos mostrarem disponibilidade de água mais alta

para este ambiente (FIGURA 1), o que permitiria a existência de elementos de vaso com maiores dimensões. No entanto, ajustes na condutividade hidráulica ocorreram pelo aumento na frequência e dimensões das pontuações de membrana.

Consoante com o resultado do índice de vulnerabilidade, Jacobsen et al. (2007) afirmam que o uso da frequência de elementos de vaso é um parâmetro que efetua a integração entre as características que determinam tolerância a eventos de déficit hídrico, como diâmetro do lume dos vasos e resistência à implosão. No entanto, devido à sementeira de ar, dependente da dimensão das pontuações de membrana, ser a forma de cavitação predominante em ambientes sujeitos a baixas disponibilidades hídricas, esta característica não esteve associada à frequência e, portanto com o índice de vulnerabilidade de Carlquist (1977). Assim, a vulnerabilidade de RPA2 poderia ser superior à esperada, devido necessitar de menor diferença de pressão para ocorrência de cavitação dos seus elementos de vaso. Logo, somente o uso do índice de Carlquist (1977) para prever a vulnerabilidade à cavitação não seria aconselhável, pois outras características além do diâmetro e frequência dos elementos de vaso interferem na susceptibilidade da planta. Além disso, os vegetais respondem aos múltiplos estresses com variações em seus mecanismos moleculares e fisiológicos (Sultan, 2000; Valladares et al., 2007), traduzindo em ajustes anatômicos, estruturais e bioquímicos.

Como propriedades hidráulicas são fatores que contribuem para o sucesso do indivíduo em determinado ambiente, ajustes consideráveis podem ocorrer na espécie visando ao adequado suprimento de água para as folhas (Addington et al., 2006), conforme os observados para a espécie *C. brasiliense* neste estudo. Estes ajustes aumentam diante a acentuação de uma diferença entre a disponibilidade hídrica e a demanda evaporativa da atmosfera, principalmente em ambientes áridos (Maherali & DeLucia, 2001), assim como devido ao

aumento da resistência hidráulica do solo (Hacke et al., 2000), que é influenciada pela textura do mesmo.

A comparação do fluxo hídrico de uma espécie com base na anatomia do sistema hidráulico em diferentes condições ambientais, acessando a eficiência *versus* segurança no transporte de água, pode revelar importantes características de desempenho do vegetal no meio ambiente. Acredita-se na necessidade de mais estudos com outras espécies, ambientes e características que influenciam a dinâmica do transporte de água e a capacidade fotossintética do vegetal.

A integração entre a arquitetura da planta, a fisiologia foliar e a eficiência no transporte de água, visa à manutenção da homeostase do vegetal em diferentes ambientes com diversas estruturas de habitat (Meinzer et al., 2004; Addington et al., 2006). Portanto, cuidados devem ser tomados ao formar opiniões sobre o fluxo de água nas plantas, pois este não é regulado somente por algumas características anatômicas do xilema, além de ser influenciado pelo gradiente de potencial hídrico ao longo do sistema solo – planta – atmosfera, bem como pelas características e comportamento estomático, especialmente em ambientes onde o conteúdo de água é limitante no solo.

5 CONCLUSÕES

A espécie *Caryocar brasiliense* apresenta plasticidade fenotípica para as características de seu sistema vascular.

A maximização da condutividade hidráulica dá-se mediante disponibilidade hídrica (RPA2) e capacidade de extração de água do solo (AGA1).

Os ajustes realizados pela espécie nas diferentes condições indicam vantagem adaptativa, confirmada pela ampla distribuição ao longo do Cerrado.

O uso de somente um parâmetro (IV ou ΔP_b) para prever a susceptibilidade de plantas de *C. brasiliense* a eventos de cavitação não é aconselhável.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADDINGTON, R.N.; DONOVAN, L.A.; MITCHELL, R.J.; VOSE, J.M.; PECOT, S.D.; JACK, S.B.; HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; OREN, R. Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.29, p.535-545, 2006.
- ALMEIDA, S.P.; PROENÇA, C.E.B.; SANO, S.M.; RIBEIRO, J.P. **Cerrado**: espécies vegetais úteis. Planaltina, DF: Embrapa-CPAC, 1998. 464p.
- ALMEIDA, S.P. de; SILVA, J.A. **Pequi e Buriti**: importância alimentar para a população dos cerrados. Planaltina, DF: Embrapa-CPAC, 1994. 38p. (Embrapa-CPAC. Documentos, 54).
- BOYCE, C.K.; ZWIENIECKI, M.A.; CODY, G.D.; JACOBSEN, C.; WIRIK, S.; KNOLL, A.H.; HOLBROOK, N.M. Evolution of xylem lignification and hydrogel transport regulation. **Proceedings of the National Academy Sciences USA**, Washington, v.101, p.17555-17558, 2004.
- BRASIL. Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. Secretaria Nacional de Irrigação. Departamento Nacional de Meteorologia. **Normais Climatológicas**: 1960-1991. Brasília, DF, 1992. 84p.
- BRODRIBB, T.J.; FIELD, T.S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.23, p.1381-1388, 2000.
- BRODRIBB, T.J.; FEILD, T.S.; JORDAN, G.J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. **Plant Physiology**, Washington, v.144, p.1890-1898, 2007.
- BUCCI, S.J.; SCHOLZ, F.G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F.C.; HINOJOSA, J.A.; HOFFMANN, W.A.; FRANCO, A.C. Processes preventing nocturnal equilibration between leaf and soil water potential in tropical savanna woody species. **Tree Physiology**, v.24, p.1119-1127, 2004.
- CANNY, M. Vessel contents during transpiration, embolism and refilling. **American Journal of Botany**, Columbus, v.84, p.1223-1230, 1997.

CARLQUIST, S. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. **American Journal of Botany**, Columbus, v.64, p.887-896, 1977.

CAVENDER-BARES, J.; HOLBROOK, N.M. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.24, p.1243-1256, 2001.

CHOAT, B.; BALL, M.; LULY, J.; HOLTUM, J. Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest tree species. **Plant Physiology**, Washington, v.131, p.41-48, 2003.

CHOAT, B.; BRODIE, T.W.; COBB, A.R.; ZWIENIECKI, M.A.; HOLBROOK, N.M. Direct measurements of intervessel pit membrane hydraulic resistance in two angiosperm tree species. **American Journal of Botany**, Columbus, v.93, n.7, p.993-1000, 2006.

CHOAT, B.; COBB, A.R.; JANSEN, S. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. **New Phytologist**, Cambridge, v.177, p.608-626, 2008.

COCHARD, H.; TYREE, M.T. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. **Tree Physiology**, Victoria, v.6, p.393-407, 1990.

COCHARD, H. Cavitation in trees. **Centre de la Recherche Physique**, Bourdeaux v.7, p.1018-1026, 2006.

COCHARD, H.; COLL, L.; ROUX, X.L.; AMÉGLIO, T. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut. **Plant Physiology**, Washington, v.128, p.282-290, 2002.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Segundo levantamento da safra de café 2007/2008**. 2007. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/3BoletimCafe.pdf>>. Acesso em: 31 out. 2007.

CORCUERA, L.; JULIO, J.; EUSTAQUIO, C.; PELEGRÍN, G. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. **Trees**, v.18, p.83-92, 2004.

- CRUIZIAT, P.; AMEGLIO, T.; COCHARD, H. La cavitation: un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. **Mechanical Industry**, Quang Ninh v.2, p.289-298, 2001.
- DOMEC, J.C.; LACHENBRUCH, B.; MEINZER, F.C. Bordered pit structure and function determine spatial patterns of air-seeding thresholds in xylem of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; pinaceae) trees. **American Journal of Botany**, Columbus, v.93, n.11, p.1588-1600, 2006.
- FELFILI, J.M.; SOUZA-SILVA, J.C.; SCARIOT, A. Biodiversidade, ecologia e conservação do Cerrado: avanços no conhecimento. In: SCARIOT, A.; SOUSA-SILVA, J.C.; FELFILI, J.M. (Org.). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p.25-44.
- FRANCO, A.C. Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado. In: SCARIOT, A.; SOUSA-SILVA, J.C.; FELFILI, J.M. (Org.). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p.179-196.
- GHALAMBOR, C.K.; MCKAY, J.K.; CARROLL, S.P.; REZNICK, D.N. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. **Functional Ecology**, Oxford, v.21, p.394-407, 2007.
- GIVNISH, T.J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. **Evolutionary Ecology**, Oxford, v.16, p.213-242, 2002.
- GORSUCH, D.M.; OBERBAUER, S.F.; FISHER, J.B. Comparative vessel anatomy of arctic deciduous and evergreen dicots. **American Journal of Botany**, Columbus, v.88, n.9, p.1643-1649, 2001.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v.4/2, p.97-115, 2001.
- HACKE, U.G.; SPERRY, J.S.; EWERS, B.E.; ELLSWORTH, D.S.; SCHÄFER, K.V.R.; OREN, R. Influence of soil porosity on water use in *Pinus taeda*. **Oecologia**, Berlin, v.124, p.495-505, 2000.
- HUBBARD, R.M.; RYAN, M.G.; STILLER, V.; SPERRY, J.S. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance

in ponderosa pine. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.24, p.113-121, 2001.

HUKIN, D.; COCHARD, H.; DREYER, E.; THIEC, D.; TRIBOULOT, M.B.B. Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.56, n.418, p.2003-2010, 2005.

HULME, P.E. Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.42, n.5, p.784-794, 2005.

INTERNATIONAL ASSOCIATION OF WOOD ANATOMISTS COMMITTEE. List of microscopic features for hardwood identification. **IAWA Bulletin**, Leiden, v.10, p.220-332, 1989.

INTERNATIONAL PANEL OF CLIMATE CHANGE. **The physical science basis: summary for policymakers**. Paris, 2007. CD-ROM.

JACOBSEN, A.L.; AGENBAG, L.; ESLER, K.J.; PRATT, R.B.; EWERS, F.W.; DAVIS, S.D. Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. **Journal of Ecology**, Oxford, v.95, p.171-183, 2007.

JUSTO, C.F. **Aspectos ecofisiológicos de plantas jovens de *Xylopia brasiliensis* Sprengel em sub-bosque de mata e de eucaliptal**. 2003. 117p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal)–Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

KLEUNEN, M. van; FISCHER, M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, Cambridge, v.166, p.49-60, 2005.

LOEPFE, L.; MARTINEZ-VILALTA, J.; PIÑOL, J.; MENCUCCINI, M. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. **Journal of Theoretical Biology**, Berlin, v.247, p.788-803, 2007.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. 4.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2002. v.1, 368p.

MAHERALI, H.; DELUCIA, E.H. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. **Tree Physiology**, Victoria, v.20, p.859-867, 2000.

MEINZER, F.C.; WOODRUFF, D.R.; SHAW, D.C. Integrated responses of hydraulic architecture, water and carbon relations of western hemlock to dwarf mistletoe infection. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.27, p.937-946, 2004.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JUNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; SILVA, P.E.N. Flora vascular do cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.D.P. (Ed.). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina, DF: Embrapa-CPAC, 1998. p.288-556.

MINORSKY, P.V. Ethylene and Tylose Formation. **Plant Physiology**, Washington, v.145, p.1301-1302, 2007.

NIJSEE, J.; HEIJDEN, G.W.A.M. van der; IEPEREN, W. van; KEIJZER, C.J.; ETEREN, U. van. Xylem hydraulic conductivity related to conduit dimensions along chrysanthemum stems. **Journal of Experimental Botany**, Columbus, v.52, n.355, p.319-327, 2001.

PEREIRA, F.J. **Caracterização das modificações morfo-anatômicas e bioquímicas, em ciclos de seleção do milho saracura, para tolerância ao encharcamento do solo**. 2008. 78p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Fisiologia Vegetal)–Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

PITTERMANN, J.; SPERRY, J.S.; WHEELER, J.K.; HACKE, U.G.; SIKKEMA, E.H. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.29, p.1618-1628, 2006.

REATTO, A.; MARTINS, E.S. Classes de solo em relação aos controles da paisagem do bioma Cerrado. In: SCARIOT, A.; SOUSA-SILVA, J.C.; FELFILI, J.M. (Org.). **Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação**. Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p.45-59.

REYES-SANTAMARÍA, I.; TERRAZAS, T.; BARRIENTOS-PRIEGO, A.; TREJO, C. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v.92, p.97-105, 2002.

RIBEIRO, A.C.; GUIMARÃES, P.T.G.; ALVAREZ VENEGAS, V.H.
Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5ª
aproximação. Viçosa, MG: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas
Gerais, 1999. 359p.

ROSENZWEIG, C.; STRZEPEK, K.M.; MAJOR, D.C.; IGLESIAS, A.;
YATES, D.N.; McCLUSKEY, A.; HILLEL, D. Water resources for agriculture
in a changing climate: international case studies. **Global Environmental
Change**, Oxford, v.14, n.4, p.345-360, 2004.

SALDAÑA, A.; GIANOLI, E.; LUSK, C.H. Ecophysiological responses to light
availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different
ecological breadth. **Oecologia**, Berlin, v.145, p.252-257, 2005.

SANO, Y. Inter and intraspecific structural variations among intervacular pit
membranes as revealed by field-emission scanning electron microscopy.
American Journal of Botany, Columbus, v.92, p.1077-1084, 2005.

SCHULTZ, H.R. Differences in hydraulic architecture account for nearisohydric
and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during
drought. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.26, p.1393-1405, 2003.

SHANE, M.W.; MCCULLY, M.E.; CANNY, M.J. Architecture of branch-root
junctions in maize: structure of the connecting xylem and porosity of pit
membranes. **Annals of Botany**, London, v.85, p.613-624, 2000.

SILVA, J.A. da; SILVA, D.B.; JUNQUEIRA, N.T.V.; ANDRADE, L.R.M. de.
Frutas nativas dos cerrados. Brasília, DF: Embrapa, 1994. 166p.

SLINGO, J.M.; CHALLINOR, A.J.; HOSKINS, B.J.; WHEELER, T.R.
Introduction: food crops in a changing climate. **Philosophical Transactions of
the Royal Society**, London, v.360, p.1983-1989, 2005.

SPERRY, J.S.; ADLER, F.R.; CAMPBELL, G.S.; COMSTOCK, J.P.
Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results
from a model. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.21, p.347-359, 1998.

SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; OREN, R.; COMSTOCK, J.P. Water deficits and
hydraulic limits to leaf water supply. **Plant, Cell and Environment**, Oxford,
v.25, p.251-263, 2002.

SPERRY, J.S.; SALIENDRA, N.Z. Intra and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.17, p.1233-1241, 1994.

STEINGER, T.; ROY, B.A.; STANTON, M.L. Evolution in stressful environments ii: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v.16, p.313-323, 2003.

STEVENSON, J.F.; MATTHEWS, M.A.; GRIEVE, L.C.; LABAVITCH, J.M.; ROST, T.L. Grapevine susceptibility to Pierce's disease: II., progression of anatomical symptoms. **American Journal of Enology and Viticulture**, Davis, v.55, p.238-245, 2004.

SULTAN, S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, Oxiford, v.5, p.537-542, 2000.

SUN, Q.; ROST, T.L.; MATTHEWS, M.A. Pruning-induced tylose development in stems of current-year shoots of *Vitis vinifera* (Vitaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v.93, n.11, p.1567-1576, 2006.

SUN, Q.; ROST, T.L.; REID, M.S.; MATTHEWS, M.A. Ethylene and not embolism is required for wound-induced tylose development in stems of grapevines. **Plant Physiology**, Washington, v.145, p.1629-1636, 2007.

TYREE, M.T.; SPERRY, J.S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. **Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology**, Palo Alto, v.40, p.19-38, 1989.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J.M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, Cambridge, v.176, p.749-763, 2007.

VILLAR-SALVADOR, P.; CASTRO-DÍEZ, P.; PÉREZ-RONTOMÉ, C.; MONTSERRAT-MARTÍ, G. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. **Trees**, v.12, p.90-96, 1997.

WHEELER, J.K.; SPERRY, J.S.; HACKE, U.G.; HOANG, N. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.28, p.800-812, 2005.

7 ANEXO

ANEXO 1. Valores médios e desvio padrão da média para as características estudadas.

Características	AGA1	RPA1	RPA2
Diâmetro (μm)	59.038	48.019	47.206
Erro padrão	0.207	0.193	0.179
Condutividade hidráulica ($\text{m}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$)	7.70×10^{-9}	3.31×10^{-9}	4.25×10^{-9}
Erro padrão	8.41×10^{-10}	7.56×10^{-10}	6.72×10^{-10}
Frequência	63.140	78.573	98.388
Erro padrão	1.546	1.703	1.861
Comprimento (μm)	454.660	492.632	399.690
Erro padrão	3.254	3.193	3.132
Resistência à implosão	0.053	0.083	0.071
Erro padrão	0.004	0.004	0.004
Largura pontuação (μm)	7.675	7.500	7.976
Erro padrão	0.069	0.070	0.070
Altura pontuação (μm)	3.284	3.234	2.608
Erro padrão	0.029	0.027	0.025
Limiar de cavitação (Pa)	-44.824	-44.677	-41.916
Erro padrão	0.526	0.489	0.452
Índice de vulnerabilidade	1.013	0.670	0.482
Erro padrão	0.033	0.028	0.023